

Федеральное агентство по образованию

ХВОЙНЫЕ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ
Теоретический и научно-практический журнал

Том XXX

№ 1 – 2

Красноярск
2012

Федеральное агентство по образованию

ХВОЙНЫЕ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ

Теоретический и научно-практический журнал

Том XXX № 1 – 2

Журнал основан в 1962 г.
(межвузовский сборник научных трудов «Лиственница» до 2002 г.),
выходит шесть раз в год

Главный редактор
д.б.н., профессор, Павлов Игорь Николаевич

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Ермолин Владимир Николаевич, д.т.н., профессор, (СибГТУ, Красноярск),
Корпачев Василий Петрович, к.т.н., профессор, (СибГТУ, Красноярск),
Крутовский Константин Валерьевич, профессор (Техасский агро-механический университет, США)
Кузнецов Борис Николаевич, д.х.н., профессор, (ИХХТ СО РАН, Красноярск),
Кузьмичев Валерий Васильевич, д.б.н., профессор, (ИЛ СО РАН, Красноярск),
Милютин Леонид Иосифович, д.б.н., профессор, (ИЛ СО РАН, Красноярск),
Немич Виктор Николаевич, к.с.-х.н., доцент, (СибГТУ, Красноярск),
Огурцов Виктор Владимирович, д.т.н., профессор, (СибГТУ, Красноярск),
Онучин Александр Александрович, д.б.н., (ИЛ СО РАН, Красноярск),
Пен Роберт Зусьевич, д.т.н., профессор, (СибГТУ, Красноярск),
Петренко Евгений Семёнович, к.б.н., (ИЛ СО РАН, Красноярск)
Селиховкин Андрей Витимович, д.б.н., профессор, (СПбЛТА им. Кирова, Санкт-Петербург),
Стороженко Владимир Григорьевич, д.б.н., (Институт Лесоведения РАН, Москва),
Суховольский Владислав Григорьевич, д.б.н., профессор (ИЛ СО РАН, Красноярск),
Шевелев Сергей Леонидович, д.с.-х.н., профессор, (СибГТУ, Красноярск),

ТЕХНИЧЕСКАЯ ГРУППА:

Коротков А.А. к.с.-х.н., доцент

Министерство печати и информации РФ
Номер государственной регистрации ПИ № 77-16240 от 29 августа 2003 г.

Адрес редакции: 660049, Красноярск, пр.Мира, 82
Кафедра «Лесные культуры»
Редакция журнала «Хвойные бореальной зоны»
Факс (391) 266-03-90; Телефон (391) 266-03-96, 227-32-28
e-mail: hbz@sibstu.kts.ru
<http://www.forest-culture.narod.ru>

ISSN 1993-0135

USBN 978-5-8173-0521-0

© ГОУ ВПО «Сибирский государственный технологический университет», 2012

Federal Agency of Education

CONIFERS OF THE BOREAL AREA
Theoretical and Applied Research Journal

Volume XXX

№ 1 – 2

Krasnoyarsk
2012

Federal Agency of Education

CONIFERS of the BOREAL AREA

Theoretical and Applied Research Journal

Volume XXX № 1 – 2

The journal was founded in 1962
(Inter-university scientific proceedings "Larch" till 2002)
Issued 6 times a year

Editor-In-Chief

Dr. Igor N. Pavlov, professor

EDITORIAL BOARD:

- Dr. Vladimir N. Ermolin, Professor (Siberian State Technological University, Krasnoyarsk)
Dr. Vasily P. Korpachev, Professor (Siberian State Technological University, Krasnoyarsk)
Dr. Konstantin V. Krutovsky, Associate Professor (Texas A&M University, College Station, USA)
Dr. Valery V. Kuzmichev, Professor (Institute of Forest, Krasnoyarsk)
Dr. Boris N. Kuznetsov, Professor (Institute of Chemistry and Chemical Technology, Krasnoyarsk)
Dr. Leonid I. Milyutin, Professor (Institute of Forest, Krasnoyarsk)
Dr. Victor N. Nemich (Siberian State Technological University, Krasnoyarsk)
Dr. Victor V. Ogurtsov, Professor (Siberian State Technological University, Krasnoyarsk)
Dr. Alexandr A. Onuchin (Institute of Forest, Krasnoyarsk)
Dr. Robert Z. Pen, Professor (Siberian State Technological University, Krasnoyarsk)
Dr. Evgeniy S. Petrenko (Institute of Forest, Krasnoyarsk)
Dr. Andrey V. Selikhovkin, Professor (Saint-Petersburg State Forest-Technical Academy)
Dr. Sergei L. Shevelev, Professor (Siberian State Technological University, Krasnoyarsk)
Dr. Vladimir G. Storojenko (Institute of Forest Sciences, Moscow)
Dr. Vladislav G. Suhovolsky, Professor (Institute of Forest, Krasnoyarsk)

TECHNICAL STAFF

Dr. Alexandr A. Korotkov

Ministry of Press and Information of the Russian Federation
State registration number: PI Ks 77-16240 issued August 29, 2003

Address: Editorial office of the journal "Conifers of the Boreal Area"

82 Mira Ave, Krasnoyarsk, 660049, RUSSIA

Department of Forest Cultures

Fax (391) 266-03-90; Phone: (391) 266-03-96, 227-32-28

e-mail: hbz@sibstu.kts.ru

<http://www.forest-culture.narod.ru>

ISSN 1993-0135

USBN 978-5-8173-0521-0

© Siberian State Technological University, 2012

Содержание

Резолюция 3-го Международного совещания по сохранению лесных генетических ресурсов Сибири 23-29 августа 2011 г.....	8
Бажина Е.В. Репродуктивный потенциал пихты сибирской в горах Западного Саяна и сохранение ее генофонда в культуре <i>in vitro</i>	10
Барченков А.П., Милютин Л.И., Жамьянсурен С. Морфологическая изменчивость генеративных органов лиственницы сибирской в Восточной Сибири и Северо-Восточной Монголии.....	16
Блохина Н.И., Бондаренко О.В., Осипов С.В. Анатомическое строение древесины лиственницы Каяндера (<i>Larix cajanderi</i> Mayr) из разных условий произрастания в Приамурье.....	21
Васильева Г.В., Горошкевич С.Н. Семеношение и рост потомства гибридов между кедром сибирскими кедровым стлаником в сравнении с родительскими видами.....	28
Велисевич С.Н., Бендер О.Г., Читоркина О.Ю., Чернова Н.А., Татаринцева И.И., Груздева С.В. Репродуктивная дифференциация популяций кедра сибирского на южной границе западносибирской части ареала.....	33
Ветрова В.П. Фенотипическая изменчивость <i>Pinus pumila</i> (<i>Pinaceae</i>) на Камчатке.....	39
Горячкина О.В., Сизых О.А. Цитогенетические реакции хвойных растений в антропогенно нарушенных районах г. Красноярска и его окрестностей.....	46
Грек В.С., Нечаев А.А., Морин В.А. Категенский кедрач - памятник природы и генетический лесной резерват Хабаровского края.....	52
Гродницкая И.Д., Кузнецова Г.В. Заболевания <i>Pinus sylvestris</i> L. и <i>Pinus sibirica</i> Du Tour в географических культурах и лесных питомниках Красноярского края и Хакасии.....	55
Жук Е.А., Горошкевич С.Н. Факторы внутривидовой дифференциации кедра сибирского вдоль широтного и высотного профилей.....	61
Зацепина К.Г., Экарт А.К., Тараканов В.В. Генотипирование деревьев на клоновых плантациях хвойных лесообразующих видов в Западной Сибири.....	67
Земляной А.И. Развитие лесного семеноводства в Сибири (К 100-летию со дня рождения доктора с.-х. наук, профессора, заслуженного деятеля науки РСФСР Т.П. Некрасовой (1911-1993)).....	72
Ибе А.А., Чубугина И.В., Лоцицкая Г.М., Дыгало И.П., Шапрун Е.Н., Беляев В.В. Оценка состояния архива клонов сосны кедровой сибирской (<i>Pinus sibirica</i>) в Западно-Саянском ОЛХ.....	77
Ильинов А.А., Топчиева Л.В., Раевский Б.В. Использование микросателлитных маркеров в изучении генофонда ели финской <i>Picea x fennica</i> (Regel) Kom. в Карелии.....	80
Ильичев Ю.Н. Генетико-селекционные объекты кедра сибирского (<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.) в республике Алтай: структура, стратегия совершенствования и использования.....	87
Князева С.Г. Морфолого - анатомические особенности хвои можжевельника обыкновенного (<i>Juniperus communis</i> L.).....	92
Кравченко А.Н., Экарт А.К., Ларионова А.Я. Аллозимное разнообразие и дифференциация популяций ели сибирской в Западном Забайкалье и Монголии.....	97
Кузнецова Г.В., Карбаинов Ю.М. Редкие формы кедра сибирского (<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.) в местах рефугиума древней третичной флоры.....	102
Кузьмин С.Р. Динамика радиального роста сосны обыкновенной в географических культурах на дерново-подзолистой песчаной почве.....	106
Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р. Анализ лесосеменного районирования сосны обыкновенной в Средней Сибири.....	111
Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. Органогенез сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.) в культуре <i>in vitro</i>	114
Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Филимохин В.С. Характеристика семенного потомства плюсовых деревьев кедра сибирского на плантации Западно-Саянского опытного лесного хозяйства.....	120
Машкина О.С., Тихонова И.В., Муратова Е.Н., Мурая Л.С. Цитогенетические особенности семенного потомства карликовых сосен на юге Восточной Сибири.....	127
Нечаев А.А., Грек В.С., Морин В.А. Сохранение генофонда <i>Vaccinium axillare</i> Nakai в Нижнем Приамурье (Хабаровский край).....	136
Новикова Т.Н. Сибирские климатипы сосны в географических культурах Западного Забайкалья: дифференциация по росту и цвету микростробилов.....	140
Орешкова Н.В., Белоконов М.М., Жамьянсурен С. Изменчивость ядерных микросателлитных локусов у лиственниц Гмелина (<i>Larix gmelinii</i> Rupr. (Rupr.) и камчатской (<i>Larix kamtschatica</i> Rupr. (Carr.).....	145
Петрова Е.А., Горошкевич С.Н., Белоконов М.М., Белоконов Ю.С., Политов Д.В. Естественная гибридизация кедра сибирского (<i>Pinus sibirica</i> Du Tour) и кедрового стланика (<i>Pinus pumila</i> (Pallas) Regel) в южном Забайкалье.....	152
Пименов А.В., Седельникова Т.С. Качественная оценка формового разнообразия сосны обыкновенной в лесоболотных комплексах Западной Сибири.....	157
Раевский Б.В. Прогноз урожая шишек и семян на лесосеменных плантациях сосны обыкновенной в Карелии.....	162

Татаринцева И.И., Горошкевич С.Н., Хуторной О.В. Сопряженный анализ погодичной и индивидуальной изменчивости плодоношения в припоселковом кедровнике.....	169
Тихонова И.В. Морфоструктура ствола и кроны низкорослых деревьев <i>Pinus sylvestris</i> L. в условиях недостаточного увлажнения.....	174
Третьякова И.Н., Ворошилова Е.В., Шуваев Д.Н., Пак М.Э. Перспективы микроклонального размножения хвойных в культуре in vitro через соматический эмбриогенез.....	180
Чубугина И.В., Ибе А.А., Дейч К.О., Шилкина Е.А. Уточнение схем посадки архивов клонов хвойных видов Красноярского края и Республики Хакасии RAPD-методом анализа ДНК.....	187

Contents

Resolution of the 3 rd International Conference on Conservation of Forest Genetic Resources in Siberia (CFGRS-2011).....	8
Bazhina E.V. <i>Abies sibirica</i> reproductive potential in West Siberia MTS and <i>in vitro</i> gene pool conservation....	10
Barchenkov A.P., Milyutin L.I., Jamiyansuren S. Morphological variability of <i>Larix sibirica</i> Ledeb generative organs in Eastern Siberia and North-Eastern Mongolia.....	16
Blokhina N.I., Bondarenko O.V., Osipov S.V. Wood anatomy of the Cajander larch (<i>Larix cajanderi</i> Mayr) from the different habitat environments within the Amur River region.....	21
Vasilieva G.V., Goroshkevch S.N. Seed bearing and seed progeny growth of hybrids between Siberian stone pine and Siberian dwarf pine in comparison with parental species.....	28
Velisevich S.N., Bender O.G., Chitorkina O.Yu., Chernova N.A., Tatarintseva I.I., Gruzdjeva S.V. Reproductive differentiation of the Siberian stone pine populations in the south area limit of Western Siberia.....	33
Vetrova V.P. Phenotypic variability of <i>Pinus pumila</i> (<i>Pinaceae</i>) in Kamchatka.....	39
Goryachkina O. V., Sizikh O.A. Cytogenetical reactions of conifer trees in antropogenous disturbed regins of Krasnoyarsk and its environs.....	46
Grek V.S., Nechaev A.A., Morin V.A. Kategenskiy <i>Pinus koraiensis</i> Stand – nature sanctuary and genetic forestry reservation of Khabarovskiy territory.....	52
Grodnitskaya I.D., Kuznetsova G.V. Diseases of <i>Pinus sylvestris</i> L. and <i>Pinus sibirica</i> Du Tour in the Provenance Trials and Forest Nurseries of Krasnoyarsk Region and Khakasia.....	55
Zhuk E.A., Goroshkevich S.N. Factors of intraspecies variation of Siberian stone pine in latitudinal and altitudinal transects.....	61
Zatsepina K.G., Ekart A.K., Tarakanov V.V. Genotypisation of trees on clonal plantations of coniferous keystone species in Western Siberia.....	67
Zemlyanoy A.I. The development of forest seed improvement in Siberia (dedicated to the anniversary of prof. T.P. Nekrasova (1911-1993)).....	72
Ibe A.A., Chubugina I.V., Lozitskaya G.M., Dygalo I.P., Shaprun E.N., Belyaev V.V. Evaluation of Siberian pine clone archive in West Sayan experimental forestry.....	77
Ilynov A.A., Topchieva L.V., Raevsky B.V. Study of <i>Picea x fennica</i> (Regel) Kom gene pool using SSR markers.....	80
Iliychev U.N. The genetical and selection objects of Siberian pine (<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.) in Altay republic: structure, development stayegy and using.....	87
Knyazeva S.G. The morphologo-anatomic features of needles of Juniper (<i>Juniperus communis</i> L.).....	92
Kravchenko A.N., Ekart A.K., Larionova A.Ya. Allozyme diversity and differentiation of Siberian Spruce populations in Transbaikalia and Mongolia.....	97
Kuznetsova G.V., Karbainov Yu. M. Rare <i>Pinus sibirica</i> forms in rege of tertiary flora.....	102
Kuzmin S.R. Radial growth dynamics of Scots Pine in the provenance trial on sod-podzol sandy soil.....	106
Kuzmina N.A., Kuzmin S.R. Analysis of forest seed zoning of Scots Pine in Middle Siberia.....	111
Lebedev V.G., Schestibratov K.A. Organogenesis of Scots pine (<i>Pinus sylvestris</i> L.) <i>in vitro</i>	114
Matveeva R.N., Butorova O.F., Filimohin V.S. The characteristic of seed posterity plus trees of a <i>Pinus sibirica</i> on a plantation of the West Sayansk skilled forestry.....	120
Mashkina O.S., Tikhonova I.V., Muratova E.N., Muraya L.S. Cytogenetic features of dwarf pines seed progeny in south of eastern Siberia.....	127
Nechaev A.A., Grek V.S., Morin V.A. Conservation genetics of <i>Vaccinium axillare</i> Nakai in the lower Amur basin (Khabarovskiy krai).....	136
Novikova. T. N. Siberian climatypes of Scots Pine in provenances trial in the west Trans-Baikal region: differentiation on the growth and colors of microstrobils.....	140
Oreshkova N.V., Belokon M.M., Jamiyansuren S. Variability of nuclear microsatellite loci in Gmelin Larch (<i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Rupr.) and Kamchatka Larch (<i>Larix kamschatica</i> (Rupr.) Carr).....	145
Petrova E.A., Goroshkevich S.N., Belokon M.M., Belokon Yu.S., Politov D.V. Natural hybridization of Siberian Dwarf Pine (<i>Pinus pumila</i> (Pallas) Regel) and Siberian Stone Pine (<i>Pinus sibirica</i> Du Tour) in Southern Zabaikalie...	152
Pimenov A.V., Sedel'nikova T.S. Qualitative estimation of Scots pine intraspecific biodiversity in Western Siberia forest-bog complexes.....	157
Raevsky B.V. Cone and seed yield forecasting in Scotch pine seed orchards in Karelia.....	162
Tatarintseva I.I., Goroshkevich S.N., Khutornoy O.V. Coupled analysis of annual and individual variation of cone and seed production in settlementside Siberian stone pine forest.....	169
Tikhonova I.V. The trunk and crown morphostructure of Scots Pine dwarfish trees in drought conditions.....	174
Tretyakova I.N., Voroshilova E.V., Shyvaev D.N., Park M.E. Perspektive micropagation of Conifers in culture <i>in vitro</i> through somatic embriogenesis.....	180
Chubugina I.V., Ibe A.A., Deych K.O., Shilkina E.A. Redetermination of clones archives of coniferous species in Krasnoyarskii region and Khakassia Republic using RAPD-method of DNA analysis.....	187

РЕЗОЛЮЦИЯ

3-го Международного совещания по сохранению лесных генетических ресурсов Сибири (23-29 августа 2011 г., Красноярск, Россия)

В совещании приняли непосредственное участие 120 человек из 19 городов России, а также из Абхазии, Австрии, Беларуси, Венгрии, Латвии, Монголии, Норвегии, Польши, Украины, Эстонии. Представили также свои доклады ученые из Казахстана, Китая, Македонии, США, ФРГ, Швейцарии,

Заслушаны 73 доклада по следующим направлениям:

1. Генетико-эволюционные основы устойчивости лесных экосистем
2. Структура и динамика популяционных генофондов, стратегия сохранения лесных генетических ресурсов в условиях глобального изменения климата
3. «Реликтовые» популяции в зоне рефугиумов: идентификация, генетические особенности и значение для сохранения и воспроизводства генетических ресурсов бореальных лесов
4. Объекты селекции и сохранение генофонда; состояние, генетическая паспортизация, отбор «элиты», лесосеменное районирование, генетика признаков устойчивости и продуктивности

В рамках этих направлений были представлены также 30 стендовых докладов.

В период работы совещания его участники ознакомились с научно-производственными лесосеменными объектами Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Сибирского государственного технологического университета, Агентства лесной отрасли Красноярского края, а также посетили заповедник «Столбы» и природный парк «Ергаки».

Издан сборник материалов совещания, который содержит 158 публикаций.

В выступлениях участников отмечалось, что актуальность совещания обусловлена важной биосферной, экологической и сырьевой ролью сибирских лесов, большим значением объектов Единого генетико-селекционного комплекса в сохранении и повышении генетического потенциала популяций лесных древесных растений, недостаточной изученностью генетической изменчивости и популяционной структуры сибирских лесообразующих видов, а также перспективностью объединения традиционных подходов и новейших методов молекулярной генетики и биотехнологии для интенсификации процесса генетико-селекционного улучшения лесов.

В докладах и дискуссиях подчеркивалось, что усилиями ученых и работников производства проведена значительная работа по изучению и сохранению лесных генетических ресурсов Сибири. В широких масштабах проводятся популяционно-генетические исследования основных лесообразующих сибирских видов хвойных: сосны обыкновенной, сосны кедровой сибирской, видов лиственницы, ели сибирской, пихты сибирской. Осуществляются практические мероприятия, направленные на сохранение генофонда лесных древесных растений. Развернуты молекулярно-генетические и биотехнологические исследования сибирских видов хвойных. Начаты работы по геномике сибирских видов хвойных, а также по составлению электронных баз данных о генетико-селекционных признаках древесных растений Сибири. Изданы крупные обобщающие монографии о биоразнообразии отдельных родов и видов древесных растений Азиатской России.

Наряду с этим отмечены и негативные явления, которые приводят к сокращению генофондов популяций основных лесообразующих видов и препятствуют выполнению задачи сохранения лесных генетических ресурсов в Сибири и на Российском Дальнем Востоке.

Соблюдая преемственность в проведении данного цикла совещаний, участники форума в Красноярске отмечают, что в резолюциях 1-го (Барнаул, 2007 г.) и 2-го (Новосибирск, 2009 г.) совещаний были выдвинуты предложения по устранению отмеченных негативных явлений и разработке мероприятий по улучшению и расширению действий в области сохранения лесных генетических ресурсов Сибири. Необходимо продолжить и усилить работу в этом направлении.

В докладах данного совещания и прошедших дискуссиях также был выдвинут ряд предложений, направленных на повышение уровня научных и производственных работ по сохранению лесных генетических ресурсов.

1. Просить органы законодательной и исполнительной власти РФ внести изменения и дополнения в Лесной кодекс Российской Федерации, перечисленные в приложении к данной резолюции

2. Просить Правительство РФ оформить членство России в Международном договоре о генетических ресурсах растений под эгидой ФАО.

3. Просить Федеральное Агентство лесного хозяйства РФ ввести представителя России в рабочую группу по лесным генетическим ресурсам ФАО.

4. Просить Федеральное Агентство лесного хозяйства РФ утвердить новую редакцию Положения о лесных генетических резерватах и определить условия перевода этих резерватов в категорию особо охраняемых природных территорий

5. Просить Федеральное Агентство лесного хозяйства РФ для координации работ по сохранению лесных генетических ресурсов восстановить деятельность Проблемного совета по лесной генетике, селекции, семеноводству и интродукции древесных растений, включив в состав этого совета ведущих специалистов науки и производства

6. Просить Федеральное Агентство лесного хозяйства РФ восстановить организацию и функционирование специализированных на деятельность в области лесного семеноводства учреждений (спецсемлесхозов и селекцентров).

7. Просить Президиум РАН и Федеральное Агентство лесного хозяйства РФ выделить целевые ассигнования на проведение опытных работ по длительному многолетнему хранению лесных семян, в том числе в хранилищах в вечной мерзлоте

Следующее совещание предложено провести в г. Томске в 2014 г.

Участники выражают благодарность организаторам и спонсорам совещания – Институту леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Техасскому агро-механическому университету, Агентству лесной отрасли Красноярского края, Российскому центру защиты леса - Центру защиты леса Красноярского края, Сибирскому государственному технологическому университету, Международному Союзу Лесных Исследовательских Организаций (ИЮФРО), Российскому фонду фундаментальных исследований (РФФИ), Красноярскому краевому фонду поддержки научной и научно-технической деятельности

ПРИЛОЖЕНИЕ К РЕЗОЛЮЦИИ

3-го Международного совещания по сохранению лесных генетических ресурсов

Предложения по внесению изменений и дополнений в Лесной кодекс Российской Федерации (изменения и дополнения выделены курсивом):

1) Изложить п. 1 статьи 1 в следующей редакции – устойчивое управление лесами, сохранение биологического разнообразия лесов *и их генетических ресурсов*, повышение их потенциала;

2) Изложить п. 5 статьи 1 в следующей редакции – воспроизводство лесов *на генетико-селекционной основе*, улучшение качества и повышение продуктивности лесов;

3) Дополнить статью 25 следующим пунктом – *заготовка и сертификация лесных семян*;

4) Статья 40 должна быть дополнена следующим пунктом – *научно-производственные объекты, созданные в лесах (постоянные пробные площади, географические культуры и плантации и др.) относятся к особо ценным лесным участкам, любые виды деятельности на них должны согласовываться с научным учреждением-куратором этих участков*;

5) П. 2,2 статьи 65 изложить в следующей редакции создание постоянных лесосеменных участков, *плантаций и других лесосеменных объектов*;

6) П. 2,3 статьи 65 изложить в следующей редакции – формирование федерального фонда семян лесных растений *и региональных филиалов этого фонда*;

7) П. 3 статьи 65 изложить в следующей редакции – *при лесовосстановлении и лесоразведении используются улучшенные, сортовые, а при необходимости и генетически идентифицированные семена лесных растений или, если такие семена отсутствуют, нормальные семена лесных растений*;

8) Дополнить статью 81 следующим пунктом - *установление порядка выполнения мероприятий по сохранению генетических ресурсов лесных растений, в том числе по созданию банков лесных семян, пыльцевых зерен и меристем*;

9) Изложить п. 4 статьи 83 в следующей редакции – организация использования лесов, их охраны (в том числе *осуществления мер пожарной безопасности и тушения лесных пожаров*), защиты (за исключением лесного семеноводства), *сохранения биологического разнообразия и генетических ресурсов лесов на землях лесного фонда и обеспечение охраны, защиты, воспроизводства, сохранения биологического разнообразия и генетических ресурсов лесов на указанных землях*;

10) П. 3,3 статьи 102 изложить в следующей редакции – к особо защитным участкам лесов относятся постоянные лесосеменные участки, *плантации, географические культуры и другие научно-производственные лесосеменные объекты*;

11) П. 3,7 статьи 102 изложить в следующей редакции – другие особо защитные участки, *в том числе лесные генетические резерваты и объекты сохранения генетических ресурсов лесов вне природных местообитаний*.

Программный Комитет,
Оргкомитет,
Участники совещания
25.08.2011

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ГОРАХ ЗАПАДНОГО САЯНА И СОХРАНЕНИЕ ЕЕ ГЕНОФОНДА В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*

Е.В. Бажина

Институт леса им В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50, e-mail: genetics@ksc.krasn.ru

В последние десятилетия в связи с усыханием пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в горных лесах Южной Сибири наблюдается падение ее репродуктивного потенциала, что может привести к обеднению генофонда данного вида. Для оценки репродуктивного потенциала данного вида и прогноза перспективности его существования в горах Западного Саяна проведен анализ семенной продуктивности разновысотных популяций пихты сибирской. Представлены результаты исследований по разработке биотехнологии микрклонального получения растений-регенерантов данного вида в культуре *in vitro* для сохранения и массового тиражирования устойчивых к абиотическому стрессу генотипов деревьев пихты сибирской.

Ключевые слова: пихта сибирская, репродуктивный потенциал, соматический эмбриогенез

During last few decades in the Southern Siberia Mts the fall of *Abies sibirica* Ledeb. reproductive potential have been observed. It might be caused gene pool depletion of this species. Seed productivity analysis in different elevation populations was evaluated for estimation of *Abies sibirica* reproductive potencial and forecasting it existence in West Sayan Mts. The results of *in vitro* micropropagation biotechnology development for conservation and propagation of stable to abiotic stress tree genotype were state.

Key words: *Abies sibirica* Ledeb., West Sayan ecosystems, reproductive potencial, somatic embryogenesis

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия в горных лесах Южной Сибири: Хамар-Дабана, Западного Саяна, Восточного Саяна и Кузнецкого Алатау наблюдается интенсивное усыхание пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) (Воронин, 1989; Алексеев и др., 1999; Бажина, Третьякова 2001). Усыхание деревьев пихты сибирской в горах Южной Сибири сопровождается снижением их репродуктивного потенциала: у поврежденных деревьев формируется пыльца низкого качества, снижается семенная продуктивность макростробилов, значительно увеличивается количество пустых и беззародышевых семян (Третьякова, Бажина, 1994, 1996). Семена являются важнейшим, а часто и единственным способом воспроизводства и сохранения генофондов хвойных растений. Снижение репродуктивного потенциала пихты сибирской в горных экосистемах может привести к обеднению ее генофонда. Установлено, что в горных экосистемах Западного Саяна пихта сибирская характеризуется невысоким уровнем генетического разнообразия и слабой подразделенностью популяций, а также невысоким уровнем гетерогенности по морфологическим признакам (Кокорин, Милютин, 2003; Экарт, 2006). В целом, гетерозиготность пихты сибирской существенно ниже, чем у других бореальных видов хвойных, имеющих более широкий ареал (Семерикова, Семериков, 2006; Экарт, 2006). Анализ семенной продуктивности разновысотных популяций пихты сибирской в горах Западного Саяна позволит провести селекционно-

генетическую оценку репродуктивного потенциала данного вида и дать прогноз перспективности его существования в регионе (Fawler, Park, 1983; Алтухов и др., 1986; Малюченко, Алтухов, 2002; Коршиков, 2009).

В настоящее время перспективным направлением сохранения генофондов растений является плантационное лесовыращивание, основанное на современных биотехнологиях массового размножения улучшенных генотипов растений (Park et al., 2006; Tissue culture., 2011). Развитие современных биотехнологических подходов и методов культивирования *in vitro* позволяет создать высокоэффективную систему получения устойчивых растений-регенерантов, повысить качество посадочного материала, ускорить селекционный процесс и сохранить ценные генотипы растений (Шестибратов, 2008; Батыгина и др., 2010). Одним из наиболее перспективных методов культивирования хвойных растений является соматический эмбриогенез, который в сочетании с криоконсервацией широко применяется при плантационном лесовыращивании в США, Китае, Франции и Канаде (Klimaszewska, Суг, 2002). В настоящее время разработаны биотехнологии получения растений-регенерантов для видов рода *Larix*, *Picea* и *Pinus* (Klimashewska, 1989; Lelu, et al., 1994; Tremblay, 1996; Klimashewska, Smith, 1997; Park et al., 2006; Третьякова, Барсукова, 2010).

В настоящей работе проведена оценка репродуктивного потенциала пихты сибирской в горах Западного Саяна, а также представлены первые результаты исследований по разработке биотехнологии микрклонального получения растений-регенерантов данного вида в культуре *in vitro* для

сохранения и массового тиражирования устойчивых к абиотическому стрессу генотипов деревьев пихты сибирской.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Оценка репродуктивного потенциала, как правило, проводится по жизнеспособности женских генеративных структур, в частности по семенной продуктивности и качеству семян (Левина, 1981; Третьякова, Бажина, 1996). Сбор макростробилов пихты сибирской проводился в разновысотных ценопопуляциях Западного Саяна (400, 1000 и 1500 м над у.м.). В каждой ценопопуляции изучали семенную продуктивность макростробилов 20-30 деревьев. Определялись следующие показатели: длина и ширина зрелой шишки, число семенных чешуй (общее, развитых), число семян (общее, развитых) (Минина, Третьякова, 1983). Выход семян оценивался по числу семенных чешуй, давших семена. Качество семян определялось методом рентгенографии (Щербакова, 1965). Поскольку значительную часть полных семян в популяциях уничтожает наездник-семяед (*Megastigmus specularis* Walley) (Белова, Бажина, 2008), определялся потенциальный выход полных семян в популяции (семена, имеющие зародыш + поврежденные конобионтами семена). При цитоэмбриологическом изучении проводили фиксацию почек и семяпочек водной смесью Навашина и спиртовым фиксатором Карнуа. Фиксированный материал промывался при фиксации по Навашину в проточной воде, по Карнуа - в растворах этилового спирта, и, затем проводилось его обезвоживание в серии спиртов до 80% спирта. Дальнейшие исследования образцов проводились с помощью приготовления постоянных препаратов по общепринятым методикам (Паушева, 1980). Срезы окрашивались гематоксилином по Гейденгайну (Дженсен, 1935).

В культуру *in vitro* были введены незрелые зиготические зародыши на стадии формирования семядолей, собранные во 2 декаде августа (Malabadi, Van Staden, 2005). Семена подвергались холодной обработке в течение двух недель и стерилизовались в спиртовом растворе 5% - го йода. В стерильных условиях зародыши извлекались

из мегагаметофитов и переносились на питательную среду. При введении в культуру зародыши помещались на базовые питательные среды ½ MS и ½ LV, дополненные 2,4-Д (1мг/л) и БАП (2мг/л), а также 30 г/л сахарозы. Кислотность среды была приведена к 5,8 до автоклавирования. Для пролиферации применялись среды с пониженным содержанием сахарозы и БАП, различающиеся по содержанию аскорбиновой кислоты (200 и 500 мг/л). Культивирование осуществлялось в темноте, при 25 ± 1 °С.

Цитологические исследования каллусной ткани проводили на временных давленных препаратах с помощью микроскопа Микромед-2, статистическая обработка проводилась при помощи пакета анализа Microsoft Excel 2000.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Репродуктивный потенциал пихты сибирской. Видовой особенностью пихты сибирской является высокая семенная продуктивность. В урожайные годы число шишек на дереве может превышать 150 шт, выход морфологически развитых семян из шишки чрезвычайно высок: до 318 шт. у различных деревьев. Семенная продуктивность макростробилов у пихты сибирской в горах Западного Саяна чрезвычайно высокая – выход семян достигает 71,7% (табл. 1). Размеры макростробилов и, в меньшей степени, выход семян закономерно снижаются с увеличением абсолютной высоты произрастания. Внутривидовая изменчивость отдельных показателей структуры урожая макростробилов в экосистемах Западного Саяна варьирует от низкого (CV – 5,4%) до среднего уровня (CV – 24,8%), при этом они демонстрируют разнонаправленные взаимосвязи. Корреляционный анализ выявил тесные положительные связи между длиной макростробилов и числом семян и семенных чешуй, слабые положительные – между шириной макростробилов и выходом морфологически развитых семян (табл. 2). Отрицательные связи наблюдались между выходом семян и длиной шишки, числом семенных чешуй, числом семян (в т. ч. развитых). Очевидно, увеличение размеров макростробилов происходит за счет увеличения количества морфологически недоразвитых семенных чешуй и семян.

Таблица 1 - Семенная продуктивность макростробилов и число потенциально полных семян в разновысотных ценопопуляциях пихты сибирской

Место произрастания	Размеры шишек, мм		Число семенных чешуй, шт.		Число семян, шт.		Выход семян, %	
	длина	ширина	развитых	общее	развитых	общее	общий	в т.ч. развитых
хр. Западный Саян -400	<u>78±1,8</u>	<u>20±0,7</u>	<u>150±6,3</u>	<u>179±6,5</u>	<u>255±10,4</u>	<u>295±10,5</u>	<u>83,2±2,8</u>	<u>71,7±2,6</u>
	11,1	16,1	15,6	13,6	15,2	13,3	12,7	13,6
хр. Западный Саян -1000	<u>67±1,15</u>	<u>24±0,43</u>	<u>136±2,47</u>	<u>165±3,39</u>	<u>228±4,01</u>	<u>272±5,09</u>	<u>81,6±0,93</u>	<u>68,7±1,11</u>
	8,1	8,5	8,6	9,7	8,3	8,8	7,6	5,4
хр. Западный Саян -1500	<u>47±0,9</u>	<u>17±0,3</u>	<u>94±2,0</u>	<u>119±2,0</u>	<u>146±2,9</u>	<u>179±3,2</u>	<u>77,0±1,1</u>	<u>62,6±1,0</u>
	20,3	22,3	24,8	20,2	24,3	21,3	17,2	18,8

Таблица 2 - Взаимосвязь элементов структуры урожая макростробилов *

	Д	Ш	РЧ	НЧ	ЧО	РС	НС	СО	ВО	ВР
Д	1									
Ш	0,6678	1								
РЧ	0,7193	0,10116	1							
НЧ	0,3941	0,49308	-0,1484	1						
ЧО	0,6830	0,02486	0,96753	-0,0065	1					
РС	0,8804	0,35248	0,91722	0,22925	0,91702	1				
НС	0,5050	0,45817	0,50298	-0,3897	0,35536	0,35174	1			
СО	0,8761	0,40103	0,94384	0,01518	0,87752	0,95796	0,56850	1		
ВО	-0,0674	0,08089	-0,4822	0,63873	-0,3625	-0,2310	-0,4960	-0,3824	1	
ВР	-0,0371	0,10483	-0,364	0,29131	-0,3798	-0,1894	-0,3104	-0,2161	0,8170	1

* Примечание: Д-длина макростробила, Ш-ширина макростробила, РЧ – число развитых семенных чешуй, НЧ – число недоразвитых семенных чешуй, ЧО – общее число семенных чешуй, РС – число развитых семян, НС – число недоразвитых семян, СО – общее число семян, ВО – общий выход семян, ВР – выход морфологически развитых семян.

В горных экосистемах Западного Саяна высокий репродуктивный потенциал пихты сибирской остается в значительной степени нереализованным. Результаты рентгенографического и цитозембриологического анализа показали, что одним из наиболее значительных факторов в изъятии полноценных семян является пихтовый семяед *Megastigmus specularis* Walley (Белова, Бажина, 2007), изымающий в зависимости от высоты

произрастания 2,7-54,3 % потенциально полнозернистых семян (табл. 3, 4). Если бы не было изъятия семян семяедом, то доля полнозернистых семян достигала бы 23,8 - 70,4 %. При этом число потенциально полнозернистых (семена, имеющие зародыш + поврежденные конобионтами) семян положительно коррелирует с показателями структуры урожая макростробила ($r=0,003-0,74$).

Таблица 3 - Качество семян пихты сибирской, %

Высокая стерильность семян пихты сибирской	тимальных условиях произрастания. Значительное	
	Низкогорье	Высокогорье
Семяпочки		
всего порезано, шт.	233	51
с пыльцевыми зернами, %:	15,4	10
в т.ч. прорастающими, %	1,72	0
с яйцами семяеда, %	38,5	3,3

обусловлена также недостаточным опылением семяпочек макростробила, наблюдаемым даже в оп-

число (83,7-100 %) семяпочек в пределах макростробила не имеют пыльцевых зерен (табл. 4).

Таблица 4 - Цитозембриологический анализ семяпочек пихты сибирской хр. Западный Саян

Место произрастания	№ п/п	Полнозернистые, %	Потенциально полнозернистые, %
хр. Западный Саян -400	ЗС-400	67,7	70,4
хр. Западный Саян -1000	ЗС -1000	6,2	60,5
хр. Западный Саян -1500	ЗС- 1500	20,5	23,8

Кроме того, прорастание пыльцы на нуцеллусе семяпочек происходит только в единичных случаях, что очевидно, обусловлено ее низким качеством. Низкое качество пыльцы пихты собранной в различных ценопопуляциях Западного Саяна подтверждается при проращивании ее *in vitro*: у отдельных деревьев прорастает от 0 до 84,2 % пыльцевых зерен. В результате такого феномена эмбриональные процессы в семяпочках идут до развития яйцеклетки, а затем в отсутствие пыльцевых зерен развитие женского гаметофита прекращается, и формируется только покровы семяпочки – пустые семена.

Эксперименты по микроклональному размножению. Введение в культуру мегагаметофитов

и изолированных зиготических зародышей пихты на ранних стадия развития (глобулярный эмбрио) оказалось не эффективным. Индукции образования каллуса не происходило. Оптимальной стадией развития зиготического зародыша для формирования каллусной массы оказался семядольный зародыш, достигающий 2/3 и более длины зародышевого канала. Исследования показали, что формирование морфогенного каллуса наблюдалось у 30 % эксплантов на 14-18 сутки культивирования на всех питательных средах. Наибольшей способностью к пролиферации обладал каллус, полученный на среде 1/2 MS с добавлением 2,4-Д (2,0 мг/л) и 6-БАП (1-2 мг/л), у которого через два месяца культивирования масса эмбриогенного каллуса составила до

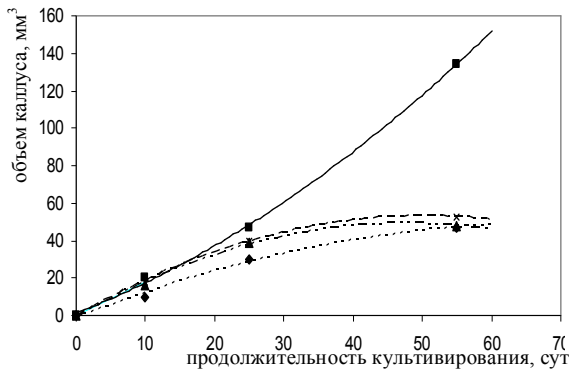


Рисунок 1 - Динамика роста каллуса пихты сибирской на различных средах: $\frac{1}{2}$ MS+2,4-Д и БАП (—); $\frac{1}{2}$ MS+2,4-Д (---); $\frac{1}{2}$ LV+500мг/л аскорбиновой кислоты (— · —); $\frac{1}{2}$ LV+200 мг/л аскорбиновой кислоты (· · ·)

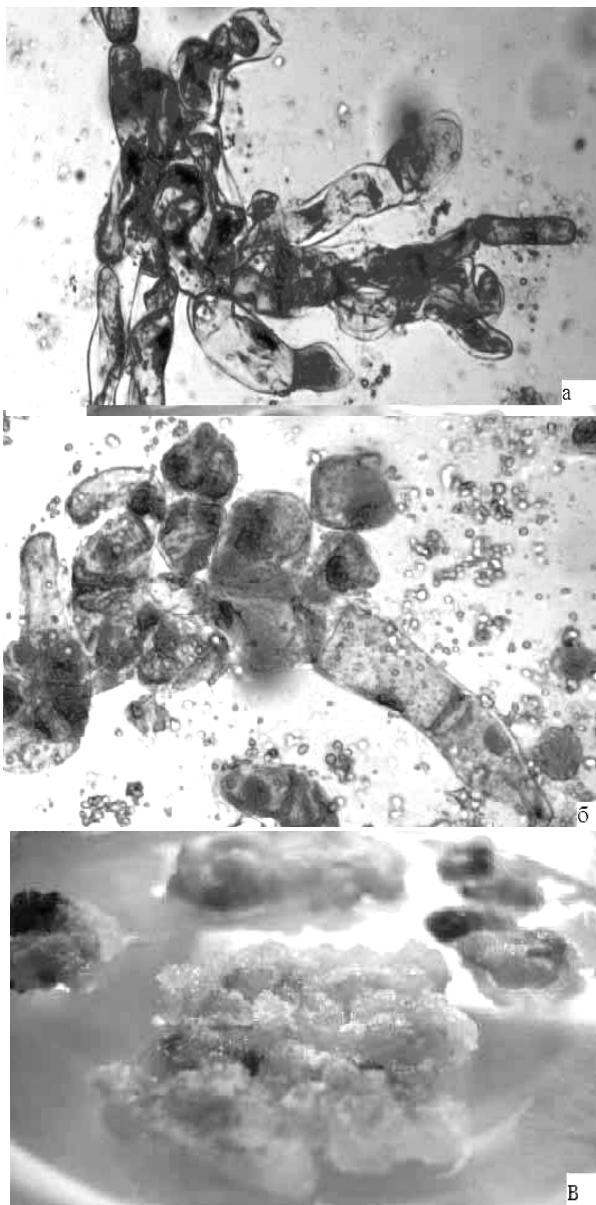


Рисунок 2 - Морфогенные каллусы на стадии инициации, полученные из сегментов проростков пихты сибирской: а, б – формирование эмбриональных глобул; в- морфогенный каллус

0,074±0,008 г, что почти в три раза превышало массу каллуса на среде только с 6-БАП и на среде $\frac{1}{2}$ LV (0,024±0,002 и 0,028 ± 0,003 г соответственно) (рис. 1). Однако при дальнейшем культивировании на этой среде каллусы начинали отмирать, и были пересажены на среду $\frac{1}{2}$ LV.

Цитологический контроль показал, что на 12-14 сутки культивирования у экспланта происходили вытягивание и асинхронное деление клеток. Каллусная масса, полученная из сегментов проростков пихты сибирской, была очень рыхлой и представляла собой суспензию из отдельных клеточных скоплений. Морфогенный каллус включал клетки разных типов (рис. 2). Одни клетки изодиаметрические, $60,0 \pm 3,5$ мкм в диаметре. Другие, прозенхимные – овальные или сильно вытянутые, достигающие в длину $106,0 \pm 5,8$ мкм. Полученные структуры имеют сходство с зародышеподобными структурами (эмбриоидами). Полученные каллусы активно пролиферировали в течение 6-12 месяцев без потери пролиферационной активности. Однако при пересадке на среду с АБК, созревания соматических зародышей не происходило, каллус некротизировался. Эксперименты по культивированию эмбриогенных каллусов пихты сибирской продолжают.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пихта сибирская характеризуется высоким репродуктивным потенциалом. Семенная продуктивность макростробилов у пихты сибирской в горах Западного Саяна стабильно высокая как в низкогорных, так и в высокогорных популяциях. Однако высокий репродуктивный потенциал данного вида в горных экосистемах остается нереализованным вследствие влияния негативных абиотических и биотических факторов. У хвойных растений потенциально заложены множественные пути реализации репродуктивного потенциала, один из которых проявляется в экспериментальных условиях культуры *in vitro* через соматический эмбриогенез (Klimashewska, 1989; Park, 2002; Malabadi, Van Staden, 2005; Белорусова, Третьякова, 2008; Шестибратов и др., 2008). Проведенные эксперименты по оптимизации состава

среды для индукции соматического эмбриогенеза пихты сибирской показали, что наиболее значимыми факторами для индукции каллусогенеза являются стадия развития и состав среды. Оптимальной стадией развития зиготического зародыша для формирования каллусной массы оказался семядольный зародыш, достигающий $\frac{2}{3}$ и более длины зародышевого канала. Установлено, что среда $\frac{1}{2}$ MS с добавлением 6 БАП и 2,4Д, оптимальная на начальных этапах формирования каллуса пихты, не пригодна для ее дальнейшего культивирования. На начальных этапах каллусообразования оптимальной является среда $\frac{1}{2}$ MS, однако, при длительном культивировании на этой среде каллусы отмирают. Лимитирующим индукцию каллусогенеза фактором

является также присутствие кинетина. Соматический эмбриогенез – многоступенчатый процесс, включающий индукцию и пролиферацию эмбрионного каллуса, созревание и прорастание соматических зародышей, формирование растений – регенерантов (Von Arnold et al., 2002). В наших экспериментах успешно проходили индукция и пролиферация эмбрионного каллуса, однако, созревания соматических зародышей на данном этапе добиться не удалось. Эксперименты по подбору и оптимизации питательных сред для получения растений-регенерантов пихты сибирской продолжают-ся.

Благодарности

Автор искренне признателен д.б.н., проф. И.Н.Третьяковой за всестороннюю помощь в проведении исследований и обсуждение полученных результатов.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Алексеев, В.А. Состояние пихтовых лесов Кузнецкого Алатау / В.А. Алексеев, В.В. Астапенко, Ю.Г. Басова, А.И. Бондарев, В.Г. Лузанов, Т.Н. Отнюкова, В.М. Яновский // Лесное хозяйство. - № 4. - 1999. - С. 51-53.
- Алтухов, Ю.П. Аллозимный полиморфизм в природной популяции ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.). Сообщение 3. Корреляция между уровнем индивидуальной гетерозиготности и относительным количеством нежизнеспособных семян / Ю.П. Алтухов, Н.И. Гафаров, К.В. Крутовский, В.А. Духарев // Генетика. - 1986. - Т.22. - № 12. - С. 2825-2830.
- Бажина, Е.В. К проблеме усыхания пихтовых лесов / Е.В. Бажина, И.Н. Третьякова // Успехи совр. биол. - 2001. - Т. 121. - № 6. - С. 626-631.
- Батыгина, Т.Б. От микроспоры - к сорту / Т.Б. Батыгина, Н.Н. Круглова, В.Ю. Горбунова, Г.Е. Титова, О.А. Сельдимрова - М.: Наука, 2010. - 174 с.
- Белоруссова, А.С. Особенности формирования соматических зародышей у лиственницы сибирской: эмбриологические аспекты / А.С. Белоруссова, И.Н. Третьякова // Онтогенез. - 2008. - Т. 39. - № 2. - С. 106-115.
- Белова, Н.В. Жизнеспособность семян пихты сибирской в лесных экосистемах Восточного Саяна / Н.В. Белова, Е.В. Бажина // Хвойные бореальной зоны. - 2007. - № 4. - С. 159-163.
- Воронин, В.И. Действие серосодержащих эмиссий на пихту сибирскую в Южном Прибайкалье/ В.И. Воронин. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.16. - Красноярск, 1989. - 19 с.
- Дженсен, У.Д. Ботаническая гистохимия / У.Д. Дженсен. - М.: Мир, 1965. - 377 с.
- Кокорин, Д.В. Формовое разнообразие пихты сибирской в южных районах Средней Сибири / Д.В. Кокорин, Л.И. Милютин // Лесоведение. - 2003. - № 4. - С. 32-35.
- Коршиков, И.И. Генетические особенности деревьев с высокой продуктивностью полных семян в популяциях видов семейства Pinaceae Lindl. / И.И. Коршиков // Факторії експериментальної еволюції організмів.- К.: Логос, 2009. - Т.5. - С. 144-149.
- Левина, Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы / Р.Е. Левина. - М., 1981. - 96 с.
- Малюченко, О.П. Влияние индивидуальной гетерозиготности на характеристики плодоношения у кедрового стланика *Pinus pumila* / О.П. Малюченко, Ю.П. Алтухов // Докл. РАН. - 2002. - Т. 384. - №3. - С. 418-421.
- Минина, Е.Г. Геотропизм и проявление пола у хвойных / Е.Г. Минина, И.Н. Третьякова. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. - 198 с.
- Паушева, З. Ф. Практикум по цитологии растений / З.Ф. Паушева. - М.: Колос, 1980. - 304 с.
- Семерикова, С.А. Генетическая изменчивость и дифференциация популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) по аллозимным локусам / С.А. Семерикова, В.Л. Семериков // Генетика. - 2006. - Т. 42. - № 6. - С. 783-792.
- Третьякова, И.Н. Жизнеспособность пыльцы пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор Южной Сибири / И.Н. Третьякова, Е.В. Бажина // Экология. - 1994. - № 6. - С. 20-28.
- Третьякова, И.Н. Семенная продуктивность макростробилов и качество семян у пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор Южной Сибири / И.Н. Третьякова, Е.В. Бажина // Экология. - 1996. - № 6. - С. 430-436.
- Третьякова, И.Н. Сохранение генофондов хвойных видов Сибири при помощи соматического эмбриогенеза *in vitro* – современного метода биотехнологии / И.Н. Третьякова, И.Н. Барсукова // Хвойные бореальной зоны. - 2010. - XXVII. - № 1-2. - С. 203-205.
- Шестибратов, К.А. Мировой опыт и достижения технологий клонального микроразмножения и генетической трансформации / К.А. Шестибратов, М.М. Шемьякина, Ю.А. Овчинникова // Лесохозяйственная информация. - 2008. - № 3-4. - С. 22-23.
- Щербакова, М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом / М.А. Щербакова. - Красноярск, 1965. - 35 с.
- Экарт, А.К. Эколого-генетический анализ популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) / А.К. Экарт. Автореф. ...канд. биол. наук. - Красноярск, 2006. - 17 с.
- Koski, V. Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* / V. Koski // Commun. Inst. For. Fenn. - 1971. - V. 75. - № 3. - P. 1-10.
- Fawler, D.P. Effects of inbreeding in red pine, *Pinus resinosa* Ait. IV / D.P. Fawler // Sylvae Genet. - 1965. - V. 14. - P. 76.
- Fawler, D. P. Population studies of white spruce. I. Effects of self-pollination. / D. P. Fawler, Y. S. Park // Canad. J. Forest Res. - 1983. - V. 13. - № 6. - P. 1133.
- Klimaszewska, K. Conifer somatic embryogenesis: I. Development / K. Klimaszewska, D.R. Cyr // Dendrobiology. 2002. - V. 48. - P. 31-39.
- Klimaszewska, K. Plantlet development from immaturezygotic embryos of hybrid Larch through somatic embryogenesis / K. Klimaszewska // Plant Sci. - 1989. - V. 63. - P. 95-103.
- Klimaszewska, K. Maturation of somatic embryos of *Pinus strobus* is promoted by a high concentration of Gellan Gum / K. Klimaszewska, D. Smith // Physiologia Plantarum. - 1997. - V. 100. - P. 449 - 457.
- Lelu, M.A. Somatic embryogenesis from immature and mature zygotic embryos and from cotyledons and needles of somatic plantlets of *Larix* / M.A. Lelu, K. Klimaszewska, Charest P.J. // Can. J. For. Res. - 1994. - V. 24. - № 1. - P. 100-106.
- Malabadi, R. B. Somatic embryogenesis from vegetative shoot apices of mature trees of *Pinus patula* / R.B.

- Malabadi, J. Van Staden // *Tree Physiology*. - 2005. V. 25. P. 11–16.
- Park, Y.S. Implementation in conifers somatic embryogenesis in clonal forestry: technical requirement and development considerations / Y.S. Park // *Ann. For. Sci.* - 2002. - V. 59. - P. 651–656.
- Park, Y.S. Initiation of somatic embryogenesis in *Pinus banksiana*, *P. strobus* and *P. sylvestris* at three laboratories in Canada and France / Y.S. Park, M.A. Leluw-Walter, L. Harrengt, J.F. Trontin, I. McEacheron, K. Klimaszewska, J.M. Bonga // *Plant cell, Tissue Organ Cult.* - 2006. - V. 86. - P. 87-101.
- Stasolla, C. Recent advances in conifer somatic embryogenesis: improving somatic embryo quality / C. Stasolla, E. C. Yeung // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* - 2003. - V. 74. - P. 15–35.
- Tissue culture research at the CFS: its history, current status and potential benefits: http://publications.gc.ca/collections/collection_2011/rncan-nrcan/Fo114-11-2011-eng.pdf.
- Tremblay, F.M. Somatic embryogenesis and plantlet regeneration from embryos isolated from stored seeds of *Picea glauca* / F.M. Tremblay // *Can. J. Bot.* - 1990. - V. 68. - P. 236-242.
- Von Arnold, S. Developmental pathways of somatic embryogenesis / S. Von Arnold, I. Sabala, P. Bozhkov et al. // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* - 2002. - V. 69. - P. 233–249.

Поступила в редакцию 18 ноября 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЛИСТВЕННОЦЫ СИБИРСКОЙ В ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ МОНГОЛИИ

А.П. Барченков¹, Л.И. Милютин¹, С. Жамъянсурен²

¹Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: institute@forest.akadem.ru
²Институт ботаники АНМ
210361 Улан-Батор, ул. Жукова, 77 e-mail: ibot@mongol.net

Исследована морфологическая изменчивость количественных и качественных признаков шишек и семян лиственницы сибирской на территории Восточной Сибири и Северо-Восточной Монголии. Выявлены основные закономерности изменчивости этих признаков. Определены популяции сибирской лиственницы с высокой степенью изменчивости и наиболее перспективными для селекции и лесоразведения генотипами.

Ключевые слова: изменчивость, лиственница, генеративные органы

The morphological variability of *Larix sibirica* (Ledeb.) quantitative and qualitative features of generative organs has been investigated on Eastern Siberia and North-Eastern Mongolia territories. The main regularities of variability of these features have been obtained. The *Larix sibirica* (Ledeb) populations with high degree of variability and more perspective for selection and foresting genotypes have been defined.

Key words: variability, larch, generative organs

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время лиственница сибирская является одной из основных лесообразующих пород на территории Восточной Сибири и Монголии. В Восточной Сибири лиственница сибирская занимает всю юго-западную часть Прибайкалья и юг Бурятии. В Северо-Восточной Монголии лиственница сибирская произрастает на большей части гор Хэнтэя. Высокая экологическая пластичность и слабая репродуктивная изоляция вызывают значительную морфологическую изменчивость восточных популяций лиственницы сибирской. Кроме того, существенное влияние на изменчивость лиственницы сибирской в восточной части ее ареала оказывает непосредственная близость к границам распространения лиственницы Гмелина, что вызывает значительную миграцию генетического материала от этого вида в процессе интрогрессивной гибридизации. Изучение морфологии восточносибирских популяций сибирской лиственницы привело к выделению некоторых внутривидовых таксонов (*var. lenensis*, *baicalensis*, *transbaicalensis*) (Милютин, 1983), которые различаются по степени проявления гибридных процессов. Наибольшее количество гибридных форм встречается в популяциях *var. baicalensis*, которые непосредственно переходят в новый гибридный видовой таксон *Larix czekanowskii* Szaf.

Исследование гибридных популяций на границах ареалов является важным и перспективным направлением для изучения гетерозисных форм лиственницы, перспективных для заготовки семян и лесовосстановления.

В данной работе проведен сравнительный анализ морфологической изменчивости генеративных органов лиственницы сибирской в северных и южных районах Восточной Сибири. Кроме того, для отражения более полной картины морфологического разнообразия в периферийных популяциях лиственницы сибирской проанализированы показатели вариации этих признаков в горах Монголии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом наших исследований были популяции лиственницы сибирской, произрастающие в Восточной Сибири и в северо-восточных районах Монголии на склонах гор Хэнтэя. Характеристики пробных площадей представлены в таблице 1. Изменчивость изучалась по таким признакам, как: длина и ширина шишек, число семенных чешуй в шишке, форма края семенной чешуи, опушенность семенных чешуй, масса 1000 семян и показатели их посевных качеств. Вариация количественных признаков определялась методами математической статистики и оценивалась по шкале С.А. Мамаева (1972).

Определялись показатели внутривидовой изменчивости исследуемых количественных признаков, выражаемые коэффициентом вариации (C_v , %). Изменчивость качественных признаков устанавливалась с помощью определения процентных соотношений встречаемости признака в популяциях.

Из-за ограниченности экспериментального материала, связанной с неудовлетворительными урожаями семян в районе исследования за последние годы, в некоторых популяциях данные по

Таблица 1 - Характеристики пробных площадей

Место сбора материала	№ п/п	Географические координаты		Тип леса	Бонитет
		с. ш.	в.д.		
Ванавара	1	60°19′	102°15′	разнотравный	IV
Чемдальск	2	59°38′	103°19′	ельник зеленомошный	V
Усть-Кут	3	56°46′	105°45′	разнотравный	III
Жигалово	4	54°48′	105°09′	осочково-лишайниковый	IV
Косая степь	5	52°50′	106°06′	разнотравный	II
Ольхон	6	53°12′	107°20′	лиственничная редина	IV
Кяхта	7	50°20′	106°20′	кустарничковый	IV
Джида	8	50°50′	105°57′	злаково-разнотравный	III
Елбак	9	49°07′	106°48′		IV
Биндэр-Обо	10	48°27′	110°13′		IV
Цэнхэр-Мандал	11	47°47′	109°03′	разнотравный	V
Мунген-Морьт	12	48°20′	108°39′		IV
Богдо-Ула	13	47°44′	106°58′		IV

Примечание: п/п – пробная площадь.

качественным признакам семян не были получены.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость морфометрических признаков шишек. Морфометрические признаки шишек лиственницы имеют важное значение для ее внутривидовой систематики и аналитической селекции, однако значительная изменчивость и полигенное наследование этих признаков усложняют их диагностику и классификацию. Кроме того, эти признаки значительно коррелируют между собой, по литературным данным (Путенихин и др., 2004) коэффициенты корреляции изменяются от 0,5 до 0,8, что делает еще более сложным их использование для внутривидовой диагностики. В нашей работе мы проанализировали вариацию морфометрических признаков шишек в пределах популяции и на межпопуляционном уровне и попытались наметить наиболее перспективные для аналитической селекции популяции с высоким уровнем вариации признаков.

Анализ полученных данных показал, что внутривидовая изменчивость в равнинных популяциях Восточной Сибири проявляется в основном на низком и среднем уровнях, по шкале С.А. Мамаева (1972), при этом отмечаются некоторые тренды увеличения или уменьшения вариации в зависимости от экологических условий произрастания.

В наиболее пессимальных условиях индивидуальная изменчивость признаков несколько снижается. Например, низкая вариация метрических признаков шишек отмечена в остепненных изолированных лиственничниках на юге Бурятии (пробные площади № 7, № 8) (табл. 2).

Другая тенденция вариации отмечена в горных популяциях Монголии. По длине шишек и числу семенных чешуй в них уровень внутривидовой изменчивости на склонах Восточного Хентэя увеличивается до повышенного значения (табл. 3). Наибольшая вариация выявлена в районе с. Цэнхэр-Мандал и заповедника Богдо-Ула на высотах 1560 и 1680 м над у.м. При этом прямой зависимости увеличения внутривидовой изменчивости от изменения высоты над уровнем моря не установлено.

При исследовании географической изменчивости этих признаков существенных закономерностей, связанных с изменением географической широты и высоты над уровнем моря, не выявлено. Межпопуляционные различия определяются в основном экологическими условиями произрастания. Низкие значения параметров шишек выявлены в северной популяции в верховье Подкаменной Тунгуски. Кроме того, деревья с мелкими шишками обнаружены в остепненном лиственничнике на острове Ольхон. Помимо пессимальных условий произрастания, по-видимому, более сильное влияние на изменчивость размеров шишек оказывает

Таблица 2 - Изменчивость размеров шишек

Место сбора материала	№ п/п	Длина шишек, г		Ширина шишек, г		Число чешуй в шишке (шт.)	
		$X_{cp} \pm m_x$	Cv %	$X_{cp} \pm m_x$	Cv %	$X_{cp} \pm m_x$	Cv %
Ванавара	1	25,7±0,6	12,3	25,2±0,5	10,6	26,2±0,6	13,2
Чемдальск	2	23,3±0,4	7,5	18,3±0,4	11,0	23,6±0,5	9,1
Усть-Кут	3	25,5±0,7	15,3	24,1±0,7	15,4	23,8±0,8	18,8
Жигалово	4	27,9±0,6	12,3	23,4±0,6	12,8	28,4±0,7	12,8
Косая степь	5	26,7±0,6	12,1	25,8±0,5	10,6	28,0±0,7	13,1
Ольхон	6	23,8±0,5	10,8	20,3±0,5	13,9	24,5±0,7	16,7
Кяхта	7	26,5±0,5	10,3	25,9±0,4	8,2	27,2±0,6	11,0
Джида	8	25,5±0,6	12,6	22,3±0,5	10,8	31,4±0,7	11,5

Примечание: X_{cp} – среднее значение признака на пробной площади; m_x – ошибка среднего; Cv – коэффициент вариации признака; п/п – пробная площадь.

возможная гибридизация с лиственницей Гмелина или с гибридным комплексом (лиственницей Чекановского). В южных степных районах Бурятии (пробная площадь № 8) (табл. 2) и в горах Восточного Хэнтэя в Монголии (табл. 3) выявлены

популяции с многочешуйными шишками. Число семенных чешуй в шишке у деревьев этих популяций значительно превышает показатели данного признака в других насаждениях, как в Восточной, так и в Западной Сибири.

Таблица 3 - Изменчивость морфометрических признаков шишек в горных популяциях Монголии

Место сбора материала	Высота над уровнем моря	Длина шишек		Число чешуй в шишке	
		$X_{cp} \pm m_x$	Cv %	$X_{cp} \pm m_x$	Cv %
Елбак	1300	25,9±0,3	19,7	33,7±0,3	18,4
Биндэр-Обо	1400	26,9±0,3	10,3	32,3±0,3	19,7
Цэнхэр-Мандал	1560	24,5±0,4	22,3	29,4±0,4	24,7
Мунген-Морьт	1630	28,2±0,2	13,4	36,7±0,2	20,6
Богдо-Ула	1687	21,4±1,3	20,6	28,2±1,1	24,3

Примечание: X_{cp} – среднее значение признака на пробной площади; m_x – ошибка среднего; Cv – коэффициент вариации признака.

Шишки с большим числом чешуй были также обнаружены на единичных деревьях в остепненных злаково - разнотравных лиственничниках Хакасии.

Изменчивость формы края семенной чешуи. В.Н.Сукачев (1924) считал этот признак одним из ведущих в диагностике видов лиственницы и подчеркивал его значение в познании филогении рода

Larix. В дендрологических описаниях видов и форм лиственницы по очертанию верхнего края выделяют чешуи округлые, прямосрезанные, выемчатые и реже зазубренные. В исследованных популяциях лиственницы сибирской отмечено абсолютное преобладание деревьев с округлой формой края семенной чешуи (от 70 до 100 %) (табл. 4).

Таблица 4 - Встречаемость деревьев с различной формой края семенной чешуи, %

Место сбора материала	№ п/п	Форма края семенной чешуи		
		округлая	прямая	выемчатая
Ванавара	1	76	20	4
Чемдальск	2	95	5	-
Усть-Кут	3	76,7	13,3	10
Жигалово	4	86,7	13,3	
Косая степь	5	70	30	
Ольхон	6	90	6,7	3,3
Кяхта	7	56	20	24
Джида	8	100	-	-
Елбак	9	100		
Биндэр-Обо	10	97	2	1
Цэнхэр-Мандал	11	100	-	-
Мунген-Морьт	12	100	-	-
Богдо-Ула	13	100	-	-

Примечание: п/п – пробная площадь.

В ряде популяций выявлено значительное присутствие переходных форм по этому признаку. Например, на юго-западном побережье Байкала (пробная площадь №5) (табл. 4) обнаружено до 30 % особей с прямой формой края семенной чешуи. В южных районах Бурятии (пробная площадь №7) встречаемость особей с прямой и выемчатой формой края семенной чешуи составила 20 и 24 % соответственно. Эти показатели значительно превышают встречаемость этого признака, отмеченную нами ранее (Барченков, 2010) в популяциях Средней Сибири. Результаты наших исследований и обобщение литературных данных (Дылис, 1947; 1961, 1981; Круклис, Милютин, 1977) указывают на то, что изменчивость этого признака в Восточной Сибири определяется преимущественно гибридизационными процессами лиственницы сибирской с лиственницей Гмелина. По данным Л.И. Милютина (1983), в гибридных популяциях до 48 % особей

имеют прямую и выемчатую форму края семенной чешуи.

Изменчивость опушенности семенных чешуй. Опушенность семенных чешуй лиственницы – важный признак для диагностирования видов лиственницы. Из произрастающих на территории Сибири видов лиственница сибирская имеет наиболее опушенные чешуи. При этом, данный вид лиственницы является и наиболее полиморфным по этому признаку. Все многообразие опушенности чешуй шишек объединено в несколько групп (табл. 5): очень сильное опушение – чешуи покрыты густым рыжим «войлочным» опушением; сильное – чешуи покрывает хорошо заметное рыжее опушение; среднее – чешуи от основания примерно до половины покрыты рыжеватыми волосками; слабое – рыжеватые волоски заметны лишь у основания чешуй; слабое белесое опушение – у основания

Таблица 5 - Встречаемость деревьев с различной опушенностью семенных чешуй

Место сбора материала	№ п/п	Опушенность семенных чешуй				
		очень сильное опушение	сильное опушение	среднее опушение	слабое опушение	слабое белесое опушение
Ванавара	1	51,6	9,7	19,4	19,4	-
Чемдальск	2	46,2	23,1	23,1	7,7	-
Усть-Кут	3	-	32,1	21,4	39,3	7,1
Жигалово	4	86,7	-	10	3,3	-
Ольхон	6	100	-	-	-	-
Елбак	9	-	91,6	8,4	-	-
Биндэр-Обо	10	-	72,0	21,0	7,0	-
Мунген-Морьт	12	-	65,0	33,0	2,0	-
Богдо-Ула	13	-	86,5	13,5	-	-

Примечание: п/п – пробная площадь.

чешуй видны редкие белесые волоски (по Л.И. Милютину, 1983). Практически во всех исследованных нами популяциях лиственницы преобладают деревья с очень сильным (51,6 – 100 %) и сильным (9,7 – 91,6 %) опушением семенных чешуй (табл. 5). При этом отмечено увеличение встречаемости особей со слабоопушенными семенными чешуями в окрестностях поселка Усть-Кут в северных районах Прибайкалья, а также в районе эвенкийского поселка Ванавара. В этих популяциях наиболее вероятно влияние гибридизации с лиственницей Гмелина, что оказывает существенное влияние на изменчивость этого признака. В горных районах Монголии выявлено абсолютное преобладание деревьев с сильно и средне-опушенными чешуями и лишь единично встречаются шишки со слабым опушением.

Изменчивость показателей качества семян.

Семена являются важным средством производства в лесном хозяйстве. Изучение их свойств в пределах ареала вида является необходимым элементом работы по выявлению семенных ресурсов. Основными показателями качества семян являются: масса 1000 семян, их полнозернистость, всхожесть и энергия прорастания.

Масса 1000 семян является одним из основных признаков при изучении изменчивости и систематики лиственницы. Лиственница сибирская формирует наиболее крупные и тяжелые семена среди сибирских видов лиственницы. Причем этот признак является достаточно изменчивым, и факторы, влияющие на его вариацию, весьма разнообразны. Имеются многочисленные материалы (Кульмина, Черепнин, 1973; Ирошников и др., 1974; Третьякова и др., 2006) по изучению влияния климатических условий на массу семян, изучалась зависимость массы семян от состава древостоя и полноты (Дылис, 1961). Одним из наиболее важных факторов, определяющих массу семян, является их полнозернистость, которая также влияет на всхожесть семян и энергию их прорастания.

По нашим данным, амплитуда колебания среднепопуляционных значений массы семян сибирской лиственницы в Предбайкалье и Забайкалье равна 7-9 г и характеризуется средним и повышенным уровнями вариации ($CV=16-24\%$). При этом наблюдается явное увеличение значений признака

при продвижении в юго-западном направлении. Например, в южных районах республики Бурятия масса 1000 семян достигает 8,5 г.

В северных горных районах Монголии, на высотах 1300 – 1600 м над уровнем моря, масса 1000 семян по средним многолетним наблюдениям не превышает 6,4 г с очень низкой вариацией по годам. По материалам, полученным нами ранее, вариация массы 1000 семян в Восточном Хэнтэе составляет 5,6-8,2 г в зависимости от высоты расположения популяции над уровнем моря.

Кроме того, такие значительные различия объясняются не только особенностями условий произрастания насаждений, но и спецификой формирования семян, обуславливающей разные соотношения полнозернистых и пустых семян. Процент пустых семян в популяциях Восточного Хэнтэя колеблется от 25 до 57,5 %. Причины низкого качества семян лиственницы выделяются различные: от плохих погодных условий в период пыления и низкого качества пыльцы (Третьякова и др., 2006), до фитocenотических условий произрастания популяции (Дылис, 1961). Однако, мы считаем, что недостаточная всхожесть семян из горных популяций Монголии определяется преимущественно нарушениями в развитии зародыша семени. Например, в 1983 году в заповеднике Богдо-Ула был отмечен высокий уровень встречаемости (до 94 %) полиэмбриональных семян. Кроме того, низкое качество семян в горных популяциях связано с недоразвитием зародыша семени. Так, при исследовании горных климатипов лиственницы сибирской в Южной Сибири обнаружен (Ирошников и др., 1974) большой процент (30-60 %) семян, зародыш которых не достигает нормального размера. Недостаточное развитие зародыша в семени резко снижает его жизнеспособность. По утверждению М.А. Щербаковой (1965), семена, в которых зародыш занимает всего $\frac{1}{4}$ эмбрионального канала, вообще являются нежизнеспособными и не прорастают.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, анализ полученных результатов показал, что изменчивость морфологических признаков генеративных органов лиственницы сибирской в Восточной Сибири и в горах Монголии, наряду со значительной дифференциацией экологиче-

ских условий произрастания, в некоторой степени обусловлена и гибридизационными процессами с лиственницей Гмелина, происходящими в ряде изученных популяций. В горах Монголии не наблюдается четкой закономерности в изменчивости генеративных органов лиственницы с изменением высоты над уровнем моря. В южных районах Бурятии и в горах Монголии выявлена группа популяций, деревья в которых обладают многочешуйными шишками, причем этот признак относительно не стабилен в пределах популяции, и его внутривидовая изменчивость в некоторых насаждениях достигает повышенного уровня, по шкале С.А. Мамаева.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Барченков, А.П. Изменчивость морфологических признаков генеративных органов лиственницы сибирской в бассейне реки Енисей / А.П. Барченков // Хвойные бореальной зоны – 2010. Т. 27.- №1-2. – С. 36 - 42.
- Дылис, Н.В. Сибирская лиственница /Н.В. Дылис. – М.: Изд. МОИП, 1947. – 137 с.
- Дылис, Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока / Н.В. Дылис. - М.: АН СССР, 1961. – 209 с.
- Дылис, Н.В. Лиственница /Н.В. Дылис. – М.: Лесная промышленность, 1981. - 96с.
- Ирошников, А.И. Географическая изменчивость качества семян хвойных пород Сибири / А.И. Ирошников, Л.И. Милютин, В.Л. Черепнин, М.А. Щербакова // Изменчивость древесных растений Сибири. - Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1974. - С. 56-76.
- Круклис, М.В. Лиственница Чекановского / М.В. Круклис, Л.И. Милютин. - М.: Наука, 1977. - 210 с.
- Кузьмина, Н.А. Географическая изменчивость веса семян лиственницы сибирской в Средней Сибири / Н.А. Кузьмина, В.Л. Черепнин // Лесоведение. - 1973. - № 3. – С. 35 –39.
- Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев - М.: Наука, 1972. – 283 с.
- Милютин, Л.И. Взаимоотношения и изменчивость близких видов древесных растений в зонах контакта их ареалов (на примере лиственниц сибирской и даурской). Дисс. докт. биол. наук / Л.И. Милютин. - Красноярск, 1983. - 418 с.
- Путенихин, В.П. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура / В.П. Путенихин, Г.Г. Фарушкина, З.Х. Шигапов. – М.: Наука, 2004. – 276 с.
- Сукачев, В.Н. К истории развития лиственницы / В.Н. Сукачев // Лесное дело. – М. – Л., 1924, - С. 12 – 44.
- Третьякова, И.Н. Особенности формирования органов лиственницы сибирской и их морфогенетический потенциал / И.Н. Третьякова, Ю.Н. Баранчиков, Л.В. Буглова, А.С. Белоруссова, Л.И. Романова // Успехи современной биологии. – 2006. Т. 126. - №5. - С. 472 – 480.
- Щербакова, М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом / М.А. Щербакова. – Красноярск: Красноярское книжн. издат., 1965. – 35 с.

Поступила в редакцию 24 ноября 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.

УДК [581.824.1 + 581.52.5] : 582.475 (571.61)

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ ЛИСТВЕННИЦЫ КАЯНДЕРА (*LARIX CAJANDERI* MAYR) ИЗ РАЗНЫХ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ В ПРИАМУРЬЕ

Н.И. Блохина¹, О.В. Бондаренко¹, С.В. Осипов²

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Биолого-почвенный институт ДВО РАН, 690022 Владивосток, просп. 100 лет Владивостоку 159, e-mail: blokhina@biosoil.ru

²Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, 690041 Владивосток, ул. Радио 7, e-mail: sv-osipov@yandex.ru

Изучено анатомическое строение древесины лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*) из разных условий произрастания в Приамурье и выявлены изменения, происходящие в анатомической структуре.

Ключевые слова: *Larix cajanderi*, возрастная и экологическая анатомия древесины, Приамурье

Wood anatomy of the Cajander larch (*Larix cajanderi*) from the different habitat environments within the Amur River region has been studied, and specific changes in wood anatomical structure have been considered.

Key words: *Larix cajanderi*, age and ecological wood anatomy, Amur River region

ВВЕДЕНИЕ

Лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) является одной из основных лесобразующих пород в бореальной зоне материковой части российского Дальнего Востока (РДВ) и характеризуется широким эдафическим ареалом. Большинство работ, связанных с анатомическим исследованием древесины *L. cajanderi*, выполнено на основе анализа годичных колец и посвящено изучению изменений в строении древесины, происходящих под влиянием климатического фактора. Изучались погодичная динамика ширины годичных колец и радиальный прирост ствола, параметры внутренней структуры и плотность годичных колец и т.д. (Бенькова, Некрасова, 2000; Бенькова, Шашкин, 2000; Бенькова, Бенькова, 2004, 2006 и др.). Кроме того, у *L. cajanderi* была изучена возрастная изменчивость анатомических признаков древесины по радиусу и высоте ствола на примере одного модельного дерева (Blokhina et al., 2011). Однако на анатомическое строение древесины влияют не только климатические, но и экологические условия произрастания. Тем не менее, изменчивость анатомических признаков древесины в зависимости от условий произрастания дерева для лиственницы была прослежена только на примере лиственницы ольгинской – *L. olgensis* A. Henry (Блохина, Минхайдаров, 2000; Блохина и др., 2000). Поэтому в задачу настоящей работы входило изучение анатомического строения древесины *L. cajanderi* из разных условий произрастания и выявление изменений, происходящих в анатомической структуре.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа поддержана РФФИ (гранты 11-04-01208 и 11-04-00478)

Материал для исследования собран в Верхнебуреинском районе Хабаровского края (51°41' с.ш., 134°18' в.д.). Эколого-топографический профиль протяжённостью 300 м был заложен в горно-таёжном поясе в верховьях реки Буреи на высоте около 600 м над уровнем моря. Три пробные площади каждая размером 30 x 30 м расположены на разных элементах рельефа: на надпойменной дренированной террасе (ППЗ), надпойменной заболоченной террасе (ПП1) и шлейфе западного склона (ПП2) (табл. 1). На пробных площадях отобрано для исследования 4 модельных дерева (М): М3 приурочено к наиболее комфортным экологическим условиям ППЗ и характеризуется наиболее высокими средними показателями радиального роста и роста в высоту; М2 приурочено к менее благоприятным условиям на ПП2; М1 и М4 росли в пессимальных условиях ПП1 и имеют наиболее низкие показатели роста (табл. 1). Анатомическое исследование проведено на спилах древесины ствола, взятых с каждого модельного дерева на высоте 1,3 м над уровнем почвы. Из каждого спила были вырезаны треугольные секторы с восточной стороны ствола, включающие сердцевину и все годичные кольца по радиусу ствола до коры. Из каждого сектора выкалывались кубики (блоки) через каждые 10 годичных колец по направлению от сердцевины к коре (по радиусу ствола). Из блоков изготавливались тонкие «прозрачные» срезы в трёх взаимно перпендикулярных направлениях: поперечном, радиальном и тангентальном. Поперечный и радиальный срезы включали все годичные кольца; тангентальные срезы делались в каждом слое прироста с первого по десятый включительно и далее – в каждом десятом слое (в двадцатом, тридцатом и т.д.). Всего было изготовлено и микроскопически исследовано 949 срезов (231 – из М1, 119 – из М2, 308 – из М3 и 291 – из М4).

Таблица 1 - Характеристика исследованных модельных деревьев *Larix cajanderi* Mayr и условий их произрастания

№ дерева	Модельные деревья (М)			Условия произрастания
	Высота дерева, м	на высоте 1.3 м над уровнем почвы		
		диаметр ствола, см	количество годичных колец	
М3	23,6	25	138	ППЗ. Надпойменная аллювиальная терраса высотой 1,5 м над уровнем реки (мерзлота отсутствует). Растительное сообщество: лиственничник ольховниково-бруснично-багульниковый зеленомошно-сфагновый. Древостой: образован только лиственницей, III класс бонитета, сомкнутость крон 70%, средняя высота 24 м, средний диаметр на высоте 1,3 м – 20 см. Условия произрастания наиболее благоприятные.
М2	14,6	17,5	119	ПП2. Шлейф западного склона (азимут 270°, уклон 5°). Растительное сообщество: лиственничник редкостойный бруснично-багульниковый лишайниково-зеленомошный. Древостой: образован только лиственницей, V класс бонитета, сомкнутость крон 35%, средняя высота 13 м, средний диаметр на высоте 1,3 м – 14 см.
М1	8,3	11	237	ПП1. Надпойменная аллювиальная терраса высотой 2.5 м над уровнем реки, переувлажнённая, с близко залегающей многолетней мерзлотой. Растительное сообщество: лиственничное редколесье кустарничковое сфагново-лишайниковое.
М4	6,5	8,5	260	Древостой: образован только лиственницей, Vб класс бонитета, сомкнутость крон 15%, средняя высота 8 м, средний диаметр на высоте 1,3 м – 10 см. Условия произрастания пессимальные.

Анатомическое строение древесины изучалось по направлению от сердцевины к коре отдельно на каждом из четырёх спилов, затем был выполнен сравнительный анализ анатомической структуры. Микроскопическое изучение проводилось с применением светового и сканирующего электронного микроскопов. Измерения анатомических признаков проводились по стандартной методике (Яценко-Хмелевский, 1954). Размер полостей и толщину стенок трахеид измеряли у каждого дерева в последних ста годичных кольцах (у М3 – с 39-го по 138-ое годичное кольцо, у М2 – с 20-го по 119-ое, у М1 – с 138-го по 237-ое и у М4 – с 161-го по 260-ое годичное кольцо). В годичном кольце делали по 25 измерений каждого параметра. Средние показатели измерений и их изменчивость получали усреднением результатов измерений по годичным кольцам каждого модельного дерева. Вычисление площади клеточной стенки трахеид (CWT area) и площади полостей трахеид (LUM area) производили по формулам (Ваганов и др., 2007): $CWT\ area = 2 \times CWT \times (T + D - 2 \times CWT)$ и $LUM\ area = D \times T - CWT\ area$, где D – радиальный размер трахеид, T – тангентальный размер трахеид, CWT – толщина стенок трахеид. При описании анатомического строения древесины использовалась терминология, изложенная в работе А.А. Яценко-Хмелевского (1954) и адаптированная к «IAWA List of Microscopic Features for Softwood Identification» (Baas et al., 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате изучения анатомического строения древесины по направлению от сердцевины к коре, выполненного у модельных деревьев *L. cajanderi* на высоте 1,3 м над уровнем почвы, выявлено для каждого модельного дерева время появления в ходе онтогенеза основных анатомических признаков, характерных для зрелой древесины этого вида (табл. 2). Обобщение полученных данных показало, что формирование зрелой древесины наиболее растянуто во времени в условиях переувлажнения с подстилающей многолетней мерзлотой (М1). У модельного дерева М3 из наиболее благоприятных экологических условий произрастания основные признаки анатомического строения древесины окончательно формируются к 31-40-му годичному кольцу, тогда как у М2 – к 51-60-му, а у М1 – к 91-100-му годичному кольцу и в дальнейшем они практически не изменяются. В случае крайнего угнетения дерева (М4) зрелая древесина со всеми типичными для *L. cajanderi* признаками не формируется: у М4 нет трёхрядных лучей с горизонтальными смоляными ходами и двурядных овальных пор, значительно ниже однорядные лучи, меньше поры на радиальных стенках трахеид ранней древесины и только единичная встречаемость 7-8 пор на полях перекрёста.

В результате проведенного исследования получены средние значения, стандартное

Таблица 2 - Появление в ходе онтогенеза основных признаков анатомического строения древесины на высоте 1,3 м над уровнем почвы у модельных деревьев *Larix cajanderi* Мауг из разных условий произрастания

Анатомические признаки	Условия произрастания			
	← благоприятные		→ пессимальные	
	Модельные деревья			
	М3	М2	М1	М4
	Порядковый номер годовичного кольца, в котором появляется признак			
Поры на радиальных стенках трахеид ранней древесины				
однорядные округлые максимального диаметра	35 (16-29 мкм)	24 (16-26 мкм)	26 (16-24 мкм)	47 (12-16 мкм)
однорядные овальные максимального диаметра	3 37 (18-22×20-29 мкм)	6 32 (16-22×18-24 мкм)	24 40 (16-22×18-24 мкм)	21 43 (14-16×16-20 мкм)
двурядные округлые максимального диаметра	5 52 (16-28 мкм)	11 43 (16-24 мкм)	39 74 (16-22 мкм)	41 102 (12-16 мкм)
двурядные овальные максимального диаметра	15 56 (16-18×18-22 мкм)	20 58 (16-20×18-22 мкм)	91 103 (16-20×18-22 мкм)	— —
максимальное количество пор на полях перекреста (8 пор)	16	24	102	138
спиральные утолщения	1-4	1-8	1-9	1-17
спиральная штриховатость	5	9	10	18
однорядные лучи максимальной высоты	31-40 (29 клеток)	51-60 (30 клеток)	111-120 (27 клеток)	221-230 (22 клеток)
Лучевые трахеиды				
вдоль одного края луча	3	2	3	5
по обоим краям луча	4	3	8	8
в середине луча	13	7	8	10
самостоятельные лучи из лучевых трахеид	5	11	8	10
Нормальные смоляные ходы				
вертикальные	1			
горизонтальные	2	3		2
Веретеновидные лучи с горизонтальными смоляными ходами				
двурядные	2	3		2
дву-трёхрядные	11-20		21-30	
трёхрядные	31-40	51-60	91-100	—
короткие и длинные		31-40	91-100	41-50
однорядные окончания максимальной длины	(4-16 клеток)	(7-21 клеток)	(5-12 клеток)	(2-12 клеток)

Примечание: в скобках указаны максимальные значения признаков, (—) – признак отсутствует.

отклонение и коэффициент вариации некоторых количественных ксилотомических признаков в зависимости от условий произрастания (табл. 3) и выявлены признаки с высоким (более 50 %) и низким (20 % и менее) коэффициентом вариации. К первым относятся ширина годичных колец, высота однорядных лучей и у модельных деревьев М2 и М3 - радиальный размер полостей трахеид поздней древесины; ко вторым - ширина зоны ранней древесины, у М4, М1 и М2 - диаметр пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины, у М4 и М1 - радиальный и тангентальный размер полостей трахеид ранней древесины и толщина стенок трахеид ранней древесины, а также толщина стенок трахеид поздней древесины у М4 (табл. 3). Выявлены неко-

торые особенности анатомического строения зрелой древесины *L. cajanderi* в зависимости от условий произрастания дерева, представленные в таблице 4.

Наиболее широкие годичные кольца (табл. 3, 4), наибольшие высота и диаметр ствола (табл. 1) у модельных деревьев М2 и М3; у них же наиболее отчетливо выражен процесс увеличения ширины годичных колец в первые десятилетия жизни деревьев, а затем их уменьшения. Наиболее узкие годичные кольца у М1 и М4 (табл. 3, 4), отобранных с одной пробной площади, характеризующейся переувлажнением с подстилающей многолетней мерзлотой, с влиянием этих условий связаны также наименьшие высота и

Таблица 3 - Средние значения, стандартное отклонение и коэффициент вариации некоторых количественных анатомических признаков на высоте 1.3 м над уровнем почвы у модельных деревьев *Larix cajanderi* Mayr из разных условий произрастания

Анатомические признаки	Условия произрастания			
	благоприятные		пессимальные	
	Модельные деревья			
	М3	М2	М1	М4
Ширина годичных колец, мм	0,96	0,79	0,22	0,14
стандартное отклонение	0,81	0,47	0,16	0,08
коэффициент вариации, %	84,4	59,5	72,7	57,1
Ширина зоны ранней древесины, %	67,2	61,1	73,4	71,0
стандартное отклонение	11,06	11,59	8,04	7,08
коэффициент вариации, %	16,5	18,9	10,9	9,9
Ширина зоны поздней древесины, %	32,8	38,9	26,6	29,0
стандартное отклонение	11,03	11,59	8,2	7,3
коэффициент вариации, %	33,6	29,8	30,8	25,2
Радиальный размер полостей трахеид ранней древесины, мкм	41,7	44,7	35,1	34,7
стандартное отклонение	12,26	12,97	5,60	5,30
коэффициент вариации, %	29,4	29,0	15,9	15,3
Тангентальный размер полостей трахеид ранней древесины, мкм	28,0	29,4	27,0	25,5
стандартное отклонение	5,99	6,33	4,91	4,42
коэффициент вариации, %	21,4	21,5	18,2	17,3
Радиальный размер полостей трахеид поздней древесины, мкм	8,8	10,4	6,9	6,9
стандартное отклонение	4,99	5,87	1,62	1,53
коэффициент вариации, %	56,7	56,4	23,5	22,8
Тангентальный размер полостей трахеид поздней древесины, мкм	16,4	16,6	12,9	12,5
стандартное отклонение	5,32	5,33	4,48	3,98
коэффициент вариации, %	32,4	32,1	34,7	31,8
Толщина стенок трахеид ранней древесины, мкм	2,5	2,6	2,1	1,9
стандартное отклонение	0,74	0,71	0,25	0,24
коэффициент вариации, %	29,6	27,3	11,9	12,6
Толщина стенок трахеид поздней древесины, км	5,6	5,6	5,4	4,9
стандартное отклонение	1,31	1,24	1,08	0,75
коэффициент вариации, %	23,4	22,1	20,0	15,3
Диаметр пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины, мкм	22,0	20,3	19,6	15,6
стандартное отклонение	5,0	3,45	2,95	2,16
коэффициент вариации, %	22,7	17,0	15,1	13,8
Высота однорядных лучей, в клетках	13,0	14,8	11,3	9,4
стандартное отклонение	8,3	10,39	6,44	6,01
коэффициент вариации, %	63,8	70,2	57,0	63,9
Площадь клеточной стенки трахеид (CWT area)	483,9	535,2	333,9	308,4
Площадь полостей трахеид (LUM area)	637,2	732,1	504,0	482,0

диаметр ствола деревьев, по сравнению с М2 и особенно М3 (табл. 1). Ширина годичного кольца - один из наиболее чувствительных анатомических признаков, реагирующих на изменение условий роста дерева.

Наибольшая ширина зоны ранней древесины в процентном отношении к ширине годичного кольца отмечена у модельных деревьев М1 и М4 (табл. 3) из условий переувлажнения с подстилающей многолетней мерзлотой, а наибольшая ширина зоны поздней древесины в процентном отношении к ширине годичного кольца - у М2 и М3 из благоприятных условий произрастания (табл. 3). Кроме того, у М2 и М3 более толстые стенки трахеид и большая площадь клеточной стенки трахеид (табл. 3). Всё это свидетельствует о более высоких механических

показателях древесины и её большей плотности у модельных деревьев М2 и М3 по сравнению с древесиной у М1 и М4, несмотря на наличие у последних очень узких годичных колец. Наибольший радиальный и тангентальный размер полостей трахеид, как ранней, так и поздней древесины, у модельных деревьев М2 и М3 из благоприятных условий произрастания (табл. 3).

Площадь полостей трахеид наибольшая у модельного дерева М2, произраставшего на шлейфе западного склона, а наименьшая - у М1 (табл. 3). Размер полостей трахеид определяет эффективность водного транспорта. В узкополостных трахеидах скорость транспортируемой воды ниже, чем в широкополостных, из-за более высокой энергии взаимодействия со стенками трахеид,

Таблица 4 - Сравнительная характеристика анатомического строения зрелой древесины ствола на высоте 1,3 м над уровнем почвы у модельных деревьев *Larix cajanderi* Mayr из разных условий произрастания

Анатомические признаки	Условия произрастания			
	благоприятные		пессимальные	
	←—————→ Модельные деревья			
	М3	М2	М1	М4
Ширина годичных колец, мм	0,05-3,07	0,25-2,1	0,06-1,07	0,05-0,45
Количество поздней древесины, %	12,7-71,0	11,6-71,4	11,6-62,5	15,6-55,5
Диаметр полости трахеид, мкм (радиальный × тангентальный):				
ранняя древесина	16,8-67,2 × 16,8-40,2	16,8-71,4 × 21,0-42,2	25,2-46,2 × 16,8-33,6	21,3-42,2 × 12,6-30,8
поздняя древесина	4,2-21,0 × 8,4-25,2	4,2-21,3 × 8,4- 29,4	4,2-10,5 × 8,4-21,1	4,2-9,6 × 8,4-21,1
Толщина стенок трахеид, мкм:				
ранняя древесина	1,7-4,2	1,9-4,2	1,6-2,4	1,5-2,4
поздняя древесина	4,1-7,5	4,1-7,8	3,1-7,1	3,5-6,3
Двурядные поры на радиальных стенках трахеид ранней древесины	преобладают		примерно равное количеству однорядных пор	не в каждом годичном кольце, и только 1-2(3) слоя
Диаметр пор на радиальных стенках трахеид, мкм:				
ранняя древесина	18-24(29)	16-22(24-26)	16-20(22-24)	12-16(20)
поздняя древесина	6-12(14)	6-10(12)	6-8(10)	6-8(10)
Спиральная штриховатость		иногда	достаточно часто	очень часто
Высота однорядных лучей, в клетках	1-29	1-30	1-22(27)	1-19(22)
Двурядные участки в однорядных лучах (количество клеток)	1-3(6-9)	2-4	1-3	1(3-4)
Лучи с горизонтальными смоляными ходами	количество двурядных и трёхрядных лучей примерно одинаковое		двурядные лучи преобладают	трёхрядных лучей нет (иногда встречаются дву-трёхрядные)
Однорядные окончания у лучей с горизонтальными смоляными ходами (количество клеток):				
короткое	1-14	2-10	1-7	1-7
длинное	3-16	3-17(21)	2-12	1-12
Лучевые трахеиды (количество слоев):				
по краям луча	1-4	1-3	1-4(7)	1-2
в середине луча	1-3(4)	3	1	1(3)
самостоятельные лучи	2-3	1-2(3)	1-2	1-2
Максимальное количество пор на поле перекреста (8 пор)	обычно	реже, чем у М3	почти в каждом годичном кольце, на одном-двух полях перекреста	только в нескольких годичных кольцах
Количество клеток эпителия:				
вертикальные смоляные ходы	7-12	7-12(13)	6-10	7-11
горизонтальные смоляные ходы	6-9(10)	6-9(10)	6-9	5-8
Диаметр смоляных ходов, мкм:				
вертикальные	21-69	24-57	21-36	24-45
горизонтальные	9-30	9-27	12-24	9-18

Примечание: в скобках указано редко встречающееся значение признака.

но трахеиды с узкими полостями лучше противостоят эмболии, часто возникающей весной в местах с вечной мерзлотой (Бенькова, Некрасова, 2000). В зрелой древесине самые крупные поры на радиальных стенках ранних трахеид отмечены у модельного дерева М3 из наиболее комфортных экологических условий, несколько меньше диаметр пор у М2

из условий близких зональным и самые мелкие поры у М4 из пессимальных условий, характеризующихся переувлажнением с подстилающей многолетней мерзлотой (табл. 3, 4). У модельных деревьев М3 и М2, по сравнению с М1 и М4, более крупные поры и на радиальных стенках трахеид поздней древесины (табл. 3). Наличие на стенках трахеид

крупных пор, посредством которых трахеиды общаются между собой, способствует улучшению водообеспечения дерева.

Третичные спиральные утолщения развиваются у всех модельных деревьев в молодой древесине на стенках поздних трахеид, но сохраняются наиболее долго у М1 и М4, далее вместо них на этих стенках появляется спиральная штриховатость. У М1 и особенно у М4 спиральная штриховатость встречается довольно часто, тогда как у М2 и М3 из благоприятных условий произрастания – только изредка (табл. 4). По-видимому, произрастание в условиях переувлажнения с близко залегающей многолетней мерзлотой вызывает необходимость усиления механической прочности стенок трахеид.

Максимальное для *L. cajanderi* количество пор на поле перекрёста (8 пор) наиболее рано достигается у модельных деревьев М3 и М2 из наиболее благоприятных и близких к зональным условий произрастания - в 16-ом и 24-ом годичном кольце соответственно (табл. 2); у этих же деревьев наличие 8 пор на поле перекрёста является обычным (табл. 4). У деревьев из условий переувлажнения с подстилающей многолетней мерзлотой (М1 и М4) 8 пор на поле перекрёста впервые появляются в 102-ом и 138-ом годичном кольце соответственно (табл. 2) и встречаются только на одном-двух полях перекрёста, при этом у М1 почти в каждом годичном кольце, а у М4 только в нескольких годичных кольцах. Увеличение количества пор на полях перекрёста способствует улучшению связи вертикальных трахеид с лучевыми клетками.

Осевая паренхима у всех модельных деревьев в 1-ом годичном кольце диффузная, обильная; далее её количество сильно сокращается, особенно в ранней древесине, и к 9-му (у М4 – к 14-му) годичному кольцу паренхима становится терминальной, скудной. Травматические смоляные ходы встречаются у модельного дерева М3 – во 2-ом годичном кольце, у М1 – в 3-ем, 19-ом, 21-ом и 22-ом годичных кольцах и у М4 – в 17-ом годичном кольце; их образование - ответная реакция камбия на возможные поранения древесины.

Морозобойные кольца обнаружены у модельных деревьев М2 (2-ое и 4-ое годичные кольца) и М1 (186-ое годичное кольцо). Их формирование - результат воздействия заморозков или длительных понижений температуры во время периода вегетации, которые могли быть в районе исследования в 1888, 1890 и 1954 годах. Климатические параметры 1954 года по метеостанции Иппата (Справочник..., 1970; Метеорологические данные..., 1975), расположенной вблизи от места сбора материала, показывают, что в начале вегетации (май) была низкая среднемесячная температура воздуха (+2,2 °С) с абсолютным минимумом -7,0 °С в мае и +1,1 °С в июне. В начале вегетации при достаточном запасе влаги в почве температура является решающим фактором активизации камбия, в дальнейшем его деятельность регулируется также и количеством осадков, поэтому в период вегетации активность камбия с повышением температуры увеличивается

при достаточной влагообеспеченности, но снижается при усиливающейся засухе (Антонова, Стасова, 1988). Возможно, появление морозобойного кольца в 1954 году у модельного дерева М1 было спровоцировано резким понижением температуры на фоне достаточно низкой температуры в мае-июне. Кроме того, в 1954 году выпало низкое количество осадков - 590 мм/год. Особенности анатомического строения древесины у модельного дерева М4 (очень редкая встречаемость двурядных пор на стенках трахеид, отсутствие овальных двурядных пор, небольшие размеры пор, а также единичная встречаемость на полях перекрёста максимального количества пор) предполагают произрастание этого дерева в пределах пробной площади ШП1 в условиях большего переувлажнения, по сравнению с М1.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведённого исследования выявлены некоторые особенности анатомического строения зрелой древесины лиственницы Каяндера (*L. cajanderi*) в зависимости от условий произрастания в Приамурье. Показано, что формирование зрелой древесины у этого вида наиболее растянуто во времени в условиях переувлажнения с подстилающей многолетней мерзлотой (М1); при крайнем угнетении дерева (М4) зрелая древесина со всеми типичными для *L. cajanderi* анатомическими признаками не формируется. В целом самый высокий коэффициент вариации количественных признаков древесины характерен для модельного дерева М3 из наиболее благоприятных экологических условий произрастания, самый низкий - для М4 из условий переувлажнения с подстилающей многолетней мерзлотой.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Антонова, Г.Ф. Образование и развитие трахеид при формировании годичного прироста древесины в стволах *Larix sibirica* (Pinaceae) / Г.Ф. Антонова, В.В. Стасова // Ботан. журн. - 1988. - Т. 73. - № 8. - С. 1130-1140.
- Бенькова, А.В. Моделирование сезонной динамики и погодичного фотосинтеза хвойных и связь с радиальным приростом (на примере сосны и лиственницы) / А.В. Бенькова, А.В. Шашкин // Строение, свойства и качество древесины-2000: матер. III междунар. симп. - Петрозаводск, 2000. - С. 35-37.
- Бенькова, В.Е. Адаптивные особенности строения ксилемы сибирских видов лиственницы из криолитозоны / В.Е. Бенькова, А.В. Бенькова // Строение, свойства и качество древесины. тр. IV междунар. симп. - СПб, 2004. - Т. I. - С. 41-44.
- Бенькова, В.Е. Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы / В.Е. Бенькова, А.В. Бенькова // Лесоведение. - 2006. - № 4. - С. 28-36.

- Бенькова, В.Е. Структурные изменения в древесине сибирских видов *Larix* в связи с климатическими условиями / В.Е. Бенькова, А.А. Некрасова // Строение, свойства и качество древесины. Матер. III междунар. симп. – Петрозаводск, 2000. – С. 32-35.
- Блохина, Н.И. Изменчивость анатомических признаков древесины *Larix olgensis* (*Pinaceae*) / Н.И. Блохина, В.Ю. Минхайдаров // Ботан. журн. - 2000. - Т. 85. - № 12. - С. 40 - 49.
- Блохина, Н.И. Анализ возрастной изменчивости анатомических признаков древесины лиственницы ольгинской и корреляция с условиями произрастания дерева / Н.И. Блохина и др. // Строение, свойства и качество древесины. матер. III междунар. симп. - Петрозаводск, 2000. - С. 37-40.
- Метеорологические данные за отдельные годы. Вып. 25. Хабаровский край и Амурская область. Ч. II. Атмосферные осадки / Под ред. Л.Б. Морозовой. – Хабаровск: Изд-во УГМС ДВ, 1975. - 573 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 25. Амурская область, Еврейская автономная область и Хабаровский край. Метеорологические данные за отдельные годы. Ч. I. Температура воздуха / Под ред. Л.Б. Морозовой. – Хабаровск: Изд-во УГМС ДВ, 1970. - 492 с.
- Яценко-Хмелевский, А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины / А.А. Яценко-Хмелевский. - М., Л.: Изд-во АН СССР, 1954. - 337 с.
- Baas, P. IAWA List of Microscopic Features for Softwood Identification / P. Baas et al.// IAWA Journ. - 2004. - Vol. 25. - № 1. - P. 1-70.
- Blokhina, N.I. Age variation of wood anatomical characteristics in *Larix cajanderi* tree / N.I. Blokhina et al. // Wood Research Journal. - 2011. - Vol. 2. – № 1. - P. 1-12.

Поступила в редакцию 27 декабря 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.

СЕМЕНОШЕНИЕ И РОСТ ПОТОМСТВА ГИБРИДОВ МЕЖДУ КЕДРОМ СИБИРСКИМ И КЕДРОВЫМ СТЛАНИКОМ В СРАВНЕНИИ С РОДИТЕЛЬСКИМИ ВИДАМИ

Г.В. Васильева, С.Н. Горошкевич

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055 Томск, пр-т Академический 10/3; e-mail: galina_biology@mail.ru

Проведен анализ семенной продуктивности и роста семенного потомства гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником. Материал для исследований был собран в Северном Прибайкалье, дельта р. Верхняя Ангара. Установлено, что семенная продуктивность гибридов снижена относительно таковой родительских видов в два раза. Среди семенного потомства видов были обнаружены нетипичные особи, предположительно являющиеся гибридами первого поколения и/или бэккроссами. Встречаемость таких сеянцев у кедра сибирского составляла 2,7 %, у кедрового стланика – 0,9 %. Семенное потомство гибридов отличалось большим разнообразием, что возможно является следствием скрещивания гибридов как с родительскими видами, так и с гибридами. Большая часть (56 %) потомства гибридов проявила сходство с кедровым стлаником, меньшая – с кедром сибирским (9 %), остальные были более или менее промежуточными по морфологическим признакам. Полученные результаты показывают, что гибридизация между кедром сибирским и кедровым стлаником в Северном Прибайкалье протекает довольно интенсивно и не ограничивается образованием гибридов первого поколения, следовательно, она может существенно повлиять на эволюцию данной пары видов.

Ключевые слова: межвидовая гибридизация, кедр сибирский, кедровый стланик, Северное Прибайкалье, семенная продуктивность, семенное потомство

Analysis both seed efficiency and seed progeny growth of hybrids between Siberian stone pine and Siberian dwarf pine was conducted. Seed cones of the species and hybrids were collected in Northern Pribaikalie, delta of Verkhnyaya Angara river. It was revealed seed efficiency of hybrids was 2 times lower than that of parental species. Among seed progeny of the species we find atypical seedlings which probably are F1 hybrids and/or backcrosses. Frequency of occurrence of such seedlings was 2,7 % for Siberian stone pine and 0,9 % for Siberian dwarf pine. Seed progeny of the hybrids was more various probably it was consequence of different crosses of the hybrids with parental species and hybrids. Majority (56 %) of hybrid progeny was like Siberian dwarf pine, minority of hybrid progeny (9 %) was like Siberian stone pine and 35 % was more or less intermediate by morphological traits. Our findings show the hybridization between Siberian stone pine and Siberian dwarf pine is quite intensive and it didn't limited by species crosses. Therefore, it can have an effect on evolution of the species.

Key words: interspecies hybridization, Siberian stone pine, Siberian dwarf pine

ВВЕДЕНИЕ

Естественная межвидовая гибридизация довольно широко распространена в р. *Pinus* (Мігов, 1967 и др.). Исследуемые виды, кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel), имеют обширную область перекрывания ареалов. Долгое время вопрос о гибридизации между данными видами оставался дискуссионным (Поздняков, 1952; Моложников, 1975; Бобров, 1978). Неоспоримое генетическое доказательство естественной гибридизации получено сравнительно недавно (Politov et al., 1999). В массовом количестве эти гибриды были обнаружены и изучены в северной части Хамар-Дабана (Горошкевич, 2001; Goroshkevich, 2004), а также в других районах Прибайкалья и Забайкалья (Горошкевич и др., 2006; Горошкевич и др. 2008).

Характер гибридизации во многом определяется частотой формирования гибридов первого поколения, их адаптивностью и способностью к семенному размножению. Среди древесных растений наиболее частым следствием гибридизации является интрогрессия (Коропачинский, Милютин, 2006). Для определения эволюционной роли гибридизации между кедром сибирским и кедровым стлаником крайне важно иметь сведения о семенной продуктивности естественных гибридов и характере роста их семенного потомства.

Цель работы – провести анализ семенной продуктивности естественных гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником в сравнении с родительскими видами, а также роста их потомства на ранних этапах онтогенеза.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал для исследований был собран в 2009 г. в Северном Прибайкалье. Участок (55°47' с.ш., 109°33' в.д., 487 м над ур. м.), расположенный недалеко от пос. Нижнеангарск, относится к дельте Верхней Ангары и представляет собой фрагмент озерно-болотного ландшафта. Древесная расти-

Работа выполнена на средства СО РАН (проект № VI.44.2.6, интеграционный проект «Структура и климатически обусловленная динамика разнообразия кедровых сосен России») и при поддержке РФФИ (проект 10-04-01497-а)

тельность примерно одновозрастная (около 100 лет), имеет предположительно послепожарное происхождение. Доминирующим видом являлся кедровый стланик, кедр сибирский распространен значительно меньше. На один плодоносящий гибрид приходилось три плодоносящих кедра и 60 особей кедрового стланика. Число наблюдаемых деревьев было следующим: кедр сибирский – 21, кедровый стланик – 31, гибриды – 28 шт. С каждого дерева собирали для измерения от 5 до 15 шишек. Для анализа структуры шишек измеряли их длину, диаметр, подсчитывали число фертильных и стерильных чешуй, число развитых (нормального размера) и недоразвитых (явно меньшего размера) семян. Качество развитых семян определяли рентгенографическим методом (Щербакова, 1965). После стратификации семена были посеяны на научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (юг Томской области). Наблюдения и измерения сеянцев провели в конце вегетационного сезона (2010 г.).

Было измерено по 50 сеянцев видов и 250 сеянцев гибридов. В среднем из каждой семьи полусибсов измеряли по 10 сеянцев: подсчитывали число семядолей и ювенильных листьев и измеряли их длину, а также длину ювенильного побега. Длину ювенильного листа измеряли в средней части ювенильного побега, где она была наибольшей.

Полученные данные обрабатывали с помощью программы Statistica 6.0. Критическое значение

уровня значимости принималось равным 0,05. Различия между выборками определяли Т-тестом. Для сравнения частоты встречаемости вторичного побега в разных группах сеянцев использовали критерий хи-квадрат. Если между двумя выборками имелись статистически значимые различия, то рядом со средними значениями в таблицах указывали разные латинские буквы, если различия отсутствовали – одинаковые. В таблицах приведены среднее значение и стандартное отклонение.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Урожай шишек у кедрового стланика был больше, чем у кедра сибирского, и составлял примерно 30–50 шишек на дерево, особенно крупные особи имели до 150 шишек. Кедр сибирский отличался слабым плодоношением, чаще всего встречались деревья с 3–5 шишками. По обилию шишек на отдельном дереве гибриды были промежуточными, в среднем на них было 10–11 шишек. Около 40 % гибридов имели более 10 шишек и 60 % – менее, среди них наиболее часто встречались особи с двумя шишками.

Шишки гибридов мельче, чем кедровые, но крупнее стланиковых, что нашло свое отражение в промежуточных значениях длины и диаметра, а также в числе чешуй (табл. 1). По форме шишки, выраженной как отношение длины к диаметру, похожие в этом отношении стланик и гибриды достоверно отличались от кедра.

Таблица 1 - Характеристика шишек кедра сибирского, кедрового стланика и гибридов

Признак	Кедр	Гибриды	Стланик
Длина, см	5,5±0,7 а	5,0±0,7 б	4,6±0,5 с
Диаметр, см	4,6±0,4 а	3,5±0,5 б	3,2±0,3 с
Отношение длины к диаметру	1,14±0,11 а	1,44±0,15 б	1,45±0,11 б
Число чешуй в шишке, шт.	65,7±7,7 а	50,0±4,9 б	44,9±6,4 с
Исходное число семяпочек, шт.	70,8±14,3 а	54,8±9,0 б	50,1±10,6 б
Общее число семян, шт.	59,1±13,0 а	40,2±12,1 б	38,6±9,1 б
Число развитых семян, шт.	57,9±13,2 а	32,9±11,6 б	37,3±9,1 б
Число полных семян с дифференцированным зародышем, шт.	41,4±11,5 а	15,1±8,8 б	28,9±8,8 с

Потенциальная семенная продуктивность, т.е. число семяпочек в шишке (удвоенное число чешуй в фертильной зоне), у гибридов довольно высока и сопоставима с таковой кедрового стланика. В ходе развития семени у видов наблюдались некоторые потери, и реальная семенная продуктивность снижалась относительно потенциальной примерно в 1,7 раза. У гибридов это снижение было выражено гораздо сильнее: в 3,6 раза. Такое падение уровня семенной продуктивности гибридов объясняется, в первую очередь, большей долей недоразвитых и пустых семян, а также семян с недоразвитым эндоспермом. В итоге у видов чуть более половины семяпочек развивались в полноценные семена, у гибридов – лишь четверть.

Доля полноценных семян с дифференцированным зародышем у видов и гибридов варьировала в одинаково широких пределах, и вариационные ря-

ды по данному признаку очень сильно перекрывались, а минимальные значения, характерные для видов, были примерно средними значениями для гибридов (рис. 1).

Общеизвестно, что у большинства растений семяпочек закладывается больше, чем впоследствии образуется семян. Низкое отношение числа семян к числу семяпочек является характерной чертой перекрестноопыляющихся видов растений (Wiens, 1984). Одной из основных причин снижения семенной продуктивности у таких видов является накопление и проявление рецессивных леталей при самоопылении (Koski, 1971; Krebs, Hancock, 1991; Slobodnik, 2002). Однако у хвойных зародыши, образовавшиеся в результате самоопыления, могут абортиться, но не быть причиной гибели целого семени, благодаря полиэмбрионии (Sarvas, 1962).

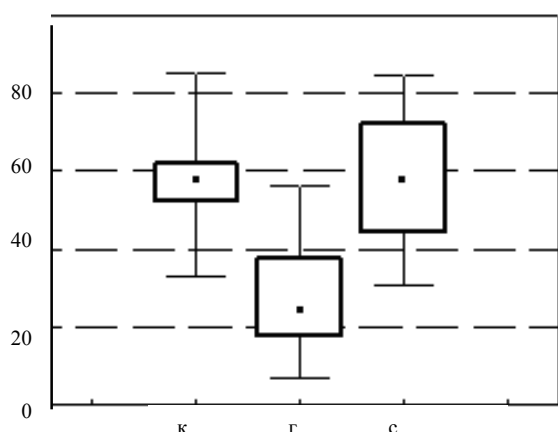


Рисунок 1- Изменчивость семенной продуктивности (доля семян с дифференцированным зародышем, % от исходного числа семян) у кедрового сибирского (К), гибридов (Г) и кедрового стланика (С). Точкой показана медиана, прямоугольником – 25–75 % пределы, отрезком – min–max

При перекрестном опылении, как было установлено на сосне обыкновенной, важнейшей причиной абортивности семян является генотип материнского растения (Kärkkäinen et al., 1999). У исследованных нами гибридов наряду с проявлением несовместимости данная причина может в значительной степени обуславливать низкую семенную продуктивность. Сама же несовместимость обычно имеет генетическую природу и связана со сложным взаимодействием генов (Fukushima, Konishi, 1994; Zhao et al., 2006).

Полученные данные по семенной продуктивности гибридов хорошо согласуются с более ранними наблюдениями, проведенными в том же районе

(Васильева и др., 2006), что указывает на некоторую стабильность в семеношении гибридов и подтверждает возможность их участия в возобновлении популяции и влияния на ее структуру.

По нашим оценкам, более половины исследованных гибридов (54 %) в год дают от 10 до 100 полноценных семян, но отдельные гибридные особи за счет обилия шишек могут дать более 1500 семян. Такая семенная продуктивность представляется нам достаточно высокой для более или менее успешного размножения гибридов. Впрочем, для этого необходим целый ряд благоприятных факторов. Первый этап в исследовании этого вопроса – это наблюдение за развитием семенного потомства видов и гибридов.

Проростки видов и гибридов между собой практически не отличались. Над землей сначала появлялась петля гипокотыля. Распрямляясь, она выносила на поверхность семядоли. В месте схождения семядолей располагался пучок ювенильной хвои (ювенильный побег). По мере роста отличия становились заметными, и в конце первого вегетационного сезона виды распознавались без труда. Сеянцы кедрового сибирского отличались крупными семядолями, очень коротким ювенильным побегом и небольшим числом ювенильных листьев по сравнению с сеянцами кедрового стланика (табл. 2). В составе листового аппарата кедрового сибирского преобладали семядольные листья, тогда как у кедрового стланика – ювенильные. Кроме того, почти все сеянцы кедрового сибирского в конце вегетационного сезона формировали вторичный побег, на котором могли располагаться брахибласты, у сеянцев кедрового стланика такие изменения терминальной почки не наблюдались.

Таблица 2 - Морфологические признаки однолетних сеянцев кедрового сибирского, кедрового стланика и гибридов

Признак	Кедр сибирский		Гибриды	Кедровый стланик	
	типичный	нетипичный		нетипичный	типичный
Число семядолей, шт.	11,3±1,3 a	10,4±1,2 b	9,5±1,1 c	8,5±1,0 d	9,1±1,0 d
Длина семядолей, мм	33,0±5,5 a	34,0±4,2 a	31,7±5,0 a	26,5±3,4 b	26,8±3,6 b
Длина ювенильного побега, мм	3,6±1,7 a	10,4±4,0 bc	9,1±4,8 b	5,1±10,0 a	11,5±4,1 c
Число ювенильных листьев, шт.	9,0±2,0 a	15,5±5,3 b	19,1±5,1 c	12,4±5,6 b	22,7±4,0 c
Длина ювенильного листа, мм	11,6±3,9 a	19,1±3,4 b	18,4±5,2 b	11,6±4,8 a	19,1±3,4 b
Длина междоузлия, мм	0,40±0,14 a	0,75±0,45 b	0,47±0,20 c	0,31±0,40 a	0,51±0,20 c
Доля семядолей, % от общего числа листьев	56,1±6,5 a	41,7±9,8 b	34,7±9,8 c	43,1±10,4 b	28,9±4,2 d
Доля сеянцев с вторичным побегом, %	90 a	27,3 b	5,5 c	15,4 bc	0 d

Среди сеянцев обоих видов выделены нетипичные особи, которые визуально отличались от типичных. Встречаемость таких сеянцев была невелика. Среди потомства кедрового сибирского из 1695 просмотренных сеянцев только 45 были нетипичными, что составило 2,7 %. У кедрового стланика нетипичных сеянцев было меньше – 20 из 2312 или 0,9 %. Нетипичные сеянцы кедрового сибирского имели более развитый во всех отношениях ювенильный побег. Число семядолей и доля сеянцев, имеющих

вторичный побег, у них были, напротив, снижены. Иными словами, значения признаков нетипичных сеянцев кедрового сибирского были явно сдвинуты в «стланиковую» сторону. По всем этим признакам нетипичное потомство кедрового стланика сходно с нетипичным потомством кедрового сибирского. Необходимо также отметить, что по числу ювенильных листьев, относительному числу семядольных листьев, а также доле сеянцев, имеющих вторичный побег, нетипичные сеянцы кедрового сибирского и кедрового стланика

рового стланика не отличались. Можно предположить, что нетипичные сеянцы обоих видов являются гибридами первого поколения, хотя среди них могут также находиться и бэккроссы, образовавшиеся в результате опыления пыльцой гибридов.

Потомство гибридов по морфологическим признакам было, как правило, промежуточным и более разнообразным, чем таковое родительских видов. По некоторым признакам сеянцы гибридов были похожи на кедровый стланик, например, по длине ювенильного листа. Кроме того, они довольно редко формировали вторичный побег. Чтобы наглядно показать степень различий между исследуемыми группами сеянцев по морфологическим признакам (число и длина семядолей, число и длина ювенильных листьев, длина ювенильного побега) мы провели дискриминантный анализ. Типичные сеянцы видов сформировали два хорошо различимых облака (рис. 2), в то время как нетипичные – рассеяны в большей степени и заметно приближались к другому родительскому виду, что также может служить подтверждением их гибридной природы.

Большое разнообразие потомства гибридов может быть следствием разных вариантов их опыления. Есть основания предполагать, что гибридное потомство от опыления кедром сибирским или кедровым стлаником. Если значения первого канонического корня, рассчитанного в ходе дискриминантного анализа, разделить на три диапазона, условно «кедровый», «стланиковый» и промежуточный, то мы увидим, что примерно у 9 % семенного потомства гибридов наблюдалось сходство с кедром сибирским, у 56 % – с кедровым стлаником, а оставшиеся 35 % были более или менее промежуточными. Вполне вероятно, что это потомство от скрещивания гибридов друг с другом. С другой стороны, из-за возможного расщепления потомства гибридов представители F2 могут оказаться в тех группах сеянцев, которые морфологически сходны с одним из родительских видов. Большее сходство потомства гибридов с кедровым стлаником хорошо согласуется с мнением о том, что при прочих равных условиях большая часть потомства гибридов происходит от их опыления тем видом, который доминирует в насаждении (Burke, Arnold, 2001; Burgess et al., 2005).

Таблица 3 - Система скрещиваний видов по результатам анализа разнообразия их семенного потомства (А) в сравнении с результатами изоэнзимного анализа (Б), %

Пыльца	Материнское растение			
	кедр сибирский		кедровый стланик	
	А	Б	А	Б
Кедр сибирский	97,3	97,2	0,9	0
Кедровый стланик	2,7	1,4	99,1	100

Близкими оказались результаты и для кедрового стланика, однако изоферментным методом не было зафиксировано участие пыльцы кедр сибирского.

По результатам изоэнзимного анализа гибриды в основном опыляются кедровым стлаником (75,49 %), в меньшей степени кедром сибирским (12,75 %) и гибридами (11,76 %) (Петрова и др., 2007). Срав-

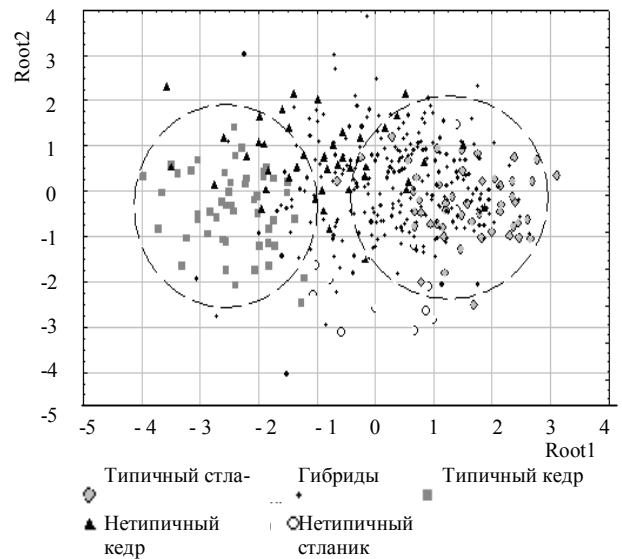


Рисунок 2 - Диаграмма рассеяния семенного потомства кедр сибирского, кедрового стланика и гибридов в плоскости канонических корней. Обведены облака точек кедр сибирского и кедрового стланика по морфологии ближе к соответствующему родительскому виду

Гибриды в данном районе предположительно являются гибридами первого поколения, у которых материнским растением был кедровый стланик (Watano et al., 2006). Однако возможность переопыления видов, по-видимому, несколько меняется по годам. Наблюдения за морфологией семенного потомства, конечно, не обеспечивают такой же высокой точности, как генетические методы. Тем не менее, мы сочли возможным сравнить наши данные и данные изоэнзимного анализа семян урожая 2005 г. из того же района, опубликованные в работе Е.А. Петровой и др. (2007) (табл. 3). Очень похожими оказались результаты для кедр сибирского, оба метода выявили, что небольшое участие в его опылении принимает пыльца кедрового стланика. Изоферментный метод позволяет разделить опыление пыльцой кедрового стланика (1,4 %) и гибридов (1,4 %), при использовании морфологического подхода можно отметить лишь общую долю влияния чужой пыльцы.

нение этих данных с разнообразием семенного потомства гибридов в однолетнем возрасте провести довольно сложно. Основная проблема заключается в отсутствии дискретных групп среди сеянцев гибридов. Если доля скрещиваний гибридов с кедром сибирским очень близка (12,75% по изоферментному анализу и 9% по анализу

семенного потомства), то доля семян, полученных от гибридов в результате опыления кедровым стлаником, оказалась явно сниженной (56 %), а гибридами – завышенной (35 %). Такое смещение, вероятно, объясняется в основном морфологической близостью этих двух групп сенцев.

Приведенные здесь результаты показывают, что оба вида переопыляются и среди их семенного потомства имеются гибриды первого поколения и / или бэккроссы. Однако необходимо подтвердить гибридную природу необычных семян в потомстве видов более надежными методами, поскольку вполне вероятно, что часть из них отражает лишь внутривидовую полиморфизм.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Бобров, Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР / Е.Г. Бобров. – Л.: Наука. – 1978. – 189 с.
- Васильева, Г.В. Естественная гибридизация кедра сибирского и кедрового стланика в северном Прибайкалье (дельта Верхней Ангары): встречаемость гибридов и их плодonoшение / Г.В. Васильева, С.Н. Горошкевич, А.Г. Попов // Лесные экосистемы северо-восточной Азии и их динамика. Материалы международной конференции, 22-26 августа 2006. Владивосток: Дальнаука, 2006. – С. 195-199.
- Горошкевич, С.Н. Новые данные о возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* в байкальской части ареала / С.Н. Горошкевич // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л. М. Черепнина. Материалы III российской конференции. Красноярск, 2001. – С. 196-198.
- Горошкевич, С.Н. О гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика в западной части Станового нагорья / С.Н. Горошкевич, Г.В. Васильева, А.Г. Попов // Лесное хозяйство. – 2008. – №6. – С. 25-27.
- Горошкевич, С.Н. О наличии естественных гибридов у пятихвойных сосен северной и восточной Азии / С.Н. Горошкевич, Г.В. Васильева, А.Г. Попов // Растения в муссонном климате. IV; Материалы четвертой научной конференции «Растения в муссонном климате». Владивосток, 10-13 октября 2006 г. – Владивосток, 2007. – С. 199-204.
- Коропачинский, И.Ю. Естественная гибридизация древесных растений / И.Ю. Коропачинский, Л.И. Милютин. – Новосибирск: Гео. – 2006. – 223 с.
- Моложников, В.Н. Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья / В.Н. Моложников. – М.: Наука. – 1975. – 203 с.
- Петрова, Е.А. Семенная продуктивность и генетическая структура популяций в зоне естественной гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика / Е.А. Петрова, С.Н. Горошкевич, Д.В. Политов, М.М. Белоконов, А.Г. Попов, Г.В. Васильева // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. 24. – № 2 – 3. – С. 329-335.
- Поздняков, Л.К. Древовидная форма кедрового стланика / Л.К. Поздняков. // Ботанический журнал. – 1952. – Т. 37, № 5. – С. 688-691.
- Щербакова, М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом / М.А. Щербакова. – Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР. – 1965. – 36 с.
- Burgess, K.S. Asymmetrical introgression between two *Morus* species (*M. alba*, *M. rubra*) that differ in abundance / K.S. Burgess, M. Morgan, L. Deverno, B.C. Husband. // Molecular Ecology – 2005. – V. 14. – P. 3471-3483.
- Burke, J.M. Genetics and the fitness of hybrids / J.M. Burke, M.L. Arnold // Annual review of genetics. – 2001. – V. 35. – P. 31-52.
- Fukushima, Y. Genetic studies on hybrid sterility in barley / Y. Fukushima, T. Konishi. // Japanese journal of genetics – 1994. – V. 69. – P. 719-726.
- Goroshkevich, S.N. Natural hybridization between Russian stone pine (*Pinus sibirica*) and Japanese stone pine (*Pinus pumila*) / S.N. Goroshkevich // Breeding and genetic resources of five-needle pines: growth, adaptability, and pest resistance. Proceedings of the IUFRO Five - Needle Pines Working Party Conference, July 23-27, 2001, Medford, Oregon, USA. – 2004. – P. 169 – 171.
- Kärkkäinen, K. Why do plants abort so many developing seeds: bad offspring or bad maternal genotypes? / K. Kärkkäinen, O. Savolainen, V. Koski. // Evolutionary Ecology. – 1999. – V. 13. – P. 305-317.
- Koski, V. Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* / V. Koski. // Communicationes Instituti Forestalis Fenniae – 1971. – V. 75. – N. 3. – P. 1-30.
- Krebs, S.L. Embryonic genetic load in the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae) / S.L. Krebs, J.F. Hancock. // American journal of botany. – 1991. – V. 78. – P. 1427-1437.
- Mirov, N.T. The genus *Pinus* / N.T. Mirov. – N.-Y.: Ronald. – 1967. – 602 pp.
- Politov, D.V. Genetic evidence of natural hybridization between *Pinus sibirica* Du Tour and *P. pumila* (Pall.) Regel / D.V. Politov, M.M. Belokon, O.P. Maluchenko, Y.S. Belokon, V.N. Molozhnikov, L.E. Mejnartowicz, K.V. Krutovsky // For. Genet. – 1999. – V. 6, № 1. – P. 41-48.
- Sarvas, R. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus silvestris* / R. Sarvas. – Communicationes Instituti Forestalis Fenniae. – 1962. – V. 53. – P. 1-198.
- Slobodnik, B. Pollination success and full seed percentage in European larch (*Larix decidua* Mill.) / B. Slobodnik // J. For. Sci. – 2002. – V. 42, № 6. – P. 271-280.
- Watano, Y. Unidirectional hybridization between *Pinus pumila* and *P. sibirica* in Lake Baikal region / Y. Watano, T. Futamura, E. Petrova, S. Goroskevich // J. Plant Res. – 2006. – Vol. 119, N. Supplement. – P. 55.
- Wiens, D. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants / D., Wiens // Oecologia. – 1984. – V. 64. P. 47 – 53.
- Zhao, Z. Identification of a new hybrid sterility gene in rice (*Oryza sativa* L.) / Z. Zhao, C. Wang, L. Jiang, S. Zhu, H. Ikehashi, J. Wan. // Euphytica. – 2006. – V. 151. – P. 331-337.

УДК 582.475.2+575.174.015.3+574.2

РЕПРОДУКТИВНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ КЕДРА СИБИРСКОГО НА ЮЖНОЙ ГРАНИЦЕ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

С.Н. Велисевич¹, О.Г. Бендер¹, О.Ю. Читоркина¹, Н.А. Чернова¹, И.И. Татаринцева¹, С.В. Груздева²

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634021 Томск, пр. Академический 10/3; e-mail: post@imces.ru

²Алтайский филиал Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН «Горно-Алтайский ботанический сад»
649218, Республика Алтай, Шебалинский район, с. Камлак; e-mail: gabs@ngs.ru

По комплексу признаков женской и мужской репродуктивных сфер исследована дифференциация популяций кедров сибирского, расположенных (1) в «материковой» части ареала, (2) на его границе и (3) в островных изолятах на юге Западной Сибири. Значения признаков женской репродуктивной сферы (заложение и созревание шишек на побегах, соотношение стерильных и фертильных чешуй, число развитых семян и состояние их эндосперма, размер зародыша) уменьшались клинально по мере удаления популяции от «материковой» части ареала и усиления сухости почвы. В мужской генеративной сфере по направлению к границе ареала снижалась активность заложения микростробилов на побегах, уменьшались размеры элементов пыльцевых зерен, однако по доле проросшей пыльцы изолированные популяции в лесостепи не отличались от «материковых», а по числу микроспорофиллов превосходили их. Долинные фрагменты популяций на юге ареала не имели принципиальных репродуктивных преимуществ перед суходольными.

Ключевые слова: кедр сибирский, *Pinus sibirica* (*Pinaceae*), южная граница ареала, женская и мужская репродуктивная сфера

It was investigated differentiation of Siberian stone pine populations located (1) in the "mainland" part of the area, (2) on south limit, and (3) in the isolated islands in the forest-steppe of Western Siberia on complex traits of female and male reproductive system. The traits characterizing female reproductive sphere (the number of initiated and matured cones on the shoots, the proportion of sterile and fertile scales, the number of developed seeds and the condition of their endosperm, embryo size) decreased clinal with distance populations from the "mainland" part of the area and increased dryness of the soil. In the male generative sphere towards to the south limit decreased number of initiated microstrobiles on the shoots and decreased sizes of the pollen grains, but number of microsporophylls increased in this direction and populations did not differ on the rate of pollen germination. Lowland fragments of populations in the south of the area did not have the fundamental reproductive advantage over upland fragments of populations.

Key words: Siberian Stone pine (*Pinaceae*), south area limit, female and male reproductive sphere

ВВЕДЕНИЕ

Экологическая амплитуда произрастания кедров сибирского охватывает условия с различной тепло- и влагообеспеченностью, однако оптимальным для роста и репродукции является умеренно холодный и влажный климат южной тайги и средней части гор (Крылов, 1961). В отличие от верхней и полярной границ, где решающую роль в жизни этого вида играет тепло, основным фактором, препятствующим продвижению на юг, является недостаточная влажность почвы. На юге равнинной западносибирской части ареала, совпадающей с переходной зоной между южной тайгой и лесостепью, популяции кедров почти не встречаются на сухих водоразделах, а приурочены к долинам рек (Бех, 1974).

Большинство публикаций, касающихся вопросов репродуктивной дифференциации кедров на юге ареала, посвящено анализу особенностей женского генеративного морфогенеза (Некрасова, Мишуков, 1974; Кузичкин, 1984; Данченко,

Арцимович, 1990; Горошкевич, Хуторной, 1996 и др.). В частности, было показано, что из-за периодических засух семеношение в южно-таежных кедровниках неустойчиво в погодичной динамике, но общий его уровень максимально высок в сравнении со средней и северной тайгой (Некрасова, Мишуков, 1974). Однако учитывая, что общим и универсальным принципом жизни вида в пределах ареала является снижение общей продуктивности и устойчивости популяций по направлению от центра ареала к периферии (Ирошников, 1982, 1985), логично предположить, что уровень роста и репродукции в популяциях кедров сибирского должен снижаться по мере усиления действия основного лимитирующего фактора – влажности почвы, ограничивающего продвижение вида на юг. Поэтому, для объективной характеристики генеративного морфогенеза кедров на южной границе его распространения необходимо включить в рассмотрение островные популяции за пределами ареала.

Пыльцевая продуктивность кедров сибирского на юге ареала, тем более за его пределами, остается на данный момент практически неизученной. Особенности морфогенеза мужских генеративных

Работа выполнена при финансовой поддержке СО РАН (Интеграционный проект № 14 0)

органов у этого вида исследовались лишь на примере высокогорных (Земляной, 1971) и равнинных кедровников южной и средней подзон тайги Западной Сибири (Некрасова, 1972, 1983).

Тем более не проводился сопряженный анализ женской и мужской генеративной сфер на одних и тех же объектах. Поэтому, цель настоящей работы состояла в анализе дифференциации популяций кедров сибирского, расположенных (1) в «материковой» части ареала, (2) на его границе и (3) в изолированных островных местообитаниях, по признакам женской и мужской репродуктивных сфер. С учетом специфики южной границы, заключающейся в приуроченности популяций к долинам рек, сравнивались между собой смежные суходольные и долинные ценопопуляции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследования - переходная зона между южной тайгой и лесостепью в Приобье (Западная Сибирь). Заложено 8 постоянных пробных площадей в 6 популяциях, различающихся положением относительно границы ареала кедров сибирского. Популяции «1» и «2» находятся в «материковой» части ареала, «3» - на линии границы, «4», «5» и «6» - острова за пределами ареала. В популяциях «2» и «3» анализировались смежные ценопопуляции - суходольные (обозначены буквенными индексом «с») и долинные («д»).

Пробная площадь «1с» (56°29' с.ш., 84°36' в.д.) - кедровник разнотравный (7К2Е1П+Б). Почва - серая глееватая, запас влаги 73 мм. Высота кедров - 25, 2 м, диаметр ствола - 74,5 см, возраст 185-200 лет.

Пробная площадь «2с» (56°11' с.ш., 84°25' в.д.) - кедровник разнотравный (5К3П1Е1Б). Почва - подзол иллювиально - железистый, запас влаги 71 мм. Высота кедров - 24, 3 м, диаметр ствола - 48,2 см, возраст 140-220 лет.

Пробная площадь «2д» (56°12' с.ш., 84°25' в.д.) - кедровник травяно-болотный (7К2Е1Б+П). Почва перегнойно-глеевая, запас влаги - 92 мм. Высота кедров - 25,1 м, диаметр ствола - 50,4 см, возраст 185-290 лет.

Пробная площадь «3с» (55°44' с.ш., 83°21' в.д.) - кедровник осочково-разнотравный (2К8Е). Почва дерново-глеевая, запас влаги - 43 мм. Высота кедров - 26,0 м, диаметр ствола - 65,1 см, возраст 160-210 лет.

Пробная площадь «3д» (55°43' с.ш., 83°20' в.д.) - кедровая согра кустарничково-осочково-моховая (6К2Е2Б). Почва перегнойно-глеевая, запас влаги - 89 мм. Высота кедров - 23,5 м, диаметр ствола - 41,8 см, возраст 160-330 лет.

Пробная площадь «4с» (55°30' с.ш., 83°07' в.д.) - сосняк кустарничково-осочковый (9С1К+Б). Почва - подзол иллювиально-железистый, запас влаги - 20 мм. Высота кедров - 22,2 м, диаметр ствола - 45,0 см, возраст 125-145 лет.

Пробная площадь «5с» (55°30' с.ш., 82°59' в.д.) - сосняк папоротниково-разнотравный (10С+Б+К). Почва - подзол иллювиально-железистый, запас влаги - 16 мм. Высота кедров - 21,3 м, диаметр ствола - 40,7 см, возраст 125-160 лет.

Пробная площадь «6с» (55°26' с.ш., 82°55' в.д.) - сосняк кустарничково-зеленомошный (10С+К). Почва - подзол иллювиально-железистый, запас влаги - 11 мм. Высота кедров - 18,3 м, диаметр ствола - 38,1 см, возраст 120-320 лет.

На каждой пробной площади в «материковой» и приграничной части ареала анализировалось по 25 деревьев кедров сибирского, в двух южных изолятах - по 15 деревьев.

Количество макро- и микростробиллов определено за период с 1995 по 2010 гг. ретроспективно по следам на коре побегов (Воробьев и др. 1989; Воробьев, Горошкевич, 1989), собранных с 5 женских и 5 мужских ветвей в соответствующих генеративных ярусах кроны модельных деревьев. Структура шишек, собранных в 2007, 2010 и 2011 гг., анализировалась в смешанных образцах (по 100 шт. с каждой пробной площади) по стандартным методикам, принятым в морфологии древесных (Некрасова, 1972; Горошкевич, Хуторной, 1996). Качество семян определяли рентгенографическим методом (Щербакова, 1965). Размеры зародышей семян измеряли на отсканированных рентгенограммах с помощью аппаратно-программного комплекса SiamsMesoPlant. Потери урожая в ходе развития семян анализировались с учетом дискретности распределения развившихся из семяпочек «образований» по размеру и структуре (Owens et al., 2008; Горошкевич, 2011). В зависимости от того, на каком этапе прекратилось развитие семяпочки, выделяли 4 категории недоразвитых семян: (1) плоские остатки, развившиеся из семяпочек, погибших в год «цветения»; (2) мелкие недоразвитые семена, развившиеся из семяпочек, прекративших свое развитие в начале второго вегетационного сезона; (3) пустые семена нормального размера, сформировавшиеся в результате отсутствия оплодотворения; (4) семена с эндоспермом, поврежденным из-за нарушений в эмбриогенезе.

Число микроспорофиллов подсчитывали после их отделения от оси подсохших микростробиллов (15-20 шт. с дерева). Для определения жизнеспособности пыльцы, собранной в 2011 г., смешанный образец с каждой пробной площади проращивали в 1 % растворе сахарозы в термостате (+30 °С) на протяжении 3 суток. Размер элементов пыльцевых зерен и долю проросшей пыльцы определяли на временных препаратах в 100 полях зрения с помощью аппаратно-программного комплекса SiamsMesoPlant.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных результатов показал, что доля микростробиллов от числа всех метамеров,

Таблица 1 - Признаки мужской репродуктивной сферы кедра сибирского в популяциях на южной границе ареала

Популяция	Доля микро- стробиллов, %	Число микроспоро- филлов, шт.	Доля проросших пыльцевых зерен, %	Размер пыльцевого зерна, мкм		Размер воздушных мешков, мкм	
				длина	высота	длина	высота
1с	<u>61,4±8,8</u> а	<u>70,7±9,0</u> а	<u>55,5±6,0</u> а	<u>74,4±6,0</u> а	<u>44,4±6,1</u> а	<u>27,8±3,9</u> а	<u>38,9±3,0</u> аб
2с	<u>59,0±7,4</u> а	<u>72,0±8,9</u> а	<u>54,4±8,1</u> а	<u>73,8±5,1</u> а	<u>45,8±4,4</u> а	<u>28,1±4,1</u> а	<u>40,2±3,6</u> а
2д	<u>59,4±10,4</u> а	<u>69,2±10,0</u> а	<u>24,7±4,9</u> б	<u>69,8±4,6</u> б	<u>44,8±3,9</u> а	<u>25,4±3,7</u> б	<u>36,7±3,8</u> б
3с	<u>46,2±10,3</u> б	<u>79,4±22,5</u> б	<u>51,8±7,2</u> а	<u>71,6±7,2</u> аб	<u>45,4±4,3</u> а	<u>28,3±3,3</u> а	<u>38,5±4,8</u> аб
3д	<u>49,3±13,3</u> б	<u>71,9±26,3</u> а	<u>29,0±9,3</u> б	<u>64,3±6,4</u> в	<u>41,5±4,1</u> б	<u>22,0±3,7</u> в	<u>30,7±4,7</u> в
4с	<u>38,4±12,1</u> бв	<u>74,4±20,4</u> аб	<u>54,0±5,8</u> а	<u>68,1±6,8</u> бв	<u>44,3±4,3</u> а	<u>25,0±2,9</u> б	<u>38,3±7,9</u> аб
5с	<u>28,8±11,5</u> в	<u>80,8±19,1</u> б	<u>51,0±7,9</u> а	<u>63,1±9,1</u> в	<u>40,2±6,5</u> б	<u>21,9±5,0</u> в	<u>32,0±4,1</u> в
6с	<u>31,8±6,6</u> в	<u>82,5±14,7</u> б	<u>56,7±7,4</u> а	<u>65,3±5,7</u> в	<u>41,5±4,3</u> б	<u>22,7±3,9</u> в	<u>31,8±3,9</u> в

Примечание: в числителе - средняя величина со стандартным отклонением, в знаменателе - буквенный индекс, характеризующий различия между популяциями (one-way ANOVA). Разными буквами обозначены достоверные при $p < 0,05$ различия в столбцах.

характеризующая генеративную направленность морфогенеза мужских побегов, убывает с севера на юг (табл. 1) и положительно связана с влажностью почвы ($r = +0,89$, достоверно при $p < 0,05$).

Однако по числу микроспорофиллов наблюдается противоположная тенденция: у южных популяций закладывается больше микроспорофиллов, причем на их формирование благоприятно влияет повышенная сухость почвы ($r = -0,87$, достоверно при $p < 0,05$). По активности прорастания пыльцы суходольные ценопопуляции практически не различались между собой, но превосходили долинные, хотя значения этого признака оказались слабо связанными с

влажностью почвы ($r = -0,69$). Вопреки нашим предположениям, основанным на литературных данных по сосне обыкновенной (Седельникова и др., 2004; Ефремов и др., 2010), пыльца деревьев кедра, растущих на суходолах, была крупнее, чем у деревьев, растущих в долинах рек. Размер тела пыльцевого зерна и воздушных мешков в ряду суходольных популяций уменьшался с севера на юг, но значимых корреляций с содержанием влаги в почве не выявлено.

Количество заложившихся и созревших шишек на побегах тесно связано с запасами почвенной влаги (соответственно $r = +0,97$ и $r = +0,91$; достоверно при $p < 0,05$) и сокращается по

Таблица 2 - Признаки женской репродуктивной сферы кедра сибирского в популяциях на южной границе ареала

Популяция	Число шишек на побеге, шт.		Число чешуй в шишке, шт.		Число семян, шт.	Длина зародыша, мм
	заложилось	созрело	фертильных	стерильных		
1с	<u>2,41±0,26</u> аб	<u>1,18±0,21</u> б	<u>41,8±6,4</u> а	<u>32,5±3,3</u> а	<u>71,6±12,0</u> а	<u>4,37±0,41</u> а
2с	<u>2,47±0,25</u> аб	<u>1,19±0,24</u> б	<u>45,0±7,1</u> а	<u>34,4±8,1</u> а	<u>74,5±16,1</u> а	<u>5,61±0,45</u> б
2д	<u>2,65±0,21</u> а	<u>1,62±0,06</u> а	<u>43,2±6,6</u> а	<u>40,6±9,1</u> а	<u>73,5±24,9</u> а	<u>4,79±0,69</u> аб
3с	<u>2,23±0,37</u> аб	<u>1,16±0,38</u> б	<u>47,0±3,6</u> а	<u>35,6±5,4</u> а	<u>63,2±14,3</u> а	<u>5,32±0,80</u> аб
3д	<u>2,49±0,25</u> аб	<u>1,59±0,18</u> а	<u>37,2±8,0</u> а	<u>37,0±6,8</u> а	<u>57,8±18,6</u> а	<u>4,88±0,73</u> аб
4с	<u>2,09±0,59</u> аб	<u>1,04±0,28</u> б	<u>30,1±9,3</u> аб	<u>44,3±7,3</u> аб	<u>46,5±15,2</u> а	<u>4,56±0,64</u> а
5с	<u>1,91±0,60</u> аб	<u>0,78±0,25</u> б	<u>6,4±4,6</u> в	<u>48,1±6,2</u> б	<u>13,2±7,2</u> б	<u>3,45±0,60</u> в
6с	<u>1,79±0,58</u> б	<u>0,54±0,19</u> в	<u>14,6±8,9</u> б	<u>49,6±5,4</u> б	<u>18,5±8,9</u> б	<u>3,98±0,74</u> бв

Примечание (см. табл. 1).

направлению к южной границе ареала (табл. 2). Суммарные потери шишек больше в суходольных

местообитаниях по сравнению с долинными. По соотношению стерильных и фертильных чешуй,

характеризующих качество шишек, практически нет различий между популяциями, расположенными в пределах ареала, однако в островных популяциях резко сокращается число фертильных чешуй и возрастает число стерильных. Несмотря на то, что значения этих двух признаков положительно связаны с влажностью почвы (соответственно $r=+0,75$ и $r=+0,81$; достоверно при $p<0,05$), увеличение доли стерильных чешуй у шишек самых южных популяций мы связываем с их недоопылением. Эти популяции удалены от ближайших крупных кедровых массивов более чем на 20 км, к тому же их собственная пыльца характеризуется уменьшением размеров воздушных мешков, что свидетельствует о ее ограниченных способностях перемещаться на большие расстояния. Вслед за сокращением числа фертильных чешуй по направлению к границе ареала уменьшается и число семян в шишках.

Самый высокий процент гибели семян во всех группах, и особенно за пределами ареала, отмечался на самом первом этапе формирования семян – в ходе опыления семян (рис. 1). Как известно, плоские бесформенные остатки получают либо из-за непопадания пыльцы в пыльцевую камеру, либо из-за ее неспособности к прорастанию, поскольку начавшая прорасти пыльца, даже не завершив своего роста, может стимулировать развитие семечки и ее некоторый рост благодаря выделяемым ростовым веществам (Williams, 2008).

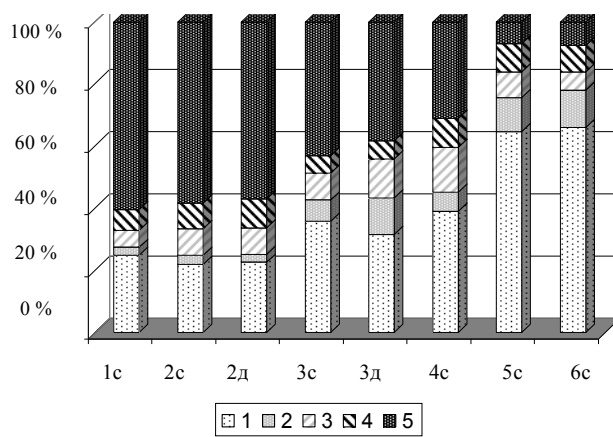


Рисунок 1 - Структура потерь урожая семян в популяциях кедров сибирского на юге ареала: 1 – плоские остатки семечек, 2 – мелкие недоразвитые семена, 3 – пустые семена нормального размера, 4 – семена нормального размера с нарушенным эндоспермом, 5 – развитые семена с нормальным эндоспермом. По оси абсцисс – номера пробных площадей, по оси ординат – доля семян, %

Учитывая, что интенсивный вылет пыльцы и обильное опыление способствуют уменьшению числа недоразвившихся семечек и увеличению выхода семян из одной шишки (Некрасова, 1972), резкое увеличение доли плоских остатков семечек у самых южных изолированных

популяций свидетельствует о недостатке собственной пыльцы и (или) ее низком качестве. По направлению к югу увеличивается также доля мелких недоразвитых семян. Их появление вызвано гибелью семечек в начале второго вегетационного сезона из-за отсутствия оплодотворения (Некрасова, 1972; Owens et al., 2008). В этот период развития после зимнего перерыва продолжают рост пыльцевых трубок и развитие архегониев, которые могут остаться неоплодотворенными вследствие медленного роста пыльцевых трубок (Hagman M., Mikkola, 1963; Takaso et al., 1996). Мы предполагаем, что наиболее вероятной причиной повышенной доли мелких недоразвитых семян у популяций на границе ареала и за его пределами может быть также низкое качество пыльцы.

По доле пустых семян нормального размера, сформировавшихся из-за отсутствия оплодотворения, и по доле семян с нарушенным эндоспермом, возникших вследствие нарушений в эмбриогенезе, существенных различий между популяциями не наблюдалось. Однако огромные потери из-за недоразвития и гибели семечек еще до момента их оплодотворения в итоге приводят к тому, что в южных изолятах лишь одна семечка из десяти способна развиться в семя с нормальным эндоспермом и зародышем. Но даже эти полностью созревшие семена характеризуются минимальными размерами зародыша, который занимает менее половины длины зародышевой камеры (табл. 2).

В подзоне южной тайги проэмбрио у кедров сибирского появляется в конце июня, начало дифференциации зародыша происходит в первой половине июля, а его окончательное созревание – в конце июля или в начале августа (Некрасова, 1972). Из этого следует, что период формирования зародыша приходится на самые жаркие летние месяцы. Было отмечено также, что в засушливые годы зародыши были короче (3-4 мм), чем в годы с благоприятными погодными условиями (5-6 мм) (Некрасова, 1972). Поэтому установленное нами сокращение длины зародышей по направлению к южной границе ареала предположительно связано с повышенной сухостью почвенного субстрата, в котором растут деревья на границе ареала и за его пределами, хотя корреляционная связь длины зародыша с влажностью почвы ($r=+0,51$) оказалась менее тесной, чем ожидалось.

Изначально предполагалось, что в долинах благодаря повышенной влажности почвы условия вполне благоприятны для формирования генеративных органов, однако, длина зародыша в долинных ценопопуляциях оказалась существенно меньше, чем в суходольных. Ранее было показано, что у кедров сибирского, произрастающего в долинах рек, из-за слабого ветрового режима, высокой влажности воздуха и фенологической изоляции по срокам вылета пыльцы наблюдается низкая степень панмиксии, что приводит к самоопылению, накоплению генетического груза и вследствие этого – к повышенному содержанию

пустых семян в шишке (Земляной, 2004). С учетом этого логично предположить, что успех развития зародыша зависит не столько от влажности почвы, сколько от качества опыления, которое хуже в долинах рек и в удаленных островных популяциях.

Характер распределения популяций в плоскости главных компонент по комплексу проанализированных выше признаков женской, и мужской генеративной сфер показывает, что по первому и более значимому фактору, на долю которого приходится более 60 % общей изменчивости, популяции располагаются в соответствии с их положением относительно границы ареала (рис. 2, 3). Однако расположение это имеет зеркальный характер: в мужской генеративной сфере при повышенной влажности почвы значения признаков уменьшаются ($r=-0,54$), в женской генеративной сфере, напротив, чем меньше влажность почвы, тем меньше значения признаков ($r=+0,85$; достоверно при $p<0,05$).

По второму фактору в мужской генеративной сфере также прослеживается отрицательное влияние повышенной влажности почвы: обособляются долинные ценопопуляции, в которых качество и жизнеспособность пыльцы ниже, чем на суходолах. Причину наблюдаемой отрицательной связи можно объяснить, сославшись на известное представление о закономерностях половой дифференциации растений (Чайлахян, Хрянин, 1982; Хрянин, 2007). Учитывая, что развитие

растений происходит при взаимодействии генотипа с факторами внешней среды, проявление пола в определенной мере контролируется внешними условиями через внутреннюю гормональную систему регуляции. Женская сексуализация связана с цитокининовым (корневым) фактором, и дифференцировке женских цветков соответствуют низкие температуры и высокая влажность почвы, в то время как мужская сексуализация связана с листовым (гиббереллиновым) фактором, и дифференцировке мужских цветков соответствуют высокие температуры и низкая влажность почвы.

Что касается женской генеративной сферы, то в области положительных значений по второму фактору группируются популяции из материковой части ареала и островные изолированные. Первые представляют собой часть системы панмиктических популяций, а две изолированные островные популяции за пределами ареала - «островную» систему обмена генетическим материалом. В области отрицательных значений находятся популяции, которые можно отнести к крупным островным, где с одной стороны, имеет место значительная дистанционность от «материка», но при этом они довольно многочисленны. Мы полагаем, что распределение популяций по второму фактору связано с системой генетического обмена на пыльцевом уровне.

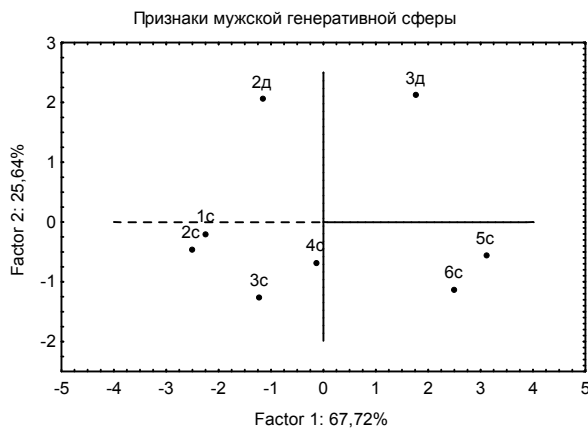


Рисунок 2 - Распределение популяций в плоскости двух главных компонент по совокупности признаков мужской генеративной сферы



Рисунок 3.- Распределение популяций в плоскости главных компонент по совокупности признаков женской генеративной сферы

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что анализируемые признаки женской и мужской генеративной сферы демонстрируют разнонаправленные тенденции, дифференциация популяций подчиняется влиянию двух основных факторов - маргинальности, т.е. положения популяции относительно границы ареала, и влажности экотопа. Однако если в отношении женской генеративной сферы оба фактора действуют параллельно, взаимно усиливая действие друг друга, то обособление долинных и суходольных ценопопуляций указывает на

выраженное угнетающее влияние повышенной влажности почвы на мужскую репродуктивную сферу кедра сибирского. Приуроченность популяций к долинам рек благоприятно сказывается лишь на процессах заложения микро- и макростробилов на побегах. По структуре шишек и качеству развития эндосперма семян значимые различия между долинными и суходольными ценопопуляциями отсутствуют, а по размеру зародыша долинные ценопопуляции существенно уступают суходольным. Эти результаты свидетельствуют о том, что на юге ареала долинные ценопопуляции не имеют принципиальных

репродуктивных преимуществ перед суходольными, как это предполагалось изначально. Несмотря на существенные ограничения мужского и особенно женского генеративного морфоге́неза у маргинальных популяций их все же следует рассматривать как реальных участников репродуктивного процесса, как на пыльцевом, так и на семенном уровнях, поскольку их воспроизводство отчасти обеспечено собственной пыльцой и семенами.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Бех, И.А. Кедровники южного Приобья / И.А. Бех - Новосибирск: Наука, 1974. - 212 с.
- Воробьев, В.Н. Рост и пол кедров сибирского / В.Н. Воробьев, Н.А. Воробьева, С.Н. Горошкевич. - Новосибирск: Наука, 1989. - 167 с.
- Воробьев, В. Н. Методика ретроспективного изучения динамики мужского "цветения" *Pinus sibirica* (Pinaceae) / В. Н. Воробьев, С. Н. Горошкевич // Ботанический журнал. - 1989. - Т. 74.- № 4. - С. 554–557.
- Горошкевич, С.Н. Пространственно-временная и структурно-функциональная организация кроны кедров сибирского. Автореф. дис... докт. биол. наук: 03.02.01. / С.Н. Горошкевич. – Томск: ТГУ, 2011. - 38 с.
- Горошкевич, С.Н. Внутривидовое разнообразие шишек и семян *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение 1. Уровень и характер изменчивости признаков / С.Н. Горошкевич, О.В. Хугорной // Растительные ресурсы. - 1996. - Т. 32.- Вып. 3. - С. 1–11.
- Данченко, А.М. Внутривидовая изменчивость характеристик шишек у кедров сибирского в подзоне южной тайги / А.М. Данченко, Н.Ф. Арцимович // Проблемы кедров. Вып. 4: Семеношение и размножение: сб. ст. - Томск: ТНЦ СО АН СССР, 1990. - С. 34-57.
- Ефремов, С.П. Морфология и жизнеспособность пыльцы желто- и краснопыльничковой форм сосны обыкновенной на болотах и суходолах Западной Сибири / С.П. Ефремов [и др.] // Хвойные бореальной зоны. - 2010. - Том. XXVIII, № 1-2. - С. 126-129.
- Земляной, А. И. Особенности микроспорогенеза у кедров сибирского на Алтае / А.И. Земляной // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. - 1971. - № 15.- Вып. 3. - С. 51–58.
- Земляной, А.И. О генетическом разнообразии популяций кедров сибирского / А.И. Земляной // Материалы Всероссийской конференции, посвященной 60-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН и 70-летию образования Красноярского края. - Красноярск, 2004.- С. 32-33.
- Ирошников, А.И. Плодоношение и качество семян хвойных пород в северных и горных районах Сибири / А.И. Ирошников // Плодоношение лесных пород Сибири: сб. ст. - Новосибирск: Наука, 1982. – С. 98–117.
- Ирошников, А.И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедров сибирского / А.И. Ирошников // Кедровые леса Сибири. - Новосибирск: Наука, 1985. - С. 8–40.
- Крылов, Г.В. Леса Западной Сибири / Г.В. Крылов. - М., 1961. - 225 с.
- Кузичкин, А.А. Экологическая разнокачественность шишек и семян кедров сибирского в средне- и южнотаежных районах Западной Сибири / А.А. Кузичкин // Экология семенного размножения хвойных Сибири: сб. ст. - Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1984. - С. 39–51.
- Некрасова, Т. П. Биологические основы семеношения кедров сибирского / Т. П. Некрасова. - Новосибирск: Наука, 1972. - 272 с.
- Некрасова, Т. П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири / Т. П. Некрасова. - Новосибирск: Наука, 1983. - 186 с.
- Некрасова, Т. П. Области сенной продуктивности кедров сибирского на Западно-Сибирской равнине / Т. П. Некрасова, Н. П. Мишуков // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири: сб. ст. - Новосибирск: Наука, 1974. - С. 3–15.
- Седельникова, Т.С. Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах / Т.С. Седельникова, А.В. Пименов, С.П. Ефремов // Лесоведение. - 2004. - № 6. - С. 58-62.
- Хрянин, В. Н. Эволюция путей половой дифференциации у растений / В. Н. Хрянин // Физиология растений. - 2007. - Т. 54.- N 6. - С. 945-952.
- Чайлахян, М.Х. Пол растений и его гормональная регуляция / М.Х. Чайлахян, В.Н. Хрянин. - М.: Наука, 1982. - 176 с.
- Щербакова, М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом / М.А. Щербакова. - Красноярск: Красноярское книжное изд-во, 1965. - 36 с.
- Hagman, M. Observations on cross-, self- and inter-specific pollinations in *Pinus peuce* Griseb. / M. Hagman, L. Mikkola // *Silvae Genetica*. - 1963. - V. 12.- N 3. - P. 73-79.
- Owens, J.N. Whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) seed production in natural stands / J.N. Owens, T. Kittirat, M.F. Mahalovich // *Forest Ecology and Management*. - 2008. - V. 255. - P. 803-809.
- Takaso, T. Prefertilization events in ovules of *Pseudotsuga*: ovular secretion and its influence on pollen tubes / T. Takaso, P. Aderkas, J.N. Owens // *Canadian Journal of Botany*. - 1996. - V. 74. - P. 1214–1219.
- Williams, C.G. Selfed embryo death in *Pinus taeda*: a phenotypic profile / C.G. Williams // *New Phytologist*. - 2008. - V. 178. - P. 210–222.

Поступила в редакцию 24 декабря 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.

УДК 630.582.475.2.571.51

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *PINUS PUMILA* (PINACEAE) НА КАМЧАТКЕ

В.П. Ветрова

Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН
683024 Петропавловск-Камчатский, проспект Рыбаков, 19-А, e-mail: v.vetrova@mail.ru

Фенотипическая изменчивость кедрового стланика в камчатских популяциях исследована по комплексу признаков, характеризующих форму семенных чешуй зрелых женских шишек. В 16 ценопопуляциях выделено и описано 70 фенотипов. Для описания фенотипов использовали 4-х компонентные дескрипторы, включающие 4 признака: индекс формы чешуй, угол у верхушки чешуй, признаки оттянутости и отогнутости чешуй. Проведена оценка внутривидового разнообразия и ординация выборок по степени их фенотипического сходства. Роль факторов среды, представленных категориальными переменными, оценивали по результатам однофакторного дисперсионного анализа. Полученные результаты свидетельствуют о высоком уровне фенотипического внутривидового разнообразия и низкой степени фенотипического сходства популяций кедрового стланика. На дифференциацию популяций значительное влияние оказывают климат, режим увлажнения и богатство почв.

Ключевые слова: фенотипическая изменчивость, семенные чешуи, кедровый стланик

Phenotypic variability of *Pinus pumila* in the Kamchatka populations was investigated on the form of seed scales of mature female cones. 70 phenotypes under the form of seed scales are allocated and described. For the description of phenotypes four componental descriptors were used including 4 scale characters: scale index form, angle at scale tip, length of scale tip, the pattern and degree of deflection at the edge. The relationships between seed scale characters and environmental factors (expressed as by categorical variables) were evaluated by means of one way ANOVA. The received results testify to high level phenotypic intrapopulation variability and low degree of phenotypic similarities of *P. pumila* populations. On differentiation of populations influence a climate, a mode of humidifying and riches of soils.

Key words: phenotypic variability, seed scales, Japanese dwarf pine

ВВЕДЕНИЕ

В современной популяционной биологии исследования морфологической изменчивости направлены на изучение комплексов признаков, их факторной и корреляционной структуры (Животовский, 1991; Ростова, 2002). При изучении популяционной изменчивости хвойных выборки сравнивают по комплексу морфологических признаков с использованием методов многомерного анализа, что позволяет исследовать популяционную структуру видов, выявить факторы их микроэволюции (Путенихин и др., 2004, 2005; Адрианова и др. 2011). Относительно мало исследована фенотипическая изменчивость растений с выделением фенотипов по комплексу признаков. Изучение фенотипической структуры популяций строится на ранжировании фенотипов по сходству фенотипических признаков и анализе состава и количественного соотношения сходных фенотипических групп, то есть фенотипов (Басаргин, 1988, 1989). В большинстве современных исследований под фенотипической изменчивостью хвойных понимают изменчивость комплекса количественных морфологических признаков генеративных органов, не разделяя ряды изменчивости на фенотипические группы. Альтернативой или дополнением к анализу количественных признаков является выделение градаций по качественным признакам изменчиво-

сти формы апофиза, конфигурации плоскости семенных чешуй, формы верхнего края чешуй (Дылис, 1961; Круклис, Милютин, 1977, Путенихин и др., 2004, 2005). Предпринимались также попытки выделения фенотипов по форме семенных чешуй (Татаринов, 1987; Ветрова, 1992). Основной проблемой изучения фенотипической изменчивости является отсутствие количественной оценки при выделении фенотипов по комплексу признаков, отсутствие единого подхода к стандартизации данных (Князева и др., 2007). Перспективным, на наш взгляд, является дескрипторный анализ фенотипической изменчивости растений, выполненный Д.Д. Басаргиным (1988, 1989) на примере двух видов *Asteraceae*. Термином «дескриптор» обозначается совокупность отдельных признаков или свойств, используемых для описания биологических объектов.

В нашем исследовании выполнен дескрипторный анализ варьирования непрерывных количественных и дискретных признаков генеративных органов кедрового стланика. Цель работы: определить уровень фенотипического разнообразия и степень дифференциации популяций кедрового стланика на северо-востоке ареала (полуостров Камчатка). В задачи исследования входило выделение и описание фенотипов кедрового стланика по признакам формы семенных чешуй, оценка внутривидового разнообразия и ординация выборок по степени их фенотипического сходства.

Работа поддержана РФФИ (гранты 11-04-00478 и 11-04-92112-ЯФ)

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Фенотипическую изменчивость кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) исследовали в 16 выборках из Центральной, Западной и Юго-Восточной Камчатки, представляющих широкий спектр экологических условий произрастания по теплообеспеченности, богатству и режиму увлажнения почвы (рис.1).



Рисунок 1 – Схема размещения пробных площадей

В соответствии с климатическим районированием Камчатского края (Кондратюк, 1974) выборки представляют пять климатических районов, различающихся по теплообеспеченности и сумме осадков: западный с морским умеренным холодным климатом; два района Центральной Камчатки с континентальным климатом (горный район Среднего хребта и Центральная Камчатская депрессия); два района Восточной Камчатки: горно-вулканический с умеренно континентальным влажным климатом и приморский с морским влажным климатом. Выборки были сделаны в зеленомошных, сфагновых, мертвопокровных, кустарничковых, травяных, рододендроновых и лишайниковых кедровостланиках, представляющих в соответствии с классификацией В.Ю. Нешатаевой (2009) пять типов местообитаний по режиму увлажнения и богатству почв: свежие мезоолиготрофные, сырые мезоолиготрофные, свежие мезотрофные, свежие мезоевтрофные, сухие олиготрофные. По высоте над уровнем моря выборки включали весь высотный спектр размещения кедровостланиковых сообществ от приморских террас до горно-тундровых высокогорий (около 1000 м над уровнем моря).

В качестве признаков-маркеров фенотипической изменчивости использовали признаки формы семенных чешуй, имеющие по косвенной оценке наиболее высокую степень генетической детерминации (Ветрова, Савенкова, 2010). Оценка измен-

чивости признаков проводилась по данным измерений семенных чешуй на шишках с 30 растений в каждой выборке. Измеряли ширину (m) и длину чешуй (H), длину верхней части от линии максимальной ширины до окончания чешуй (h), угол у верхушки чешуй (u), длину (h') и ширину (m') оттянутой верхушки чешуй, толщину чешуй (w). По результатам измерений рассчитывали индексы формы чешуй (m/H , h/m , $h-h'/m$). При выборе признаков для дескрипторного анализа использовали факторный анализ изменчивости признаков семенных чешуй. Признаки с наибольшими факторными нагрузками включили в качестве компонентов для выделения фенотипов.

При оценке разнообразия и сходства выборок использовали показатель внутривидового разнообразия μ , показатель фенотипического сходства r и расстояния D (Животовский, 1980, 1991). Показатель внутривидового разнообразия рассчитывали по формуле (1):

$$\mu = \left(\sum_{i=1}^m \sqrt{p_i} \right)^2 \quad (1)$$

где p_i – частоты фенотипов, m – число фенотипов; показатель сходства популяций – по формуле (2)

$$r = \sum_{i=1}^m \sqrt{p_i q_i} \quad (2)$$

где p_i , q_i – частоты идентичных фенотипов. Расстояния между популяциями оценивали по формуле (3):

$$D = \frac{2\sqrt{2}}{\pi} \sqrt{1-r} \quad (3)$$

Для ординации выборок использовали метод многомерного шкалирования матрицы фенотипических расстояний D (Животовский, 1991). Для определения факторной структуры изменчивости морфологических признаков семенных чешуй использовали анализ главных компонент (Randerson, 1994). При оценке влияния экологических факторов на изменчивость семенных чешуй проводили сравнение выборок методом однофакторного дисперсионного анализа. Дисперсионный анализ был выполнен не по отдельным признакам, а по значениям выделенных главных компонент (Factor scores), характеризующим новые интегральные признаки в соответствии с корреляциями исходных измеренных признаков. Экологические факторы были представлены категориальными переменными релье-

фа, климата, режима увлажнения и богатства почв. При выполнении дисперсионного анализа сравнивали по 3 выборки из разных условий местообитаний. Высота над уровнем моря является ведущим фактором рельефа, определяющим размещение кедровостланиковых сообществ (Нешатаева, 2009), поэтому рельеф был представлен одной категорией - высотой над уровнем моря. Исследованные выборки по рельефу объединялись в три группы: низкогорные, среднегорные и высокогорные (до 300 м, от 300 до 700 м и выше 700 м над уровнем моря соответственно). Для оценки влияния эдафических факторов сравнивали два типа местообитаний, различающихся по богатству почв: свежие мезоолиго-

трофные и свежие мезотрофные; влияние режима увлажнения оценивали в трех типах местообитаний: сухие олиготрофные, свежие мезоолиготрофные, сырые мезоолиготрофные.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Факторная структура индивидуальной изменчивости признаков, рассчитанная по суммарной матрице корреляций признаков на внутри- и межпопуляционном уровне, характеризуется наличием двух главных компонент, которые объясняют 70,4 % общей дисперсии признаков (табл. 1).

Таблица 1 - Факторная структура изменчивости признаков семенных чешуй

Признак	Факторные нагрузки		Сумма дисперсии, FD, %
	F1	F2	
Длина оттянутой верхушки чешуй (h')	-0,79	-0,26	69,2
Ширина оттянутой верхушки чешуй (m')	-0,65	0,24	48,0
Угол у верхушки чешуй (u)	0,80	-0,32	74,2
Индекс формы верхней части чешуй ($h-h'/m$)	-0,78	-0,39	76,1
Индекс формы чешуй (m/H)	0,84	0,11	71,8
Толщина чешуй (w)	0,22	-0,87	80,5
Сумма дисперсии, FD, %	51,1	19,3	70,4

Первая компонента описывает согласованную изменчивость пяти признаков формы чешуй, вторая – изменчивость толщины чешуй, слабо связанную с изменчивостью других признаков. Основное направление изменчивости

семенных чешуй в соответствии с первой компонентой заключается в уменьшении оттянутости верхушки чешуй с увеличением относительной ширины и округлости бокового края.

Таблица 2 - Выделение фенотипов кедрового стланика по признакам изменчивости семенных чешуй

Признак	Интервальная оценка	Номер фенотипической группы
Индекс формы верхней части семенных чешуй ($h-h'/m$)	>0,40	1
	0,36-0,40	2
	0,31-0,35	3
	0,25-0,30	4
	до 115°	1
Угол у верхушки чешуй (u)	115°-125°	2
	>125°	3
	до 1 мм	1
Длина оттянутой верхушки чешуй (h')	от 1 до 1,5 мм	2
	> 1,5 мм	3
	Отогнутость чешуй	Прямые
Отогнутые		2
Крючкотовато-отогнутые		3

Для выделения фенотипов использовали три признака с высокой степенью согласованной изменчивости, имеющие высокие факторные нагрузки по первой главной компоненте и в достаточной степени характеризующие форму семенных чешуй: индекс формы верхней части чешуй, угол у верхушки чешуй, и длину оттянутой верхушки чешуй (табл. 2).

Кроме того дополнительно включили качественный признак отогнутости чешуй, по которому ранее было выделено три группы чешуй – прямые, отогнутые и крючкотовато-отогнутые (Ветрова, Са-

венкова, 2009). Первые три признака характеризуются как непрерывные, поэтому для выделения фенотипических групп предпринято деление рядов изменчивости на интервалы (табл. 2).

В исследованных выборках кедрового стланика было выделено 12 морф по индексу формы и углу у верхушки чешуй (рис. 2, а) и 9 морф по оттянутости и отогнутости чешуй (рис. 2, б).

По форме семенных чешуй наиболее распространенными были шишки с широкими чешуями с округлым боковым краем (Ds33 и Ds43), редкими были морфы с чешуями овальной и округлой фор-

мы Ds12, Ds13 (рис. 2, а). По отянутости и отогнутости семенных чешуй преобладали морфы с умеренно отянутыми и отогнутыми чешуями (Ds22), реже встречались морфы с чешуями со слабо отянутой и отогнутой верхушкой (Ds12), а также морфы с умеренно отянутыми прямыми чешуями (Ds21), и с крючковато-отогнутыми чешуями Ds23,

Ds33 (рис. 2, б). Всего в 16 выборках кедрового стланика выделено 70 фенотипов по форме семенных чешуй (табл. 3). Схема 4-х компонентного дескриптора для описания фенотипов по признакам семенных чешуй, представленных в табл. 3: Ds (abcd), где a – номер фенотипической группы по индексу формы чешуй; b – номер группы по углу у

Таблица 3 - Частота встречаемости фенотипов в исследованных выборках кедрового стланика

№ п.п.	Обозначение фенотипа	Частота встречаемости, %	№ п.п.	Обозначение фенотипа	Частота встречаемости, %
1	Ds3312	6,7	36	Ds2322	0,8
2	Ds3222	6,3	37	Ds3133	0,8
3	Ds3322	5,8	38	Ds3231	0,8
4	Ds3221	4,6	39	Ds3233	0,8
5	Ds3321	3,5	40	Ds4122	0,8
6	Ds4323	3,3	41	Ds4232	0,8
7	Ds3122	3,1	42	Ds4311	0,8
8	Ds3323	2,9	43	Ds1323	0,6
9	Ds3132	2,9	44	Ds1233	0,6
10	Ds3121	2,7	45	Ds2221	0,6
11	Ds2132	2,5	46	Ds2313	0,6
12	Ds3212	2,5	47	Ds3232	0,6
13	Ds1133	2,3	48	Ds3331	0,6
14	Ds2323	2,3	49	Ds3332	0,6
16	Ds4322	2,3	50	Ds4331	0,6
17	Ds2133	2,3	51	Ds2112	0,4
15	Ds3333	2,1	52	Ds1122	0,4
18	Ds2121	2,1	53	Ds3112	0,4
19	Ds4312	2,1	54	Ds2213	0,2
20	Ds3211	1,9	55	Ds2232	0,2
21	Ds2122	1,9	56	Ds2321	0,2
22	Ds2131	1,9	57	Ds3111	0,2
23	Ds3223	1,9	58	Ds3213	0,2
24	Ds3131	1,7	59	Ds3313	0,2
25	Ds3311	1,7	60	Ds4131	0,2
26	Ds4313	1,5	61	Ds4132	0,2
27	Ds2222	1,3	62	Ds4211	0,2
28	Ds2312	1,3	63	Ds4212	0,2
29	Ds4222	1,3	64	Ds4221	0,2
30	Ds2212	1,0	65	Ds4223	0,2
31	Ds2333	1,0	66	Ds4233	0,2
32	Ds2211	1,0	67	Ds4321	0,2
33	Ds2223	1,0	68	Ds4332	0,2
34	Ds2233	1,0	69	Ds4333	0,2
35	Ds2123	0,8	70	Ds1223	0,2

верхушки чешуй, с – номер группы по степени отянутости чешуй, d – номер группы по степени отогнутости чешуй.

Количество фенотипов в популяциях варьировало от 11 до 24. Из 70 выделенных фенотипов 17 фенотипов были отмечены единично не более чем в одной популяции (фенотипы № 54-70, табл. 3). Доминирующие фенотипы во всех популяциях различались, частота их внутри популяций варьировала от 17 до 25 %. Показатель фенотипического сходст-

ва популяций r варьировал от 0 до 0,65, средний уровень сходства выборок составлял 0,32. Показатель внутривидового фенотипического разнообразия μ варьировал от 10,2 до 23,4 (рис. 3).

Наиболее высокое разнообразие стланика выявлено в условиях наибольшей теплообеспеченности (выборка 9, Центральная Камчатская депрессия). Низкое фенотипическое разнообразие отмечено в условиях повышенного увлажнения почв и при относительно низкой теплообеспеченности: в сфаг-

новом кедровостланике (выборка 17), в зелено-мошном кедровостланике (выборка 8) и в высокогорном рододендроновом кедровостланике (выборка 3).

Ординация выборок по результатам многомерного шкалирования матрицы фенотипических расстояний показана на рис. 4.

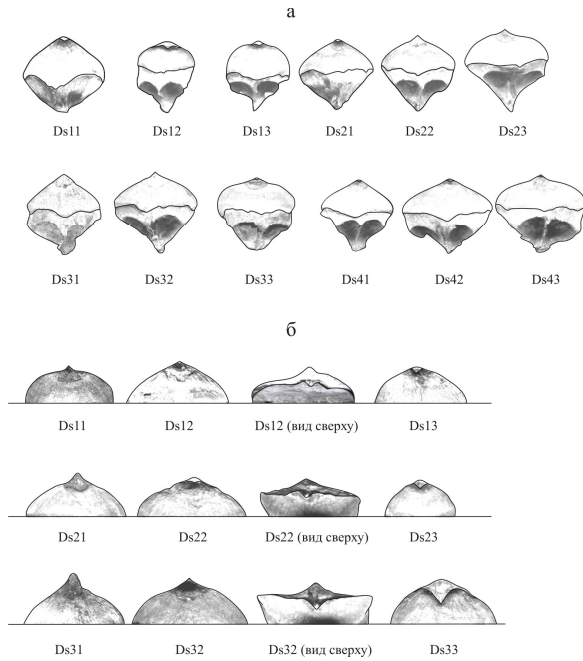


Рисунок 2 – Морфы кедрового стланика по форме семенных чешуй. Обозначения 2-х компонентных дескрипторов: а) Ds(ab), где a – номер фенотипической группы по индексу формы; б) Ds(cd), где c – номер фенотипической группы по степени оттянутости чешуй, d – номер группы по степени отогнутости чешуй как в таблице 2

Значительная степень дифференциации популяций в исследуемом районе обусловлена низким сходством выборок по составу и частоте фенотипов, выделенных по форме семенных чешуй. Наиболее обособлена выборка 17 из сфагнового кедровостланика с западного побережья, для которой

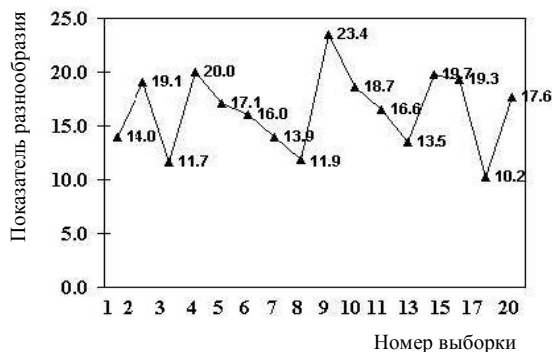


Рисунок 3 – Фенотипическое разнообразие 16 выборок кедрового стланика

характерно преобладание морф с сильно оттянутыми и крючковато-отогнутыми семенными

чешуями. Наибольшее фенотипическое сходство отмечено между географически отдаленными выборками: выборкой 5 из окрестностей Узона (Восточная Камчатка) и двумя выборками со Срединного хребта (выборки № 2 и № 3, Центральная Камчатка). В то же время, три выборки из одного географического района (выборки №№ 1, 2 и 3) показали незначительное фенотипическое сходство, наиболее отличалась в этой группе выборка № 1 из сфагнового кедровостланика, произрастающего на мерзлоте (рис. 4).

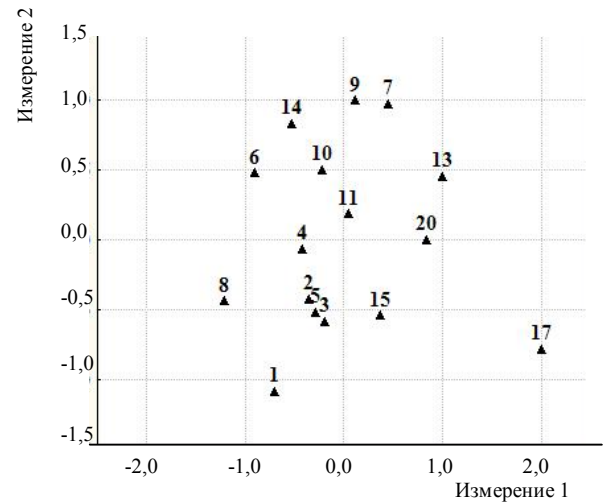


Рисунок 4 – Ординация выборок по результатам многомерного шкалирования матрицы фенотипических расстояний D

Полученные результаты согласуются с данными по генетической изменчивости кедрового стланика, подтверждающими существенный вклад экологической гетерогенности условий среды в дифференциацию популяций кедрового стланика, в ряде случаев сопоставимый с вкладом географической изоляции (Политов и др., 2006; Политов, 2007; Белоконь и др., 2011).

Для определения влияния факторов среды на фенотипическую изменчивость кедрового стланика мы сравнивали выборки методом дисперсионного анализа, используя вместо отдельных признаков значения главных компонент, выделенных по матрице корреляций исходных количественных морфологических признаков семенных чешуй. Согласно группировке признаков по факторам (табл. 1) новые интегральные признаки, выделенные анализом главных компонент, условно названы «форма чешуй» и «толщина чешуй». Результаты дисперсионного анализа изменчивости значений этих интегральных признаков показаны в таблице 4. По результатам дисперсионного анализа изменчивость формы семенных чешуй находится под контролем режима увлажнения и богатства почв, значительное влияние оказывает также климатические различия местообитаний (табл. 4).

На восточном побережье с морским влажным климатом преобладают шишки с более широкими

округлой формы чешуями, а в выборках с западного побережья с морским умеренным холодным климатом - шишки с более узкими сильно оттянутыми и крючкато-отогнутыми чешуями. Влияние режима увлажнения почвы на изменчивость формы семенных чешуй проявляется в увеличении в сы-

рых местообитаниях доли особей с сильно оттянутыми и с крючкато-отогнутыми чешуями. На более богатых почвах преобладали шишки с более широкими и менее оттянутыми чешуями. Влияние топографического фактора на изменчивость формы семенных чешуй стланика незначительно.

Таблица 4 - Результаты дисперсионного анализа изменчивости признаков семенных чешуй

Признаки	Фактор	F	Уровень значимости p	Доля влияния фактора в % от общей изменчивости
Форма чешуй	Высота над уровнем моря	2,3	ns	1,0
	Богатство почв	33,1	p ≤ 0.001	17,4
	Режим увлажнения почвы	60,5	p ≤ 0.001	30,8
	Климат	24,3	p ≤ 0.001	13,9
Толщина чешуй	Высота над уровнем моря	6,8	p ≤ 0.01	2,7
	Богатство почв	0,5	ns	0,3
	Режим увлажнения почвы	2,9	ns	2,0
	Климат	22,2	p ≤ 0.001	12,9

Толщина чешуй является наиболее независимым генетически детерминированным признаком. Изменчивость этого признака слабо зависит от климатических факторов и высоты над уровнем моря и не зависит от режима увлажнения и степени богатства почвы (табл. 4). В дальнейшем при изучении фенотипической изменчивости кедрового стланика целесообразно включить признак толщины чешуй в дескрипторный анализ в качестве дополнительного компонента при выделении фенотипов.

Полученные результаты согласуются с данными о влиянии эколого-климатических факторов на фенотипическую изменчивость хвойных, в частности лиственницы (Путенихин и др., 2004, 2005; Адрианова и др. 2011). Вместе с тем, у кедрового стланика выявлено более сильное влияние эдафических факторов на фенотипическую изменчивость по форме семенных чешуй. В соответствии с полученными результатами, доля фенотипической изменчивости стланика, контролируемая экологическими факторами, достигает 30 %. Учитывая генетическую детерминированность признаков формы чешуй, можно предположить, что связь фенотипической изменчивости стланика с экологическими условиями местообитаний отражает возможные направления адаптации этого вида к факторам среды.

ВЫВОДЫ

Полученные результаты свидетельствуют о высоком уровне фенотипического разнообразия популяций кедрового стланика и низкой степени их фенотипического сходства. Пространственное распределение фенотипической изменчивости и дифференциация популяций в пределах региона определяются главным образом климатом, режимом ув-

лажнения и богатством почвы. Связь фенотипической изменчивости кедрового стланика с экологическими свойствами местообитаний может отражать дифференциальную генотипическую адаптацию этого вида к экотопам на региональном уровне внутривидовой изменчивости.

Использование дескрипторного метода может служить полезным инструментом для сравнительного изучения фенотипической популяционной изменчивости и стандартизации данных биометрического анализа морфологических признаков генеративных органов хвойных.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Адрианова, И.Ю. Эколого-географическая изменчивость генеративных органов лиственницы Российского Дальнего Востока / И.Ю. Адрианова, Е.А. Васюткина, П.В. Крестов // Экология. - 2011. - № 1. - С. 11-19.
- Басаргин, Д.Д. Изменчивость карпологических признаков *Saussurea pulchella* (Asteraceae) / Д.Д. Басаргин // Бот. Журн. - 1988. - Т. 73. - № 1. - С. 83-89.
- Басаргин Д.Д. Изменчивость карпологических признаков *Saussurea amurensis* (Asteraceae) / Д.Д. Басаргин // Бот. Журн. - 1989. - Т. 74. - № 4. - С. 493-497.
- Белоконь, М.М. Генетическое разнообразие кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel полуострова Камчатка/ М.М. Белоконь, Ю.С. Белоконь, В.П. Ветрова, Д.В. Политов // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири. Материалы 3-го Международного совещания. - Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева, 2011. - С. 13.
- Ветрова, В.П. Изменчивость семенных и кроющих чешуй шишек пихты сибирской / В.П. Ветрова // Лесоведение. - 1992. - № 2. - С. 67-71.
- Ветрова, В.П. Изменчивость количественных признаков семенных чешуй и шишек кедрового стланика / В.П. Ветрова, Ю.В. Савенкова // Лесоведение. - 2009. - № 1. - С. 42-51.
- Ветрова В.П., Савенкова Ю.В. К оценке изменчивости и дифференциации популяций кедрового стланика на

- Камчатке / В.П. Ветрова, Ю.В. Савенкова // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2010. – № 3. – С. 80-89.
- Дылис, Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока / Н.В. Дылис. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 209 с.
- Животовский, Л.А. Показатель внутривидового разнообразия / Л.А. Животовский // Журн. общ. биологии. – 1980. – Т. 41. – № 6. – С. 828-836.
- Животовский, Л.А. Популяционная биометрия / Л.А. Животовский. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
- Князева, С.Г. База данных по внутривидовой изменчивости хвойных растений Сибири / С.Г. Князева, Л.И. Милютин, Е.Н. Муратова, А.Я. Ларионова, Н.В. Орешкова // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. XXIV. – № 2. – С. 201-206.
- Кондратюк, В.И. Климат Камчатки / В.И. Кондратюк. – М.: МО Гидрометеоздата, 1974. – 204 с.
- Круклис, М.В. Лиственница Чекановского / М.В. Круклис, Л.И. Милютин. – М.: Наука, 1977. – 212 с.
- Нешатаева, В.Ю. Растительность полуострова Камчатка / В.Ю. Нешатаева – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 537 с.
- Политов, Д.В., Белоконов М.М., Белоконов Ю.С. Динамика аллозимной гетерозиготности в дальневосточных популяциях кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel: сравнение зародышей и материнских растений / Д.В. Политов, М.М. Белоконов, Ю.С. Белоконов // Генетика. – 2006. – Т. 42. – № 10. – С. 1348–1358.
- Политов, Д.В. Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии. / Д.В. Политов. – Автореф. дис...д-ра. биол. наук. – М., 2007. – 47 с.
- Путенихин, В.П. Лиственница Сукачева на Урал / В.П. Путенихин, Г.Г. Фарукшина, З.Х. Шигапов. – М., 2004. – 267 с.
- Путенихин, В.П. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье / В.П. Путенихин, З.Х. Шигапов, Г.Г. Фарукшина. – М., 2005. – 180 с.
- Ростова, Н.С. Корреляции: структура и изменчивость / Н.С. Ростова // Тр. С-Пб. Общ-ва естествоиспытателей. – 2002. – Т. 94. – Сер. 1. – 308 с.
- Татаринов, В.В. Сравнительный анализ фенотипической изменчивости популяций ели в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины / В.В. Татаринов // Ботанический журнал. – 1987. – Т. 72. – № 2. – С. 229-237.
- Randerson, P.F. Ordination / P.F. Randerson // Biological data analysis: A practical approach / Ed. J.G. Fry – Oxford, 1994. – P. 173–218.

Поступила в редакцию 24 ноября 2011 г.
Принята к печати 8 июня 2012 г.

УДК 576.356 : 582.475

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ В АНТРОПОГЕННО НАРУШЕННЫХ РАЙОНАХ Г. КРАСНОЯРСКА И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ

О.В. Горячкина, О.А. Сизых

ФГБУН Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50, стр. 28; e-mail: institute_forest@ksc.krasn.ru

Представлены результаты цитогенетического исследования 8 видов хвойных растений, произрастающих на территориях с повышенным уровнем техногенного загрязнения в г. Красноярске и его окрестностях. Установлены число хромосом и частота встречаемости патологий митотического деления, выявлены случаи геномных мутаций типа миксоплоидии. У растений, произрастающих в наиболее загрязненных районах г. Красноярска, наблюдается снижение митотической активности в меристеме хвои и высокая частота встречаемости нарушений митоза. Среди сибирских видов хвойных лиственница сибирская является наиболее подходящим тест-объектом для цитогенетического мониторинга окружающей среды.

Ключевые слова: хвойные растения, цитогенетические показатели, число хромосом, миксоплоидия, митоз, патологии митоза, микроядра

Results on cytogenetical studies of 8 conifer species in anthropogenous disturbed regions of Krasnoyarsk and its environs are presented. Chromosome numbers and frequency of mitosis pathologies were determined, occurrences of genome mutations (mixoploidy) were revealed. There were the decrease of mitotic activity in the needle meristem and the high frequency of mitotic irregularities in plants growing in most polluted districts of Krasnoyarsk. Siberian larch can be recommended as most suitable test object among Siberian conifers for cytogenetical monitoring of environment.

Key words: conifer trees, cytogenetical features, chromosome number, mixoploidy, mitosis, pathological mitosis, micronuclei

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы в связи с увеличением уровня антропогенной нагрузки особое значение приобретает цитогенетический мониторинг состояния экосистем, который позволяет оценивать состояние генетического аппарата растений и степень его повреждения в стрессовых условиях произрастания (Дмитриева, 2005). Цитогенетический мониторинг предусматривает оценку состояния хромосомного набора на отдельных стадиях митоза с целью выявления возможных аномалий, в первую очередь хромосомных aberrаций, возникающих спонтанно в природе или индуцированных различными мутагенными факторами. В качестве биоиндикаторов для такого рода наблюдений уже давно применяются многие виды покрытосеменных растений, исследование же голосеменных ограничено небольшим количеством видов. Имеющиеся в литературе данные по цитогенетике основных лесообразующих видов хвойных отрывочны и не отражают пределов изменчивости по цитогенетическим признакам, характерной для каждого вида в оптимальных и стрессовых условиях произрастания. В настоящее время происходит накопление данных о влиянии стрессовых факторов различной природы – интродукции, техногенного и радиационного загрязнения, экстремальных условий произрастания – на цитогенетические параметры хвойных растений

(Шафикова, 1999; Буторина и др., 2001; Седельникова, Пименов, 2007; Седельникова, 2008; Калашник, 2008; Мазурова, 2008; Егоркина, 2010).

В данной работе исследуется влияние техногенного загрязнения и интродукции на состояние митотического аппарата хвойных растений в окрестностях г. Красноярска – наиболее крупного промышленного центра юга Средней Сибири. Некоторые объекты ранее изучались с помощью кариологического метода (Владимирова, 2002; Квитко, Муратова, 2009; Муратова и др., 2009).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования служили представители местных лесообразующих видов хвойных, произрастающих в природных популяциях (пихта сибирская) и искусственных насаждениях с различным уровнем техногенного загрязнения – лиственница сибирская, ель сибирская, сосна обыкновенная (табл. 1). Кроме того, ряд цитогенетических параметров определялся у растений-интродуцентов, которые представлены в городских насаждениях (ель колючая) и в коллекции дендрария Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (лиственница Гмелина, ель аянская, ель черная). Материалом для исследования служили меристематические ткани проростков и молодой хвои.

Сбор хвои проводился в озеленительных посадках Красноярска. По данным Росгидромет, в городе отмечается высокий уровень загрязнения (Безуглая, 2009). Климатические условия определяют слабое рассеивание примесей и их накопление в атмосфере

ре. Среднегодовые концентрации бенз(а)пирена, диоксида азота, взвешенных веществ и формальдегида превышают ПДК.

Для сбора образцов были выбраны три контрастных по степени загрязненности участка, расположенные в Советском (микрорайон «Зеленая роща»), Центральном и Октябрьском (Академгородок) районах города. В микрорайоне «Зеленая роща» расположен Красноярский алюминиевый завод (КРАЗ), на котором получают металлический алюминий из глинозёма с помощью электролиза. При этом выделяется огромное количество вредных газов: окись углерода, токсичный фтористый водород, а также смолистые вещества, обладающие канцерогенным эффектом. В Центральном районе основным источником загрязнения являются выбросы автотранспорта, а Академгородок является наиболее «экологически чистым» районом Красноярска.

Пихта сибирская очень чувствительна к загрязнению воздуха и не используется для озеленения крупных промышленных населенных пунктов. Тем

не менее, данный вид является важным лесообразователем на территории юга Средней Сибири, поэтому исследование ее цитогенетических показателей было проведено на прилегающей к городу территории заповедника «Столбы», испытывающей воздействие аэротехногенных выбросов (Коловский, Бучельников, 2001). В качестве материала для исследований использовались семена, собранные в долине р. Б. Сынжул.

Для фиксации материала использовали уксусный алкоголь (3 части 96° этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты). В качестве красителя использовался 1 % ацетогематоксилин (время окрашивания 12-24 ч при комнатной температуре), перед окрашиванием материал выдерживали в 4 % растворе железоаммонийных квасцов в течение 10-15 мин. Цитологические исследования проводили на временных давленных препаратах с помощью микроскопов МБИ-6 и Микмед 6. Для микрофото съемки использовали цифровую камеру-окуляр DCM 130.

Таблица 1 - Характеристика районов сбора образцов хвой и семян для цитогенетического исследования

Вид	Район сбора образцов	Уровень загрязнения
Местные лесообразующие виды		
Пихта сибирская (<i>Abies sibirica</i> Ledeb.)	Заповедник «Столбы», долина р. Б. Сынжул	Средний
Лиственница сибирская (<i>Larix sibirica</i> Ledeb.)	Г. Красноярск, Октябрьский р-н Академгородок, дендрарий Института леса	Средний
	Г. Красноярск, Центральный р-н	Высокий
	Г. Красноярск, Советский р-н	Высокий
Ель сибирская (<i>Picea obovata</i> Ledeb.)	Емельяновский р-н Красноярского края э/х «Погорельский бор»	Низкий
	Г. Красноярск, Октябрьский р-н Академгородок, дендрарий Института леса	Средний
	Г. Красноярск, Центральный р-н	Высокий
Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	Г. Красноярск, Советский р-н	Высокий
	Г. Красноярск, Октябрьский р-н Академгородок, дендрарий Института леса	Средний
Виды - интродуценты		
Лиственница Гмелина (<i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Rupr.)	Г. Красноярск, Октябрьский р-н Академгородок, дендрарий Института леса	Средний
Ель колочая (<i>Picea pungens</i> Engelm.)	Г. Красноярск, Центральный р-н	Высокий
Ель аянская (<i>Picea ajanensis</i> Fisch. ex Carr.)	Емельяновский р-н Красноярского края э/х «Погорельский бор»	Низкий
Ель черная (<i>Picea mariana</i> B.S.P.)	Емельяновский р-н Красноярского края э/х «Погорельский бор»	Низкий

Было исследовано не менее 30 проростков или хвоинок для каждого образца. Изучали следующие цитогенетические показатели: число хромосом, частоту встречаемости и типы нарушений митоза на стадии метафазы и ана-телофазы (в % от общего

числа делящихся клеток на каждой стадии); частоту встречаемости клеток с микроядрами на стадии интерфазы (в %, на каждом препарате просматривали 1000 клеток) и количество микроядер в клетке. Статистическая обработка полученных данных

проводилась по стандартным методикам (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изученные виды хвойных являются диплоидами с основным числом хромосом $x=12$ (сводка: Муратова, Круклис, 1988). Некоторые деревья ели сибирской содержат в кариотипе добавочные хромосомы. Из семи растений, изученных в Академгородке г. Красноярск, у двух была обнаружена одна В-хромосома ($2n=24+1B$), у одного – две ($2n=24+2B$). Дерево с двумя добавочными хромосомами было выявлено также в э/х «Погорельский бор». Интересно, что в семенном потомстве этого дерева были обнаружены проростки с кариотипом $2n=24+3B$. Предполагается, что В-хромосомы имеют тенденцию накапливаться в последующих поколениях (Круклис, 1982). Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о более высокой частоте встречаемости добавочных хромосом в кариотипе ели сибирской из городских насаждений по сравнению с природными популяциями (Владимирова, 2002). У интродуцентов добавочные хромосомы найдены не были, хотя известны случаи их обнаружения в кариотипе ели аянской и ели колючей (сводка: Муратова, 2011).

У некоторых объектов были отмечены случаи миксоплоидии – присутствие единичных клеток разного уровня плоидности. В целом нужно отметить, что в меристематической ткани кончиков корешков миксоплоидия наблюдалась значительно чаще, чем в хвое. Полиплоидные клетки ($2n=48$) в меристемах проростков ели аянской и ели черной наблюдались с частотой 1,1 и 0,9 % соответственно. В хвое ели сибирской из Академгородка и микрорайона «Зеленая Роша» частота их встречаемости составила 0,15 и 0,19 %.

Миксоплоидию часто связывают с адаптацией растений к условиям произрастания, особенно при воздействии неблагоприятных факторов среды (Кунах, 1995). Так, одним из последствий клеточной полиплоидизации является увеличение уровня клеточного метаболизма. В то же время анеуплоидные клетки, образующиеся в результате нарушения митотического деления, отличаются по генетическому составу, а значит, и по свойствам, от исходных родительских. Такие клетки, как правило, не проходят через митоз и быстро погибают. Увеличение частоты встречаемости анеуплоидных клеток служит показателем слабой работы системы элиминации митотических аномалий и геномной нестабильности. Анеуплоидные клетки, содержащие 23 и 25 хромосом, единично были отмечены в меристеме проростков ели черной и пихты сибирской.

Митотические деления в большинстве клеток меристем проростков и хвои проходили нормально с правильной ориентацией хромосом в метафазе и последующим расхождением их к полюсам. При анализе образцов из городских насаждений обращает на себя внимание резкое различие числа делящихся клеток, находящихся на разных стадиях

митоза (мета-, ана-, телофаза), в меристемах хвои из районов с повышенным уровнем загрязнения и более «экологически чистом» Академгородке. Так, во всех образцах хвои из Академгородка клетки меристемы активно делились. Среднее количество делящихся клеток на препарате составляло $125,19 \pm 9,24$ у лиственницы сибирской, $123,56 \pm 9,49$ у сосны обыкновенной и $182,96 \pm 19,48$ у ели сибирской. В более загрязненных районах наблюдалось явное снижение митотической активности. В образцах из Центрального района среднее количество делящихся клеток составляло $59,00 \pm 5,55$ у ели сибирской и $52,89 \pm 5,42$ у лиственницы сибирской; в образцах из Советского района – $25,65 \pm 2,73$ и $67,22 \pm 4,20$ соответственно. Различия между образцами статистически достоверны ($p < 0,001$). У сосны обыкновенной и лиственницы Гмелина из Академгородка значение данного показателя также были довольно высокими – $123,56 \pm 9,49$ и $120,40 \pm 7,13$ клеток соответственно.

В задачи исследования не входил расчет митотического индекса, поскольку для растений характерны колебания уровня митотической активности в течение суток – циркадные ритмы (Гриф, Мачс, 1994), определение которых требует проведения отдельного анализа. Тем не менее, мы считаем возможным предположить, что высокий уровень техногенного загрязнения вызывает депрессию митотической активности у хвойных растений в городских насаждениях.

Патологии митоза в клетках меристемы хвои и проростков регистрировались на стадии метафазы и ана-телофаза. В метафазе наблюдались одиночные хромосомы, не включенные в метафазную пластинку (выбросы), хаотическое расположение хромосом на экваторе клетки, преждевременное расхождение одиночных хромосом к полюсам. В ана-телофазе спектр нарушений был значительно шире, условно их можно разделить на следующие группы: мосты, аномалии отдельных хромосом и неправильное расхождение хромосом (хаотическое, неравномерное, многополюсное). Некоторые аномалии представлены на рисунке 1.

У большинства образцов наиболее распространенной патологией являлись мосты, доля которых в общем спектре нарушений составляла от 27,3 до 91,5 % у разных видов. В результате исследований были выявлены различные типы мостов: одиночные, парные (параллельные и перекрещенные), множественные и разорванные (рис. 1, а, б). Образование их может быть связано с наличием в кариотипе дицентрической хромосомы или со слипанием теломерных участков хромосом, однако точно установить причину аномалии не всегда представляется возможным.

В некоторых клетках наряду с мостами наблюдались хромосомные фрагменты, отстаивания и выбросы, которые можно рассматривать как показатели «свежей» хромосомной перестройки. Известно, что в ряде случаев дицентрические хромосомы проходят через митоз в результате цикла «разрыв – слияние – мост» и сохраняются в течение несколь-

ких клеточных поколений (Зосимович, Кунах, 1975). Фрагменты при этом не включаются в формирующиеся дочерние ядра и лизируются ферментами или остаются в цитоплазме клетки в виде микроядер (рис. 1, з). Таким образом, уже во втором после перестройки митозе будут наблюдаться только мосты.

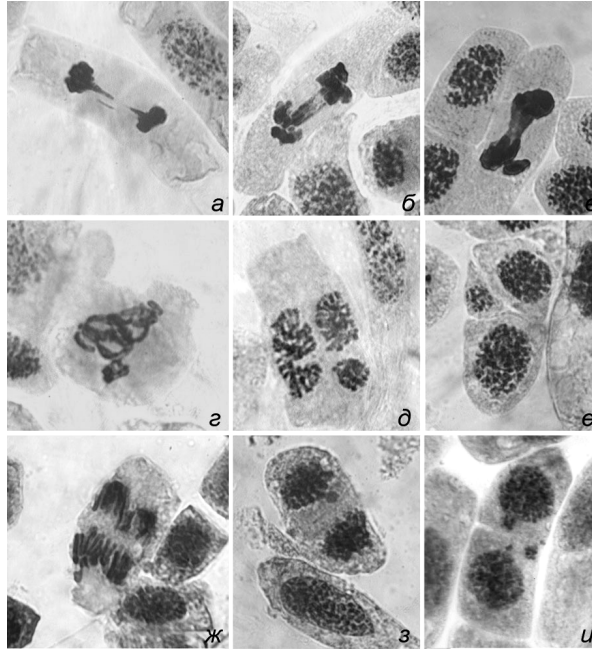


Рисунок 1 - Цитогенетические аномалии в клетках меристемы хвой разных видов хвойных: а, б – мосты на стадии анафазы; в, г – агглютинация хромосом; д, е – трехполюсный митоз и образование анеуплоидных клеток; ж – четырехполюсный митоз; з – остаточное ядрышко в телофазе митоза; и - остатки моста и микроядро в поздней телофазе митоза

Также часто отмечались аномалии, связанные с расхождением одиночных хромосом - отставания, забегания и выбросы. Вероятно, они обусловлены повреждением центромерного участка хромосомы. Отстающие и забегающие хромосомы, как правило, включаются в формирующиеся дочерние ядра на

стадии телофазы, однако в некоторых случаях происходит их обособление в микроядра. Неправильное расхождение всех хромосом в анафазе может происходить в результате нарушения функции сократительных белков веретена деления (Алов, 1972). Хаотическое, неравномерное и многополюсное расхождение хромосом могут привести к неправильному распределению генетического материала между дочерними ядрами, в результате которого образуются анеуплоидные клетки (рис. 1, д, е).

Частота встречаемости аномалий каждого типа на стадии ана-телофазы представлена на рисунке 2. Соотношение типов нарушений в образцах одного вида, произрастающих в условиях разного уровня техногенной нагрузки, сохранялось и у ели сибирской, и у лиственницы сибирской, хотя суммарная частота встречаемости аномальных ана-телофаз варьировала (табл. 2). Кроме того, сходен спектр нарушений у близкородственных видов – лиственниц Гмелина и сибирской, елей сибирской и колючей. Вероятно, спектр нарушений в большей мере обусловлен особенностями генотипа каждого рода. Крайне редко наблюдались клетки с фрагментацией и агглютинацией хромосом в митозе, их количество в разных образцах варьировало от 0,09 до 0,22 % от общего числа изученных клеток.

Фрагментация хромосом является признаком разрушения их структуры, связанного с лизированием ферментами молекул ДНК и служит показателем нестабильности генома (Stevens et al., 2007). У ели колючей в 0,1 % клеток были обнаружены остаточные ядрышки на разных стадиях митоза (рис. 1, з). Они образуются в результате ослабления конденсации хроматина на разных стадиях митоза и пуфинга рибосомных генов, что приводит к синтезу белков, обеспечивающих существование клетки в стрессовых условиях. Такие нарушения были обнаружены у лиственницы сибирской, произрастающей в зоне влияния аэрозольных эмиссий металлургических предприятий окрестностей г. Норильска (Седельникова, Пименов, 2007).

Средняя частота встречаемости патологических митозов свидетельствует о том, что исследуемые

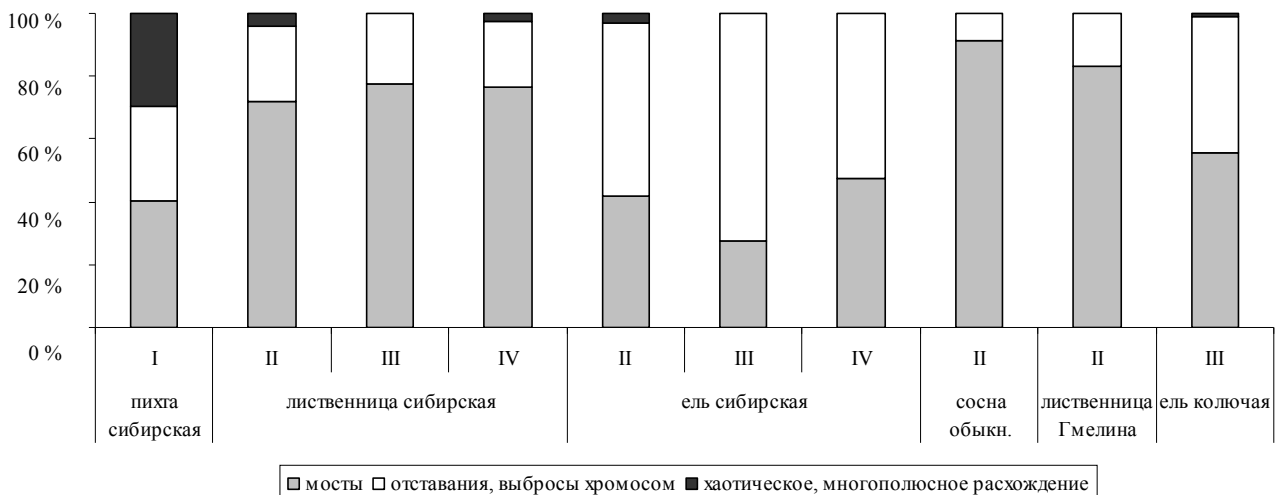


Рисунок 2 - Спектр нарушений митоза на стадии ана-телофазы. Районы сбора образцов: I – заповедник «Столбы», II – Академгородок, III – Центральный район, IV – Советский район

виды хвойных проявляют различную цитогенетическую реакцию на воздействие фактора техногенного загрязнения (табл. 2). У лиственницы сибирской из Академгородка и Центрального района средняя частота встречаемости патологических митозов практически совпадает, в то время как образцы из Советского района характеризуются достоверно более высокими значениями данного показателя ($p < 0,05$). У ели сибирской, напротив, близкая частота нарушений у образцов из Академгородка и Советского района, в Центральном районе уровень патологических митозов несколько ниже, однако различия между образцами статистически недостоверны. Цитогенетические показатели видов-интродуцентов и родственных им местных видов близки как по частоте встречаемости аномалий, так и по их спектру (рис. 2, табл. 2). Более высокую частоту встречаемости нарушений у ели из Академгородка по сравнению с лиственницами сибирской

и Гмелина, вероятно, можно объяснить расположением деревьев - исследованные деревья ели произрастают значительно ближе к автомобильной парковке. У сосны обыкновенной зарегистрирована довольно высокая частота встречаемости нарушений, поскольку этот вид чувствителен к загрязнению воздуха и практически не используется для городского озеленения. Сходные значения цитогенетических показателей обнаружены у данного вида в условиях сильного техногенного загрязнения на Южном Урале (Калашник, 2008). Цитогенетические показатели у семенного потомства пихты сибирской из заповедника «Столбы» находятся в пределах нормы (частота встречаемости нарушений $2,99 \pm 0,55$ %), однако присутствие клеток с микроядрами (0,050 %) может свидетельствовать об ослаблении системы репарации нарушений митоза и снижении геномной стабильности.

Таблица 2 - Цитогенетические показатели клеток меристемы хвои у пяти видов хвойных растений из озеленительных насаждений г. Красноярска

Вид	Происхождение	Частота встречаемости нарушений митоза, %			Частота встречаемости клеток с микроядрами, %
		на стадии метафазы	на стадии ана-телофазы	все стадии	
Лиственница сибирская	Академгородок	0,64±0,21	4,26±0,87	3,07±0,56	-
	Центральный р-н	1,38±0,55	2,58±0,55	2,92±0,41	-
	Советский р-н	3,29±0,77	9,62±0,86	8,45±0,79	0,016
Ель сибирская	Академгородок	3,47±0,47	4,89±0,54	4,10±0,35	0,020
	Центральный р-н	3,79±0,66	3,80±0,47	3,67±0,38	-
	Советский р-н	3,49±1,18	3,85±0,77	4,04±0,72	-
Сосна обыкновенная	Академгородок	1,61±0,50	7,94±1,17	4,74±0,53	0,004
Лиственница Гмелина	Академгородок	1,72±0,46	3,94±0,57	2,92±0,38	-
Ель колючая	Центральный р-н	0,69±0,25	5,81±0,79	3,27±0,43	0,004

Большинство нарушений, возникающих в ходе митоза, элиминируется с помощью систем репарации. Клетки, содержащие структурные аномалии хромосом, такие как фрагментация, агглютинация, кольцевые структуры, как правило, быстро погибают и не участвуют в развитии организма. Однако при значительном воздействии на организм стрессовых факторов, таких как изменение условий произрастания и техногенное загрязнение, может происходить накопление нерепарированных нарушений, которые дестабилизируют работу митотического аппарата. Одним из механизмов, обеспечивающих перевод накопившихся в течение некоторого времени латентных повреждений генома в морфологически идентифицируемые клеточные формы, является механизм постмитотической микронуклеации (Ильинских и др., 1988). Наличие в клетках микроядер является результатом длительного воздействия на растение генотоксических факторов различной природы и отражает степень нарушения экологической обстановки на территории его произрастания.

Клетки с микроядрами на стадии интерфазы были выявлены только у некоторых образцов, с очень низкой частотой встречаемости (табл. 2). Они

представляли собой небольшие по размеру, хорошо оформленные округлые образования ядерного материала, расположенные в цитоплазме клетки на некотором удалении от основного ядра. В целом клетки с микроядрами были отмечены только у образцов с высокой частотой нарушений в ана-телофазе митоза (табл. 2). Известно, что микроядра могут быть образованы ацентрическими фрагментами, возникшими в результате структурных нарушений хромосом, или целой хромосомой при повреждении веретена деления (Schmid, 1975). Поскольку в наших образцах размер микроядер составлял от 14,7 до 23,5 % диаметра основного ядра клетки, можно предположить, что более вероятным механизмом их формирования у хвойных является обособление отстающих или выброшенных хромосом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что у всех изученных видов митотические деления в большинстве клеток меристемы проростков и хвои проходили нормально с правильной ориентацией хромосом в метафазе и последующим расхождением их к полю-

сам. Наиболее очевидная цитогенетическая реакция на фактор техногенного загрязнения в условиях г. Красноярска выявлена у лиственницы сибирской – образцы данного вида из Советского района характеризовались снижением митотической активности, повышенной частотой патологий митоза и появлением клеток с микроядрами. Виды-интродуценты лиственница Гмелина и ель колючая, вероятно, успешно приспособились к новым условиям произрастания и проявляют высокую степень устойчивости к техногенному загрязнению.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Алов, И.А. Цитофизиология и патология митоза / И.А. Алов. – М.: Медицина, 1972. – 264 с.
- Безуглая, Э.Ю. (ред.). Ежегодник. Состояние загрязнения атмосферы в городах на территории России за 2008 год. / Э.Ю. Безуглая. – Санкт-Петербург: ГУ ГГО Росгидромета, 2009. – 221 с.
- Буторина, А.К. Цитогенетическая изменчивость в популяциях сосны обыкновенной / А.К. Буторина, В.Н. Калаев, А.Н. Миронов, В.А. Смородинова, И.Э. Мазурова, С.А. Дорошев, Е.В. Сенькевич // Экология. – 2001. – № 3 – С. 216-220.
- Владимирова, О.С. Кариологические особенности ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. из разных мест произрастания / О.С. Владимирова // Цитология. – Т. 44, № 7. – 2002. – С. 712-718.
- Гриф, В.Г. Ритмы митотической активности и клеточные циклы в меристемах растений / В.Г. Гриф, Э.М. Мачс // Цитология. – 1994. – Т. 36, № 11. – С. 1069-1085.
- Дмитриева, С.А. Методология биотестирования состояния окружающей среды на основе цитогенетических исследований / С. А. Дмитриева // Тез. V междунар. совещ. по кариологии, кариосистематике и молекулярной систематике растений. – СПб, 2005 – С. 31-32.
- Егоркина, Г.И. Цитогенетические параметры сосны обыкновенной в Алтайском крае / Г.И. Егоркина // Лесоведение. – 2010. – № 6. – С. 39-45.
- Ильинских, Н.Н. Использование микроядерного теста в скрининге и мониторинге мутагенов / Н.Н. Ильинских, И.Н. Ильинских, В.Н. Некрасов // Цитология и генетика. – 1988. – Т. 22, № 1. – С. 67-72.
- Зосимович, В.П. Уровень, типы и происхождение аберраций хромосом в культуре изолированных тканей растений / В.П. Зосимович, В.А. Кунах // Генетика. – 1975. – Т. 11, № 6. – С. 37-46.
- Калашник, Н.А. Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные насаждения / Н.А. Калашник // Экология. – 2008. – №4. – С. 276-286.
- Квитко, О.В. Кариологическая характеристика пихты сибирской в Средней Сибири / О.В. Квитко, Е.Н. Муратова // Цитология. – 2010. – Т. 52, № 2. – С. 161-167.
- Коловский, Р.А. Биоиндикация в заповеднике «Столбы»: оценка и прогноз / Р.А. Коловский, М.А. Бучельников // Тр. / Государственный зап-к "Столбы". – Красноярск, 2001. – Вып. 17. – С. 226-244.
- Круклис, М. В. Мейотическое поведение и характер наследования В-хромосом ели сибирской / М.В. Круклис // IV-ый съезд ВОГИС им. Н. И. Вавилова: Тез. докл. – Кишинев: Штиинца, 1982. – Ч. 2. – С. 247-248.
- Кунах, В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 2. Изменчивость в природе / В.А. Кунах // Биополимеры и клетка. – 1995. – Т. 11, № 6. – С. 5-40.
- Лакин, Г.Ф. Биометрия: Учебное пособие. / Г.Ф. Лакин – 3-е изд. – М.: Высшая школа, 1990. – 293 с.
- Мазурова, И.Э. Цитогенетика лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в условиях интродукции и антропогенного стресса. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16., 03.00.15. – Воронеж, 2008. – 23 с.
- Муратова, Е.Н. Хромосомные числа голосеменных растений / Е.Н. Муратова, М.В. Круклис. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1988. – 117 с.
- Муратова, Е.Н. Цитологическое изучение лиственницы сибирской в антропогенно нарушенных районах г. Красноярска и его окрестностей / Е.Н. Муратова, Т.В. Карпюк, О.С. Владимирова, О.А. Сизых, О.В. Квитко // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: Изд-во Института проблем освоения Севера СО РАН. – 2008. – №9. – С. 99-108.
- Муратова, Е.Н. Хромосомные числа голосеменных растений: *Pinaceae* (*Picea-Pinus*) / Е.Н. Муратова // Бот. журн. – 2011. – № 10. – С. 1389-1404.
- Седельникова, Т.С. Хромосомные мутации у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на Таймыре / Т.С. Седельникова, А.В. Пименов // Изв. РАН. Сер. биол. – 2007. – № 2. – С. 244-247.
- Седельникова, Т.С. Дифференциация болотных и суходольных популяций видов семейства *Pinaceae* Lindl. (репродуктивные и кариотипические особенности). Автореф. дис. ... докт. биол. наук : 03.00.05 / Т.С. Седельникова – Красноярск, 2008. – 34 с.
- Шафилова, Л.М. Цитогенетические особенности сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Л.М. Шафилова. – Красноярск, 1999. – 20 с.
- Heddle, J.A. The DNA content of micronuclei induced in mouse bone marrow by Y-irradiation: evidence that micronuclei arise from acentric chromosomal fragments / J.A. Heddle, A.V. Carrano // Mutat. Res. – 1977. – V. 44, N 1. – P. 63-69.
- Schmid, W. The micronucleus test / W. Schmid // Mutat. Res. – 1975. – V. 31, N 1. – P. 9-15.
- Stevens, J.B. Mitotic cell death by chromosome fragmentation / J.B. Stevens, G. Liu, S.W. Bremer, K.J. Ye, W. Xu, J. Xu, Y. Sun, G.S. Wu, S. Savasan, S.A. Krawetz, C.J. Ye, H.H.Q. Heng // Cancer Research. – 2007. – V. 67. – P. 7686-7694.

Поступила в редакцию 14 декабря 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.

КАТЕГЕНСКИЙ КЕДРАЧ – ПАМЯТНИК ПРИРОДЫ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЛЕСНОЙ РЕЗЕРВАТ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

В.С. Грек, А.А. Нечаев, В.А. Морин

Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства (ДальНИИЛХ),
680020 Хабаровск, ул. Волочаевская, 71; e-mail: dvniilh@gmail.com

Приведены результаты инвентаризации Категенского кедрча – регионального памятника природы на северной границе ареала кедрово-широколиственных лесов, имеющего ботаническое, селекционное и генетическое значение. В коренном кедровом лесу на площади 57 га флористическое разнообразие включает 21 вид деревьев, 23 вида кустарников и лиан, 77 видов травянистых растений. Древостой *Pinus koraiensis* на площади 9,45 га представляет собой ценный семенной участок. На постоянной пробной площади (1 га) имеются два плюсовых дерева *Pinus koraiensis* высотой 34 м и 36 м. В заключении даны рекомендации по назначению и использованию Категенского кедрча.

Ключевые слова: *Pinus koraiensis*, памятник природы, кедрово-широколиственные леса, Хабаровский край

The inventory results of Kategenskiy *Pinus koraiensis* stand – a regional nature sanctuary on northern border of area of Korean pine-broadleaved forests having botanical, selective and genetic value. In native forest stand with Korean pine on the area of 57 ha floristic species diversity includes: 21 species of trees, 23 species of shrubs and lianes, 77 species of herbs. Pure forest stand of Korean pine on the area of 9,45 ha represents a valuable seed site. On the constant trial area (1 ha) there are two “plus” trees of *Pinus koraiensis* 34 m high and 36 m high. In the conclusion authors give recommendations about mission and usage of Kategenskiy *Pinus koraiensis* stand.

Key words: *Pinus koraiensis*, nature sanctuary, pine-broadleaved forests, Khabarovskiy territory

ВВЕДЕНИЕ

Категенский кедрч или роща кедра корейского – выдающийся ботанический (лесной) памятник природы краевого значения в Хабаровском крае. Он представляет один из немногих оставшийся ненарушенным коренной кедровник на северной границе ареала кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока. Категенский кедрч расположен на юго-западном крутосклоне горы Категен, входящей в систему низкогорных отрогов Куканского хребта на его восточном макросклоне. По административному делению кедрч находится в левобережной части Хабаровского района в 37 км на север от п. Победа. Участок леса входит в состав лесного фонда Уликанского лесничества (кварталы 123–124 в Бираканском участковом лесничестве) и находится в левобережной части среднего течения р. Левый Биракан (бассейн реки Кур). Категенский кедрч занимает площадь 57 га на крутом выпуклом склоне крутизной от 3-4° в вершинной части склона, 18° в его средней части, до 45° – в нижней части склона, с абсолютными отметками по высоте от 180 м до 390 м. Микрорельеф на территории кедрча характеризуется микрозападинами от вывалившихся деревьев, буграми 0,5-0,6 м, микротеррасами 4х2 м и воронками до 10 м диаметром и глубиной до 5 м. Нижняя часть склона рассечена промоиной шириной до 10 м, глубиной 3-4 м. В некоторых местах на поверхности склона расположены камни диаметром от 0,5 м и больше. Почвы бурые лесные на делювии глинистых и песчаных сланцев, маломощные, щебнистые. Недалеко от подножья склона протекает река Левый Биракан,

дренирующая этот склон.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В 1950-х годах все доступные для тракторной трелевки кедровники в округе были вырублены. На сохранившейся от вырубки части крутосклона в 1955 году на площади 9,45 га был выделен лесосеменной участок кедра корейского или сосны корейской (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.). В 1971 году при лесоустройстве в кедрче была заложена пробная площадь (1,0 га) со сплошным перечетом деревьев всех пород по диаметру и высоте и селекционной оценкой деревьев кедра. При перечете все кедровые деревья разделены на три категории: плюсовые, нормальные и минусовые. В пределах пробной площади по результатам селекционной оценки в 1983 году были выделены и отмечены белой краской два плюсовых дерева: № 11 и № 12. Кроме того, при инвентаризации на всех деревьях кедра в пределах пробной площади были видны следы от кернов. Здесь в 1972-75 годах проводил дендрохронологические исследования научный сотрудник ДальНИИЛХ Д.С. Малоквасов. В урожайные годы в этом кедровнике производились раньше и производятся сейчас массовые заготовки кедровых шишек. Здесь же на участке у подножья склона осуществляется шелушение шишек и сортировка кедровых орешков с помощью стационарной шишкодробилки, сооруженной из подручных материалов. В 1979 году Категенский кедрч (роща кедра корейского) решением Хабаровского крайисполкома утвержден в качестве памятника природы

краевого значения. В 2000 году сотрудниками ДальНИИЛХ впервые была проведена инвентаризация Категенского кедрача в качестве особо охраняемой природной территории краевого значения – ботанического памятника природы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе инвентаризации было изучено видовое разнообразие сосудистых растений, дана таксационная характеристика древостоя и других ярусов растительности, обновлена селекционная оценка плюсовых деревьев. На всей площади кедрача видовое разнообразие сосудистых растений представлено наличием 21 вида деревьев, 23 видов кустарников и лиан, 77 видов травянистых растений. Насаждение смешанное, одноярусное, состав древостоя в целом характеризуется формулой 6К2Лп2Д ед. Еа, П, Я, Бж, Км, Бх, Иг; где К – кедр корейский, Лп – липа амурская (*Tilia amurensis*), Д – дуб монгольский (*Quercus mongolica*), Еа – ель аянская (*Picea ajanensis*), П – пихта почкочешуйная или п. белокорая (*Abies nephrolepis*), Я – ясень маньчжурский (*Fraxinus mandshurica*), Бж – береза ребристая или б. желтая (*Betula costata*), Км – клен мелколистный (*Acer mono*), Бх – бархат амурский (*Phellodendron amurense*), Иг – ильм лопастный или и. горный (*Ulmus laciniata*). В центральной части кедровника формула состава достигает значения до 10К. На границах кедровника из деревьев встречаются: лиственница даурская (*Larix gmelinii*), ель сибирская (*Picea obovata*), ильм японский или и. долинный (*Ulmus japonica*), тополь душистый (*Populus suaveolens*), чозения толочнянколистная или корейка земляничниколистная (*Chosenia arbutifolia*) и другие виды. Тип леса – К-VI (кленово-лещинный кедровник с липой и дубом). На момент обследования в 2000 г. древостой имел следующие характеристики: одноярусный, средний возраст 180 лет, бонитет III, полнота 0.8, запас 350 м³/га, средняя высота 25 м, средний диаметр 36 см. Подрост: благонадежный, состав 2К1Еа4П3Лп ед. Км, Бх, Бж; возраст 20 лет, высота 2,0 м, густота 9000 шт./га, распределение подроста по площади равномерное.

Кустарниковый ярус или подлесок средней густоты и неравномерно-группового распределения. Степень проективного покрытия подлеска меняется от 10 % (в густых участках древостоя) до 80-90 % (в окнах), в среднем – 30 %. В подлеске преобладают следующие виды кустарников и лиан: лещина маньчжурская (*Corylus mandshurica*), клен укурунду или к. желтый (*Acer ukurunduense*), чубушник тонколистный (*Philadelphus tenuifolius*), смородина бледноцветковая (*Ribes pallidiflorum*), дейция амурская (*Deutzia amurensis*), таволга уссурийская (*Spiraea ussuriensis*), т. извилистая (*S. flexuosa*), т. березолистная (*S. betulifolia*), жимолость Максимовича (*Lonicera maximowiczii*), ж. золотистоцветковая (*L. chrysantha*), элеутерококк колючий (*Eleutherococcus senticosus*), шиповник иглистый (*Rosa acicularis*), бересклет большекрылый (*Euonymus macroptera*), б.

малоцветковый (*E. pauciflora*), актинидия коломикта (*Actinidia kolomikta*), виноград амурский (*Vitis amurensis*), лимонник китайский (*Schisandra chinensis*). В числе кустарников дейция амурская – редкий вид кедрово-широколиственных лесов.

Напочвенный покров густой – степень проективного покрытия в среднем 50-60 %, а местами в окнах и у подножья – до 80-90 %. В богатом по видовому составу травянистом ярусе доминируют следующие виды: диплазиум сибирский (*Diplazium sibiricum*), щитовник амурский (*Leptorumohra amurensis*), василистник нитчатый (*Thalictrum filamentosum*), вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*), лабазник дланевидный (*Filipendula palmata*), подмаренник даурский (*Galium davuricum*), бахромчатолепестник лучистый (*Fimbripetalum radians*), мерингия бокоцветная (*Moehringia lateriflora*), лесной мак весенний (*Hylomecon vernalis*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*). Рассеянно и единично встречаются: щитовник толстокорневищный (*Dryopteris crassirhizoma*), недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere*), ветровочник дальневосточный (*Anemonoides extremiorientalis*), шлемник уссурийский (*Scutellaria ussuriensis*), фиалка Селькирка (*Viola selkirkii*), сердечник белый (*Cardamine leucantha*), какалия копьевидная (*Cacalia hastata*), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), осока уссурийская (*Carex ussuriensis*), о. красовлас (*C. callitrichos*), о. бледная (*C. pallida*), о. ланцетная (*C. lanceolata*), о. кривоносая (*C. campylorhina*), волжанка двудомная (*Arunca dioicus*), смилацина даурская (*Smilacina davurica*), колокольчик точечный (*Campanula punctata*), седмичник европейский (*Trientalis europaea*), перловник поникающий (*Melica nutans*), чина низкая (*Lathyrus humilis*). Очень редко встречаются следующие виды: борец теневой (*Aconitum umbrosum*), овсяница дальневосточная (*Festuca extremiorientalis*), майник средний (*Maianthemum intermedium*), вороний глаз шестилистный (*Paris hexaphylla*), многоножка сибирская (*Polypodium sibiricum*), астильбе китайская (*Astilbe chinensis*), страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*), лунокучник густосорусовый (*Lunathyrium pycnosorum*), ломонос бурый (*Clematis fusca*), фрима азиатская (*Phryma asiatica*) и другие виды растений зоны кедрово-широколиственных лесов. В их числе – диоскорея ниппонская (*Dioscorea nipponica*), включенная в «Красную книгу Хабаровского края» (2008).

По материалам инвентаризации 2000 года плюсовые деревья имели следующие характеристики: № 11 – кедр корейский, возраст 156 лет, высота 34 м, диаметр ствола 61 см, диаметр кроны 6,5 м, протяженность кроны 19 м; № 12 – кедр корейский, возраст 137 лет, высота 36 м, диаметр ствола 64 см, диаметр кроны 5,5 м, протяженность кроны 24 м.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Категенский кедрач в качестве особо охра-

няемой природной территории – ботанического памятника природы возлагается выполнение следующих основных задач:

- природоохранных (сохранение типологической структуры кедровых лесов, сохранение видового разнообразия растений, сохранение защитных и водорегулирующих функций леса);
- лесохозяйственных (сохранение генетического резервата семян кедра корейского и других ценных пород);
- научных (изучение динамики и продуктивности лесных ценозов, мониторинг лесных экосистем);
- эколого-просветительских (демонстрация видового разнообразия кедрово-широколиственных лесов, проведение познавательных экскурсий);
- рекреационных (контролируемый сбор дикоросов).

На территории памятника природы запрещается любая деятельность, не связанная с выполнением основных задач и угрожающая сохранности природного объекта:

- рубки главного пользования;
- самовольные рубки (включая заготовку новогодних елок);
- разведение костров, поджигание травы;
- нарушение почвенного покрова;
- бесконтрольное посещение объекта;
- заготовка растительного сырья;
- засорение территории мусором, хламом, нефте-

продуктами, бытовыми и промышленными отходами;

- проезд и стоянка транспорта, кроме транспорта лесничества;
- отчуждение территории под непрофильное пользование.

На территории памятника природы допускаются:

- рубки промежуточного пользования, в т.ч. санитарные рубки, обрезка сучьев, уборка сухостоя, уборка валежа в соответствии с действующим лесным законодательством и проектами лесоустройства;
- вырубка отдельных деревьев сопутствующих пород, затеняющих подрост и молодые деревья кедра корейского;
- посадка культур кедра корейского под пологом;
- производство минерализованных полос в качестве защиты от лесных пожаров, другие противопожарные работы;
- сбор дикоросов по разрешению органов лесного хозяйства;
- проведение организованных полевых экскурсий, занятий с разрешения органов лесного хозяйства;
- проведение научно-исследовательских работ по природоохранной тематике и мониторингу по согласованию с органами лесного хозяйства;
- сбор семян кедра для лесохозяйственных и научных целей.

Поступила в редакцию 20 ноября 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.

УДК 632.4+ 630.228.7:630.232.32

ЗАБОЛЕВАНИЯ *PINUS SYLVESTRIS* L. И *PINUS SIBIRICA* DU TOUR В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ И ЛЕСНЫХ ПИТОМНИКАХ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ И ХАКАСИИ

И.Д. Гродницкая, Г.В. Кузнецова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50/28; e-mail: igrod@ksc.krasn.ru

В географических культурах кедра сибирского и корейского (*Pinus sibirica* Du Tour и *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) у разных климатипов выявлено заболевание серое шютте сосны, возбудителем которого является гриб *Hypodermella sulcigena* Tubeuf. Наилучшая сохранность и устойчивость к серому шютте отмечена у интродуцентов кедра корейского – 59 %, наименьшая – у сибирского (кемеровский климатип) – 2 %. В лесных питомниках Красноярского края и Хакасии обнаружены инфекционные болезни сеянцев хвойных, вызываемые фитопатогенными микромицетами. Грибы рода *Fusarium* играют ведущую роль в полегании всходов и поражении корневой системы и стволиков молодых сеянцев. Поражение ассимиляционного аппарата сеянцев вызывают грибы *Alternaria* и *Cladosporium*. Основными заболеваниями 2-3-летних сеянцев в лесных питомниках являются шютте сосны и кедра (вызываемое комплексом грибов *Lophodermium pinastri* Chev.), а также, поражение хвои сосны - возбудитель *Cyclaneusma minus* (Butin) Di Cosmo, Peredo & Minter.

Ключевые слова: географические культуры, климатипы, кедр сибирский, кедр корейский, лесные питомники, инфекционные болезни, сеянцы хвойных, фитопатогенные грибы, почвенные микромицеты

The diseases of grey pine-leaf cast (causing agent - *Hypodermella sulcigena* Tubeuf.) were found in the provenance trial of the different climatypes of *Pinus sibirica* Du Tour and *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.. The introduced species of *Pinus koraiensis* demonstrated the best safety and stability to gray pine-leaf cast (59%) while those of *Pinus sibirica* (Kemerovo climatype) - the lowest safety and stability to this disease (2 %). Infectious diseases of conifer seedlings caused by phytopathogenic micromycetes were revealed in forest nurseries of Krasnoyarsk region and Khakasia. Fungi from *Fusarium* genus play a key role in the lodging of seedlings and damage roots and trunks of young seedlings. The diseases of conifer seedling assimilation apparatus caused by fungi *Alternaria* and *Cladosporium*. Pine-leaf cast (causing by *Lophodermium pinastri* complex) as well as shrinkage of pine seedling needles being caused by *Cyclaneusma minus* are main diseases of 2-3-year-old seedlings in forest nurseries.

Key words: provenance trial, climatype, *Pinus sibirica*, *Pinus koraiensis*, phytopathogen, forest nurseries, infectious diseases, conifer seedlings, plant pathogenic fungi, soil-microscopic fungi

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время для лесного хозяйства ранняя диагностика болезней и мониторинг состояния почвы, ризосферы и филлосферы хвойных в искусственных фитоценозах (лесопитомниках, географических культурах) приобретает огромную практическую значимость. Инфекционные заболевания хвойных в лесных экосистемах Сибири, вызываемые фитопатогенными микроорганизмами, имеют важное диагностическое значение не только с точки зрения их этиологии, но и для предупреждения широкого распространения инфекций и эффективной борьбы с ними на ранних стадиях. Большинство популяций фитопатогенов, проявляющих паразитические свойства, имеет широкую специализацию в отношении видов хвойных. Существенная роль в патогенезе растений отводится фитопатогенным микромицетам.

Характерной особенностью лесных питомников является концентрация на единице площади большого количества (до 1,5-2 млн. шт/га) сеянцев

хвойных, которые на всех стадиях развития - от проростков до 2-3-летнего возраста отличаются низкой устойчивостью к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды, в том числе к инфекционным заболеваниям.

Болезни растений являются естественным компонентом агроэкосистем, а степень их развития и вредоносность определяются воздействием трёх главных групп факторов, а именно: свойств патогена, особенностей восприимчивого растения и благоприятных условий окружающей среды. В основе разработки современных рациональных мер борьбы с болезнями растений лежит знание особенностей жизненного цикла фитопатогена с учётом всех трёх групп факторов.

В лесных питомниках Красноярского края обследовании производственных посевов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour), показали, что инфекционное полегание сеянцев распространено достаточно широко: довсходовая гибель семян и проростков составляет в среднем 36 %, послевсходовый отпад – 24 %.

Оценка устойчивости семенного материала к фитопатогенным нагрузкам является важной задачей для получения высококачественного посадочного материала и здорового устойчивого

Работа поддержана Программой фундаментальных исследований Президиума РАН "Живая природа" №30.3, РФФИ (грант № 11-04-00033)

генофонда, что в свою очередь, является показателем, характеризующим целесообразность выращивания этих древесных растений в данном регионе.

Одной из проблем искусственного выращивания географических культур и семян хвойных в питомниках является сохранение их в местах выращивания и выявление имеющихся на них инфекционных заболеваний на всех стадиях развития.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования были семена в лесных питомниках Красноярского края (Верх-Казанский, Таловский, Ермаковский) и Хакасии (Озерский) и взрослые деревья кедровых сосен в географических культурах на юге Красноярского края (Ермаковское лесничество).

Географические культуры были созданы в 1983 г. путём посадки 3-летних семян кедра сибирского и 6-летних - кедра корейского, выращенных на питомнике Ермаковского лесхоза. Посадка саженцев географических культур выполнялась вручную в борозды. Густота посадки из расчета 10 тыс. саженцев на 1 га с размещением 1,5 x 0,7 м, потомство каждого климатипа занимает один блок в 3 повторностях. Географические культуры представлены тремя климатипами кедра сибирского – таштагольским Кемеровской области, шегарским Томской области и местным ермаковским Красноярского края, а также - двумя климатипами кедра корейского - облученским Хабаровского края и чугуевским Приморского края.

В течение ряда лет проводили общий микробиологический и фитопатологический мониторинг почвы и семян хвойных разных возрастов (1–4-летних) в лесных питомниках Красноярского края (Верх-Казанский, Таловский, Ермаковский) и Хакасии (Озерский). Обследовались семена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). Для микробиологического и фитопатологического анализов отбирались больные и погибшие семена. В географических культурах для анализа с деревьев брались пораженные ветки и хвоя.

Исследование пораженных растений и выделение патогенов проводили методами влажной камеры и посева гомогенизированных пораженных органов на агаризированные питательные среды: суло-агар (СА), картофельный агар (КА), картофельно-декстрозный агар (КДА). Для поверхностной стерилизации растений использовали 2 % раствор $KMnO_4$, (объекты выдерживали в растворе в течение 2-3 минут и многократно промывали стерильной водой) (Основные методы..., 1974).

При диагностике заболеваний семян применяли стандартные фитопатологические методы (Кирай и др., 1974; Основные методы..., 1974).

Изучение численности, структуры и видового состава почвенных микромицетов проводили в свежих образцах почвы методом посева на плотные

питательные среды: Чапека, КДА и СА. Посев производили из почвенных суспензий $10^3 - 10^4$ разведений (0,1 мл) в трех повторностях. Засеянные чашки Петри помещали в термостат (27° С) на 3 – 7 суток.

Идентификацию почвенных микроскопических грибов проводили на основании изучения органов и типов спороношения, используя метод микрокультуры (Билай, Элланская, 1975). Виды грибов определяли по определителям (Милько, 1974; Кириленко, 1977).

В почвенных образцах исследовались также респирометрические микробиологические показатели по методу субстрат-индуцированного дыхания (СИД) на хроматографе Agilent Technologies 6890 N Network GC (USA): базальное дыхание (БД), микробная биомасса (БМ), микробный метаболический коэффициент (qCO_2) (Ананьева, 2003; Методы..., 1991; Anderson, Domsch, 1978).. Микробный метаболический коэффициент (qCO_2) рассчитывали как отношение скорости базального дыхания к микробной биомассе (Ананьева, 2003):

$$БД/С_{мик} = qCO_2 \text{ (мкг } CO_2\text{-C}^{-1}\text{ } С_{мик} \text{ ч}^{-1}\text{)}.$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведены многолетние исследования фенологии, роста и состояния географических культур кедровых сосен в Ермаковском лесничестве. При сравнительной оценке потомства четко проявляются и некоторые общие биологические и экологические свойства вида, учёт которых важен при интродукции и разработке мероприятий по повышению эффективности культур кедровых сосен. Исследования географических культур кедра сибирского, разных популяций (климатипов), позволили установить, что инфекционным заболеваниям в большей степени подвергается потомство таштагольского климатипа кедра сибирского, которое отличалось меньшими показателями роста еще в питомнике. После пересадки на лесокультурную площадь культуры таштагольского климатипа также сохраняли меньшие показатели роста и сохранности (табл. 1).

Ростовые показатели потомства таштагольского климатипа наследственно обусловлены, так как материнские деревья данного климатипа произрастают в горно-таежной зоне на высоте около 3000 м над уровнем моря и отличаются меньшим ростом. Потомство таких деревьев в новых условиях произрастания более ослаблено в первые годы роста и подвержено различным заболеваниям. В новых условиях произрастания темп роста климатипов обусловлен не только наследственными особенностями, но и адаптацией их к погодным условиям (Кузнецова, Череповский, 1998). После 20-летнего возраста средние показатели роста у климатипов кедра сибирского почти выровнялись, но сохранность вследствие раннего и последующего заражения грибковыми болезнями таштагольского климатипа оставалась пониженной (табл. 1).

Таблица 1 - Динамика роста и сохранности кедровых сосен, разных климатипов в Ермаковском лесхозе

Край, область, климатип	Высота (м)			Сохранность (%)		
	1990	1999	2006	1990	1999	2006
Кемеровская область, таштагольский Томская область, шегарский Красноярский край ермаковский	1,14±0.19	Кедр сибирский	7,5±0.31	75	69	56
		4,5±0.12	7,8±0.47	93	87	81
		5,3±0.10	7,4±0.47	91	89	86
Хабаровский край, облученский Приморский край, чугуевский	1,49±0.34	Кедр корейский	10,3±0.61	89	80	80
		5,6±0.11	10,0±0.75	92	89	88
		5,6±0.13				

Первым признаком заболевания потомства кемеровского климатипа было ежегодное пожелтение и усыхание хвои на отдельных деревьях данного происхождения (Кузнецова, 2010). Массовое поражение деревьев кемеровского климатипа было отмечено в 10-летнем возрасте, в первой повторности посадки. Поражение хвои было отмечено только в нижней части дерева до 1,5 м. На больных деревьях весной поражённая хвоя становится красновато-рыжей, позднее серой, осенью – пепельно-белесоватой, она крошится, но почти не опадает (рис.1). На поражённом дереве кончики побегов остаются еще живыми, закладываются почки, дерево продолжает жить. В последующие годы болезнь развивается на хвое всего дерева и переходит на здоровую хвою соседних деревьев, обуславливая куртинный характер болезни. В меньшей мере заболевание было отмечено у деревьев потомства кедра сибирского ермаковского и томского климатипов.

Установлено, что в условиях довольно влажного климата Ермаковского района заражение хвои и развитие болезни происходят весной во время таяния снега. На данном участке выращивания культур ежегодно образуется высокий (толщина более 50 см) снежный покров. Возбудителем усыхания хвои кемеровского климатипа кедра является плодосумчатый гриб-дискомицет *Hypodermella sulcigena* (Tubef.) порядка фацидиевых (= *Lophodermella sulcigena*), заболевание - серое шютте сосны. Известно, что патоген поражает разные виды сосны, чаще - сосну обыкновенную в возрасте 3-10, а иногда и до 30 лет. Возбудитель, в основном, поражает хвою сосны у дорог, на опушках, в лесных культурах и на самосеве. Погибшие растения выделяются куртинами рыжеватого цвета из-за отмершей хвои. Впоследствии на ней развиваются плодовые тела гриба (апотеции), хвоя становится серого цвета (рис. 1).

Заражение хвои сумкоспорами начинается в начале лета. Верхняя часть зараженных хвоинок вначале желтеет, резко отделяясь от здоровой части бурой полосой шириной до 2-3 мм. Со временем поражённая хвоя отмирает, становится пепельно-серой, и долгое время сохраняется на ветвях. В это же время на поражённой хвое формируются пикниды, имеющие вид мелких черных точек, а на

отмершей хвое появляются апотеции (конидиальная стадия гриба) - погруженные, черные, продолговатые и выпуклые (рис. 2).

**Рисунок 1** - Поражение хвои кедра сибирского таштагольского климатипа (возраст 26 лет)

Чаще всего болезнь вызывает отмирание верхних частей хвоинок, и не оказывает заметного влияния на состояние молодых растений, но патоген является потенциально опасным. При сильном поражении болезнью растения погибают. Развитию болезни сопутствует прохладное и влажное лето (Шевченко, Цилурик, 1986). Среди сопутствующих микромицетов отмечено присутствие *Penicillium*, *Aspergillus*, *Alternaria*, *Mucor*, *Trichoderma*, *Fusarium*.

У потомства кедра корейского в первые годы роста, заболеваний и поражений хвои не отмечалось. Первые очаговые заболевания были обнаружены после 25-летнего возраста в крайних рядах посадки. В настоящее время полностью усохших деревьев не обнаружено. Деревья потомства кедра корейского в данных условиях произрастания начинают вегетацию на 7-8 дней позже кедра сибирского (Кузнецова, 1998), что генетически обусловлено потребностью тепла. В результате прохождения всех фенологических фаз и более позднего появления хвои деревья кедра корейского меньше подвержены серым шютте, так как фенофазы развития растения и фитопатогена не совпадают во времени. У кедра сибирского деревья потомства кемеровского климатипа начинают вегетацию

раньше, чем другие климатипы и поэтому происходит большее их заражение грибковыми болезнями.

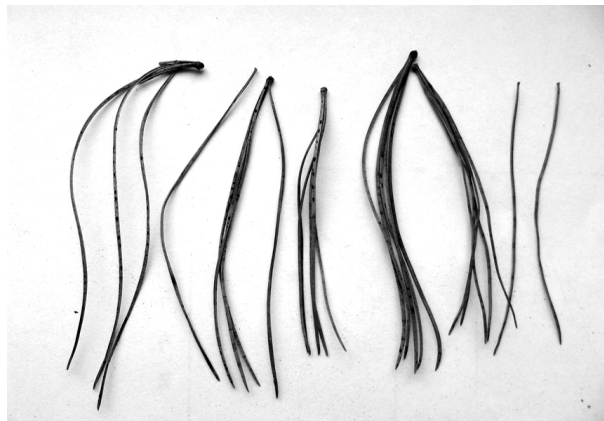


Рисунок 2 - Заболевание хвои географических культур кедра (кемеровский климатип), вызванное фитопатогенным грибом *Hypodermella sulcigena* (Tubef.) – серое шютте

Важным фактором, определяющим возможность возникновения инфекционного полегания в лесных питомниках, является численность возбудителей в почве на ранних этапах онтогенеза семян хвойных. Существенную роль в этом процессе играют фитопатогенные микромицеты (Громовых, 2002).

Результаты обследований производственных посевов в Верх-Казанском, Ермаковском и Озерском лесных питомниках показали, что возбудители различных микозов семян хвойных распространены широко. При этом наблюдаются все известные типы поражения, для которых характерны следующие диагностические признаки: загнивание семян и проростков, собственно полегание всходов, загнивание корней и увядание верхушек семян.

Собственно полегание всходов свойственно, главным образом, молодым сеянцам до 3-х недельного возраста. При этом у пораженных всходов в районе корневой шейки появляется перетяжка, ствол теряет тургор, полегает на землю и засыхает. У таких всходов семенные колпачки часто не опадают, а остаются на семядолях. Заболевание протекает в короткий срок (в течение 2-3 суток). Из корневой шейки погибших сеянцев обычно выделяются виды рода *Fusarium*. В большинстве случаев это *F. avenaceum* var. *herbarum*, *F. sporotrichiella* var. *sporotrichioides*, *F. oxysporum* var. *orthoceras*.

В поражении корневой системы и стволиков сеянцев ведущую роль также играют грибы рода *Fusarium*, видовой состав которых меняется в зависимости от почвенно-климатических условий (Якименко, Гродницкая, 1996).

У сеянцев первого года жизни часто наблюдается увядание верхушек: пораженные семядоли и хвоя становятся мягкими, этиолированными, растения теряют тургор, падают на землю или засыхают стоя. Корневая часть таких сеянцев здорова, а наземная – поражена грибами. При этом типе заболе-

вания инфекционный процесс распространяется из ассимиляционного аппарата в сосудистую систему растений. Поражение хвои на более поздних стадиях развития сеянцев (начиная с 5 недель) часто не приводит к гибели растений, но тормозит их рост. Основными возбудителями данного типа заболевания являются грибы из родов *Alternaria*: *A. alternata*, *A. geophila*, *A. Solani* и *Cladosporium*: *C. cladosporioides*, *C. herbarum* (Якименко, Гродницкая, 1996; Якименко, Гродницкая, 2000).

Сеянцы 2-х, 3-х летнего возраста, имеющие иммунитет к фузариозу и альтернариозу, часто поражаются другими возбудителями. В лесопитомниках широко представлены различные шютте, так, в Верх-Казанском, Ермаковском и Озерском сеянцы сосны и кедра наиболее часто поражаются *Lophodermium pinastri* Chev. (обыкновенное шютте сосны), в Таловском – одна из главных причин преждевременного опадения хвои у сосны – настоящее шютте, вызываемое *Lophodermium seditiosum* (Minter, Staley & Millar.). Кроме того, в Озерском лесном питомнике (республика Хакасия) в 2010 г. у сеянцев сосны обыкновенной (2006 г. посадки) впервые обнаружено заболевание хвои, выраженное в обширном ее пожелтении и усыхании. Выявлен и идентифицирован возбудитель болезни – микромицет *Cyclaneusma minus* (Butin) Di Cosmo, Peredo & Minter (болезнь пожелтения хвои сосны) (Гродницкая, 2011).

Ранее отмечено (Гродницкая, Якименко, 1996;

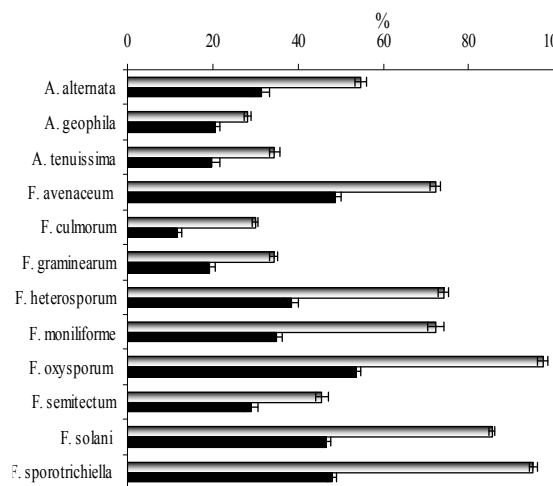


Рисунок 3 - Плотность популяций микромицетов в почве Ермаковского лесного питомника (белые столбики) и в прилегающей целине (черные столбики), %

Якименко, Гродницкая, 2000) что в почвах лесных питомников микробное разнообразие снижено из-за: 1) недостатка травянистой растительности и преобладания в посевах монокультуры; 2) частых химических обработок, что приводит к уничтожению чувствительной аборигенной микробиоты и появлению резистентных и более приспособленных к условиям искусственных фитоценозов видов.

Благодаря этому, возрастает количество фитопатогенных микромицетов, и уменьшаются микроорганизмы, обладающие антагонистическими свойствами (Якименко, 1992).

Усиление патогенных свойств микромицетов фитопатогенного комплекса почв лесных питомников тесно коррелирует с величиной плотности их популяций. Коэффициент корреляции для Верх-Казанского лесопитомника составляет 0,89; для Ермаковского – 0,91, для Озерского питомника в 2008 – 0,79; 2010 г. – 0,89, в 2011 г. – 0,94.

Установлено, что в почве лесопитомников возрастает доля видов с низкой частотой встречаемости и уменьшается количество доминирующих видов. Например, в почвах питомников, по сравнению с целинными, возрастает численность некоторых видов фузариев в 2,1-3,9 раз (рис. 3).

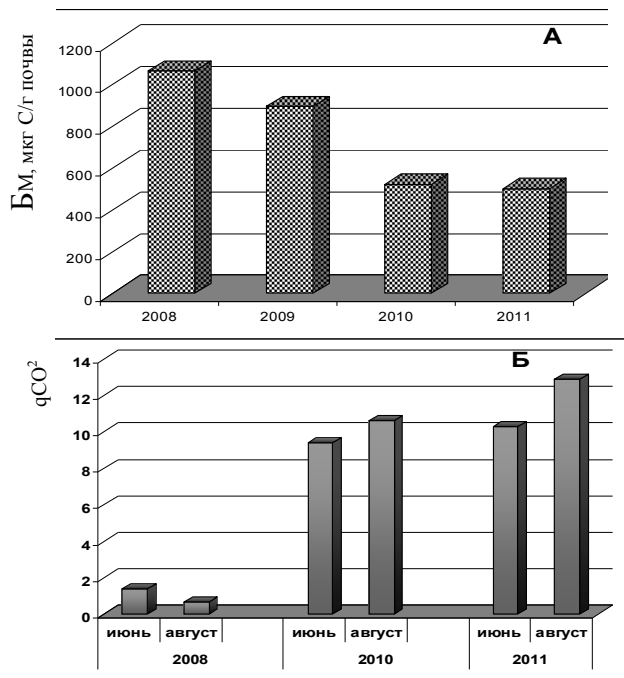


Рисунок 4 - Изменения БМ и qCO₂ (усредненные данные) в течение четырех лет наблюдений в почве Озерского лесного питомника под сеянцами сосны обыкновенной разных возрастов

В темно-серой почве Верх-Казанского питомника преобладали *F. sporotrichiella* var. *sporotrichioides*, *F. heterosporum*, *F. moniliforme*; в черноземе оподзоленном (Ермаковский лесопитомник) – *F. oxysporum* var. *orthoceras*, *F. solani* var. *eumartii*, *F. avenaceum* var. *herbarum*.

Так, плотность популяции *F. solani* var. *eumartii* в 3,0-3,9; *F. culmorum* в 2,1-3,3; *F. sporotrichiella* var. *sporotrichioides* – 1,3-3,2; *F. oxysporum* var. *orthoceras* – 1,5-1,8 раза выше, чем в прилегающей целине. Виды рода *Verticillium* – *V. albo-atrum*, *V. tenerum* в целинных почвах не обнаружены и выделены из почвенных образцов Ермаковского лесопитомника, погибших сеянцев и семян хвойных (Якименко, Гродницкая, 2000).

Виды *F. oxysporum* var. *orthoceras* и *F. sporotrichiella* var. *sporotrichioides*, имеющие наибольшую плотность популяций в почвах исследуемых питомников обладали самыми высокими вирулентными свойствами в отношении сеянцев хвойных.

Мониторинг почвенных микробоценозов Озерского лесопитомника показал, что под сеянцами сосны разных возрастов значения микробной биомассы (БМ) в вегетационный период уменьшались в течение 4 лет (рис. 4А). Ежегодные агротехнические нагрузки на почву питомника способствуют накоплению патогенов и увеличению плотности их популяций, что в конечном итоге, приводит к возникновению различных заболеваний сеянцев, в том числе и ранее в данном месте не встречающихся, например болезнь пожелтения хвои сосны (возбудитель *Cyclaneusma minus*).

Один из оценочных критериев изменений почвенного микробоценоза является микробный метаболический коэффициент (qCO₂). Чем выше его значения, тем выше стресс на микробное сообщество. Возрастающие в течение 2008-2011 гг. значения qCO₂ свидетельствуют о накоплении стрессовой нагрузки на почвенное микробное сообщество питомника в течение 4 лет (рис. 4Б).

Таким образом, на фоне возрастания qCO₂ возрастает и фитопатологическая нагрузка на почвенный и филлосферный микробоценозы. Выращивание посадочного материала хвойных приводит не к обогащению микробных почвенных сообществ новыми видами, а к изменению частоты встречаемости общих с целинными почвами аборигенных видов микромицетов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования роста и состояния географических культур кедровых сосен на экспериментальном участке в Ермаковском лесхозе установлена причина усыхания кемеровского климата типа кедра сибирского, более ослабленного в период раннего онтогенеза. Возбудителем усыхания хвои является плодосумчатый гриб-дискомицет *Hypodermella sulcigena* (Tubef.) порядка фацидиевых (= *Lophodermella sulcigena*), заболевание – серое шютте сосны. Среди сопутствующих микромицетов отмечено присутствие *Penicillium*, *Aspergillus*, *Alternaria*, *Mucor*, *Trichoderma*, *Fusarium*. Интенсивному развитию заболевания сопутствует прохладное и влажное лето.

Наиболее устойчивыми на данном этапе роста к заболеванию серым шютте оказались культуры кедра корейского.

Чаще всего болезнь вызывает отмирание верхних частей хвоинок и не оказывает заметного влияния на состояние молодых растений, но патоген является потенциально опасным как для заболевших деревьев, так и для соседних климатипов кедра. При сильном поражении болезнью растения погибают. Наилучшая сохранность и устойчивость к серому шютте отмечена у интродуцентов кедра корейского (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.)

– 59 %, наименьшая – у кемеровского климатипа (2 %).

В лесных питомниках Красноярского края и Хакасии обнаружены инфекционные болезни семян хвойных, вызываемые фитопатогенными микромицетами, для которых характерны следующие диагностические признаки: загнивание семян и проростков, собственно полегание всходов, загнивание корней и увядание верхушек семян, усыхание хвои.

В поражении корневой системы и стволиков семян ведущую роль играли грибы рода *Fusarium*, видовой состав которых менялся в зависимости от почвенно-климатических условий.

Собственно полегание всходов и молодых семян (до 3-х недель), загнивание корешков и, на более поздних стадиях, загнивание периферических частей растения, вызывали грибы из рода *Fusarium*: *F. avenaceum* var. *herbarum*, *F. sporotrichiella* var. *sporotrichioides*, *F. oxysporum* var. *orthoceras*.

Поражение ассимиляционного аппарата семян сосны и кедра первого года жизни вызывали грибы *Alternaria* и *Cladosporium*: *A. alternata*, *A. geophila*, *A. solani*, *C. cladosporioides*, *C. herbarum*.

Основными заболеваниями 2–3-летних семян в лесных питомниках являются: настоящее шютте (возбудитель – *Lophodermium seditiosum* Minter, Staley & Millar.), обыкновенное шютте (возбудитель – *Lophodermium pinastri* Chev.), а также поражение хвои возбудителем *Cyclaneusma minus*.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Ананьева, Н.Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. / Н.Д. Ананьева – М.: Наука, 2003. – 222 с.
- Билай, В.И. Метод микрокультуры для получения типичного конидиеобразования у фузариев / В.И. Билай, И.А. Элланская // Микология и фитопатология. – 1975. – Т. 9, вып. 1. – С. 74-76.
- Гродницкая, И.Д. Агрохимические и микробиологические свойства почвы лесного питомника на юге Красноярского края / И.Д. Гродницкая, Е.Е. Якименко // Почвоведение. – 1996. – № 10. – С. 1247-1253.
- Гродницкая, И.Д. Инфекционные заболевания семян хвойных в лесопитомниках Сибири и меры борьбы с ними / И.Д. Гродницкая // Болезни и вредители в лесах России: век XXI. Материалы Всерос. конф. (20-25 сен.) - Красноярск, 2011. – С.73-75.
- Громовых, Т.И. Фитопатогенные микромицеты семян хвойных в Средней Сибири: видовой состав, экология, биологический контроль: автореф. дисс. д. б. наук: 03.00.24 / Т.И. Громовых. – Москва, 2002. – 37 с.6.
- Кирай, З. Методы фитопатологии / З. Кирай [и др.] – М.: Колос, 1974. – 343 с.7. Кириленко, Т.С. Атлас родов почвенных грибов / Т.С. Кириленко. – Киев: Наукова думка, 1977. – 128 с.
- Кузнецова, Г.В. Географические культуры кедра сибирского и кедра корейского в Красноярском крае / Кузнецова Г.В. // Проблемы лесовосстановления в таежной зоне СССР. Тез. докладов Всесоюзной конференции (13-15 сен). - Красноярск, 1988. – С.126-127.
- Кузнецова, Г.В. Фенологические особенности кедра сибирского и кедра корейского в географических культурах / Кузнецова Г.В., Череповский Ю.А. // Реконструкция гомеостаза. Материалы IX Международного симпозиума. Т.2. - Красноярск, 1998. – С. 82-85.
- Кузнецова, Г.В. Рост, состояние и развитие кедровых сосен в географических культурах на юге Красноярского края / Кузнецова Г.В. // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. XXVI. - №1-2. – С.102-107.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / Ред. Д.Г. Звягинцев – М.: Из - во МГУ, 1991. – 303 с.
- Милько, А.А. Определитель муковок грибов / А.А. Милько. – Киев: Наукова думка, 1974. – 303 с.
- Основные методы фитопатологических исследований // Науч. тр. ВАСХНИЛ / Ред. А.Е. Чумаков.– М.: Колос, 1974. – 192 с.
- Шевченко, С.В. Лесная фитопатология / С.В. Шевченко, А.В. Цилорик.- Киев: Вища школа, 1986. – С.157-162.
- Якименко, Е.Е. Микромицеты почв лесных питомников / Е.Е. Якименко // Микология и фитопатология. – 1992. – Т. 26, вып. 6. – С. 480-485.
- Якименко, Е.Е. Инфекционное полегание семян хвойных в лесных питомниках Красноярского края / Е.Е. Якименко, И.Д. Гродницкая // Микология и фитопатология. – 1996. – Т. 30, вып. 2. – С. 56.
- Якименко, Е.Е. Влияние грибов рода *Trichoderma* на почвенные микромицеты, вызывающие инфекционное полегание семян хвойных в лесных питомниках Сибири / Е.Е. Якименко, И.Д. Гродницкая // Микробиология. – 2000. – Т. 69, вып. 6. – С. 850-854.
- Anderson, J.P.E. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils / J.P.E. Anderson, K.H. Domsch // Soil Biol. Biochem. – 1978. – Vol. 10. – № 3. – P. 314–322.

Поступила в редакцию 14 декабря 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.

УДК 575.22: 582.475.4

ФАКТОРЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ КЕДРА СИБИРСКОГО ВДОЛЬ ШИРОТНОГО И ВЫСОТНОГО ПРОФИЛЕЙ

Е.А. Жук, С.Н. Горошкевич

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055 Томск, пр. Академический, 10/3; e-mail: eazhuk@yandex.ru

Проведен сравнительный анализ фенологических и морфологических признаков побега у широтных и высотных экотипов кедр сибирского (*Pinus sibirica*) в клоновом архиве на юге лесной зоны Западной Сибири. У экотипов обоих профилей с сокращением продолжительности и теплообеспеченности вегетационного периода в местообитаниях исходных популяций существенно снижаются продолжительность и интенсивность роста их вегетативного потомства, усиливается ветвление. Это однозначно демонстрирует преимущественно климатическую обусловленность разнообразия. Различия по климатическим условиям в местах обитания исходных популяций больше на высотном, а различия между экотипами по адаптивным признакам – больше на широтном профиле. Последнее предположительно объясняется совокупным влиянием двух дополнительных факторов эколого-географической дифференциации. (1) Фотопериодический режим существенно меняется только вдоль широтного профиля, что способствует более глубокой дифференциации широтных экотипов по сравнению с высотными. (2) Уровень генетического обмена между экотипами на широтном профиле он близок к нулю из-за больших расстояний (сотни километров); на высотном профиле расстояния измеряются единицами и немногими десятками километров, поэтому поток генов на семенном уровне между высотными экотипами имеет место и сокращает генетические различия между ними.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*, высотные и широтные экотипы, сезонный цикл развития, структура побега

Comparative analysis of *Pinus sibirica* phenology, reproduction and meristic shoot structure in clone archive in the south of Western Siberia forest zone was conducted. In both transects as duration and heat of growing season in original habitats decline growth period and rate of vegetative progeny substantially reduce, branching become plentiful. It unambiguously demonstrates the mainly climatic conditionality of variation. Differences of climatic conditions in the places of population origins are more on the altitudinal transect but variation among adaptive traits of ecotypes is more on the latitudinal transect. The latter is presumably explained by complex influence of two additional factors of ecological and geographical differentiation. (1) Photoperiodic regime changes along only a latitudinal profile and promotes intensification of differentiation between latitudinal ecotypes in comparison with altitudinal ones. (2) The level of genetic exchange between ecotypes is close to zero on latitudinal transect because of large distances between origins (hundreds kilometers); on altitudinal transect distances are several or tens of kilometers therefore gene flow on seed level between altitudinal ecotypes takes place and reduces genetic differences between them.

Key words: *Pinus sibirica*, latitudinal and altitudinal ecotypes, cycle of seasonal development, shoot structure

ВВЕДЕНИЕ

В связи с неоднородностью климатических условий и фотопериодического режима на протяжении ареала каждый вид характеризуется определенной географической изменчивостью. Растения приспособляются ко всему комплексу условий среды, что проявляется в их морфологических и физиологических особенностях. Еще в работах Г. Турессона (Turesson, 1922a, 1922b) показана адаптивная природа многих морфологических признаков у географических рас растений из различных климатических зон и высотных поясов. Внутривидовая изменчивость древесных растений изучена, в основном, на примере климатической обусловленности роста, как сезонного (Lanner, 1978; Кищенко, 2000; Takahashi, 2003 и др.), так и кумулятивного (Cannell et al., 1981; Dougherty et al., 1994 и др.), а также продуктивности и устойчивости (Мамаев, 1972; Oleksyn et al., 1992 и др.). В упомянутых выше и многих других работах показано, что

фенологические ритмы и размеры особей в популяциях из различных частей ареала генетически обусловлены. Однако разные виды имеют свои особенности внутривидовой изменчивости, поэтому все важные в хозяйственном и биосферном отношении виды, как правило, исследуют отдельно. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) является важнейшим компонентом бореальных лесных экосистем России, а его хозяйственное значение трудно переоценить. Данный вид недостаточно изучен в плане географической изменчивости. При этом большая часть информации получена в клоновых архивах, где подвоем служила ограниченно совместимая с кедром сибирским сосна обыкновенная (Колегова, 1977; Кузнецова, 1998, Савва и др., 2004). Поэтому актуально продолжение исследований.

Если эколого-географическая дифференциация бореальных видов хвойных по продуктивности и устойчивости изучена, в целом, неплохо, то информации об изменчивости их структуры пока явно недостаточно. Так, слабо изучена географическая изменчивость побегов, особенно в плане соотношения различных проявлений их роста и морфогенеза. По кедр сибирскому имеются лишь отдельные наблюдения без убедительной интерпретации (Кузнецова, 2001; Горошкевич, Попов, 2004; Жук,

Работа выполнена на средства СО РАН (проект № VI.44.2.6. и Интеграционный проект «Структура и климатически обусловленная динамика разнообразия кедровых сосен России»)

2010). Актуально системное исследование этого вопроса и интерпретация результатов предположительно через баланс климатических и фотопериодических регуляторов морфогенеза. Факторы среды по-разному сочетаются в естественных местообитаниях экотипов, определяя формирование в каждом случае уникального комплекса специфических адаптаций. Хорошей моделью для их изучения является система из двух эколого-географических профилей: широтного и высотного. Смена климатических зон на этих профилях происходит примерно одинаково; фотопериодический же режим существенно меняется вдоль широтного профиля, но остается практически неизменным вдоль высотного профиля. Поэтому есть основания надеяться, что сопряженный анализ структуры внутривидового разнообразия в этой модельной системе позволит установить и убедительно интерпретировать его основные закономерности.

Целью данной работы является сравнительное

исследование комплекса фенологических и морфологических признаков у вегетативного потомства широтных и высотных экотипов кедров сибирского, а также выявление основных факторов его эколого-географической дифференциации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования – клоновый архив географических экотипов кедров сибирского, расположенный на Научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН в пос. Курлек, 30 км к югу от г. Томска. Генетический материал (черенки) для создания этого экспериментального объекта были заготовлены весной 1997 г. вдоль Западно-Сибирского широтного профиля протяженностью около 1500 км (6 экотипов) и Западно-Саянского высотного профиля протяженностью 50 км (4 экотипа) (табл. 1).

Таблица 1 - Характеристика экотипов

Эко-тип	Географическое положение и климат					Максимальная продолжительность дня	Характеристика насаждения		Характеристика маточных деревьев		
	широта	долгота	высота над уровнем моря, м	природная зона / высотный пояс	сумма температур выше 10 °С		состав	класс бонитета	возраст, лет	высота, м	диаметр ствола, см
Экотипы широтного профиля											
1	56°14' с.ш.	84°30' в.д.	150	Южная часть южной подзоны тайги	2000	17 ч 45 мин	7К1Е1ПБ	III	170	17	25
2	58°13' с.ш.	84°32' в.д.	110	Граница средней и южной подзоны тайги	1935	18 ч 20 мин	8К1ПШЕ	III	350	25	44
3	60°45' с.ш.	77°30' в.д.	40	Северная часть средней подзоны тайги	1650	19 ч 11 мин	10К	IV	140	16	28
4	63°10' с.ш.	75°20' в.д.	110	Южная часть северной подзоны тайги	1260	20 ч 26 мин	3К3Е1ЛЗБ	V	210	15	30
5	64°40' с.ш.	77°41' в.д.	40	Северная часть северной подзоны тайги	1130	21 ч	6К2Е2Б	Va	250	13	28
6	65°50' с.ш.	78°10' в.д.	40	Южная подзона зоны предтундровых редколесий	1065	21 ч 40 мин	6Л4К	Va	100	6	10
Экотипы высотного профиля											
1	52°30' с.ш.	90°05' в.д.	350	Нижняя часть лесного пояса	2000	16 ч 50 мин	5С2Л1К1П	II	80	21	24
2	52°05' с.ш.	89°45' в.д.	1100	Средняя часть лесного пояса	1250	16 ч 45 мин	9К1Л	III	190	24	32
3	51°50' с.ш.	89°50' в.д.	1400	Верхняя часть лесного пояса	900	16 ч 40 мин	5К5Л	IV	190	21	28
4	51°47' с.ш.	89°55' в.д.	1900	Субальпийские редколесья	350	16 ч 42 мин	10К	Va	270	13	36

Для этого в каждом из 10 естественных насаждений было выбрано от 7 до 24 средних по размеру деревьев, главным образом, 2-го класса роста, т.е. не господствующих и не угнетенных. Черенки с этих деревьев были сразу же привиты на 6–7-летние подвой местного экотипа. Привитые деревья выращивались в однородных условиях с размещением 3×6 м. К моменту исследования сохранились все исходные клоны, каждый из них включал 8–10 рамет, размещенных в разных частях плантации для того, чтобы нивелировать влияние микрорельефа и микроклимата.

Фенологические наблюдения проводились на протяжении пяти лет (2004–2008 гг.) в течение вегетационного сезона с момента набухания почечных чешуй до полного окончания роста годичных побегов и хвои. Измерения длины вегетативных побегов и хвои проводились с периодичностью один раз в три дня.

С помощью ретроспективного метода (Воробьев и др., 1989; Vorobjev et al., 1994) проводили анализ структуры побега за 2000–2010 гг. У прививок на лидирующем побеге каждого года (стволе) измеряли длину оси и хвои, а также подсчитывали число стерильных катафиллов и пазушных структур: брахибластов, латеральных ауксибластов, спящих почек и шишек. В случае опадения пазушных структур их число восстанавливали по следам на коре побегов.

Статистическую обработку материала производили с помощью пакета программ Statistica 6,0. Для анализа значимости различий между выборками использовали критерий Стьюдента (при нормальном распределении признака) и критерий Манна-Уитни (при распределении, отличающемся от нормального).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На широтном профиле раскрытие почек у северных (65–66° с.ш.) экотипов происходило на 2–3 дня раньше, чем у южных (56–58° с.ш.) (Рис. 1). На высотном профиле рост побегов у всех экотипов начинался почти одновременно, и только у экотипа с 350 м над ур. м. – на 3 дня позже. Различия между экотипами по срокам окончания роста были значительно больше, чем по срокам его начала. У северных экотипов рост оси и хвои заканчивался на 7–10 дней раньше, чем у южных. У высокогорных (1400–1900 м над ур. м.) экотипов все сезонные процессы начинались и заканчивались раньше, чем у средне- и низкогорных (350–1100 м над ур. м.), однако различия были меньше, чем между экотипами широтного профиля: не более 4–5 дней.

Внутри широтных экотипов разброс между клонами по продолжительности роста оси весеннего побега был от 4 до 6 дней (рис. 2А). Никакой зависимости этого показателя от широты не наблюдалось. Вдоль высотного профиля изменчивость внутри экотипов по этому показателю существенно увеличивалась снизу вверх: разброс внутри экотипа с 350 м над ур. м. составлял всего 5 дней, тогда как

внутри экотипа с 1900 м над ур. м. – 9 дней (рис. 2Б).

Смена высотных климатических поясов, в основном, аналогична смене климатических зон в широтном направлении. В нашем случае климатические различия вдоль высотного профиля были несколько больше, чем вдоль широтного. Различия в сроках и продолжительности периода роста побегов, наоборот, между широтными экотипами были существенно больше, чем между высотными. Следовательно, они не могут объясняться изменчивостью одного только климата. По нашему мнению,

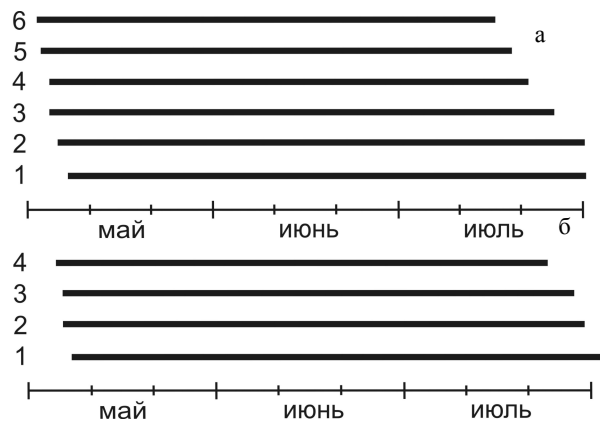


Рисунок 1 – Продолжительность роста годичного побега у экотипов (а) широтного и (б) высотного профиля. а: 1 – 56° с.ш.; 2 – 58° с.ш.; 3 – 61° с.ш.; 4 – 63° с.ш.; 5 – 65° с.ш.; 6 – 66° с.ш. б: 1 – 350 м над ур. м.; 2 – 1100 м над ур. м.; 3 – 1400 м над ур. м.; 4 – 1900 м над ур. м.

возможны две причины более значительных различий между широтными экотипами по сравнению с высотными.

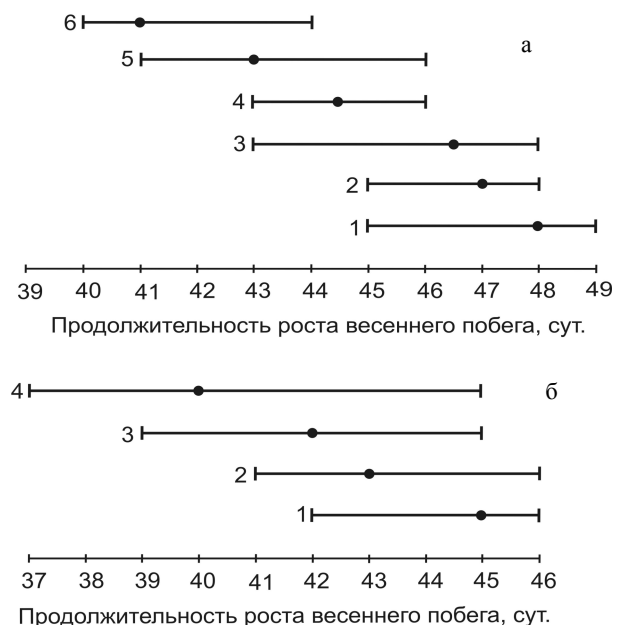


Рисунок 2 – Изменчивость по продолжительности роста весеннего побега внутри экотипов (а) широтного и (б) высотного профиля. Точкой обозначены средние значения. Номера экотипов – как на рис. 1

(1) Высотный профиль многократно короче широтного. В горах расстояние между климатическими поясами гораздо меньше (единицы и немногие десятки километров), чем между аналогичными климатическими зонами на широтном профиле (сотни километров).

Поэтому в последнем случае вероятность генетического обмена между изучаемыми экотипами на семенном уровне близка к нулю. Предположительно поэтому широтные экотипы более узко, по сравнению с высотными, приспособлены к климатическим факторам своей среды обитания. Косвенным доказательством наличия генетического обмена между высотными экотипами является закономерное увеличение внутривидовой изменчивости по фенологическим признакам у высотных экотипов снизу вверх и отсутствие такого закономерного изменения у широтных экотипов. На высотном профиле он закономерно и существенно увеличивается от низкогорных экотипов к высокогорным, что, по-видимому, связано с преобладающим переносом семян кедровкой из нижней части лесного пояса в верхнюю (Поле, 1913).

(2) Вдоль высотного профиля меняются только климатические условия, вдоль широтного – и кли-

матические условия, и фотопериодический режим. Это может быть дополнительной причиной более глубокой дифференциации широтных экотипов, т.к. фазы сезонного роста каждого экотипа в природе, по-видимому, определяются совместным влиянием термического и фотопериодического режимов в местах их произрастания. В естественных насаждениях на высотном профиле одни и те же фенологические фазы у экотипов проходят при разном фотопериоде. Поэтому его прямое участие в регуляции развития побега не актуально и дифференциация высотных экотипов по динамике сезонного роста предположительно регулируется лишь термическим фактором.

Длина весеннего побега уменьшалась от самого южного экотипа к самому северному в 1,4 раза, а от низкогорного экотипа к высокогорному – почти в 1,6 раза (табл. 2). Длина летнего побега у всех экотипов оставалась примерно одинаковой. Длина хвои вдоль широтного профиля постепенно уменьшалась с юга на север и на весеннем, и на летнем побеге в 1,4 и 1,1 раз, соответственно. На высотном профиле длина хвои уменьшалась снизу вверх на весеннем и летнем побеге в 1,1 и 1,4 раз, соответственно.

Таблица 2 – Характеристика годичного побега у широтных и высотных экотипов кедров сибирского

Признак	Широтные экотипы						Высотные экотипы			
	56°14' с.ш.	58°13' с.ш.	60°45' с.ш.	63°10' с.ш.	64°40' с.ш.	65°50' с.ш.	350 м над ур. м.	1100 м над ур. м.	1400 м над ур. м.	1900 м над ур. м.
Длина весеннего побега, см	20,2 b*	20,1 b	18,6 b	17,5 ab	18,2 ab	14,3 a	25,8 б	24,7 б	20,7 аб	16,5 а
Длина летнего побега, см	1,56 a	1,25 a	0,94 a	1,0 a	1,1 a	1,3 a	1,3 a	1,5 a	1,2 a	1,1 a
Длина хвои весеннего побега, см	10,5 ab	10,3 ab	9,6 ab	8,3 ab	8,4 ab	7,7 a	10,0 б	9,6 аб	9,0 аб	8,8 а
Длина хвои летнего побега, см	6,3 b	7,1 b	7,0 ab	5,9 ab	5,8 ab	5,5 a	7,6 б	6,6 аб	6,4 аб	5,5 а
Длина междоузлий, мм	2,3 a	2,0 a	2,1 a	2,2 a	2,2 a	1,9 a	2,5 б	2,4 аб	2,2 аб	2,0 а
Число ауксибластов на весеннем побеге,	3,1 ab	2,7 a	3,8 b	3,5 b	3,6 b	3,7 b	3,1 a	3,6 a	3,7 a	3,9 a
Число ауксибластов на летнем побеге, шт.	3,5 a	4,1 a	3,7 a	4,1 a	4,0 a	3,7 a	4,3 a	5,2 a	4,0 a	4,4 a
Число брахибластов на весеннем побеге, шт.	76,2 b	82,5 b	75,1 b	72,0 b	70,1 ab	60,1 a	85,6 б	88,2 б	78,9 аб	69,5 а
Число брахибластов на летнем побеге, шт.	5,5 a	5,1 a	5,3 a	5,4 a	5,9 a	6,1 a	3,7 a	4,0 a	2,4 a	2,7 a
Число спящих почек на весеннем побеге, шт.	1,7 ab	1,1 a	1,1 ab	1,2 a	2,3 b	1,7 a	0,2a	0,2a	0,1a	0,3a
Число спящих почек на летнем побеге, шт.	1,1 a	1,3 a	1,8 a	2,2 ab	1,2 a	2,7 b	0,5 a	0,5 аб	1,0 аб	1,3 б
Число стерильных катафиллов, шт.	9,9 б	9,3 б	7,7 аб	5,7 а	5,7 а	5,2 а	12,3 б	9,9 аб	7,9 а	7,5 а

Примечание: * – наличие одинаковой буквы у двух и более экотипов означает отсутствие различий между ними при $P = 0,95$.

Число метамеров на годичном побеге убывало в тех же направлениях на обоих профилях, в основ-

ном, за счет сокращения числа стерильных катафиллов и брахибластов весеннего побега. Северный

и высокогорный экотипы имели самую короткую зону стерильных катафиллов, которая занимала 3–10 % от общей длины весеннего побега, стерильная зона у южных, средне- и низкогорных экотипов достигала 25 % от общей длины побега.

Число ауксбластов весеннего побега на широтном профиле возрастало от южного экотипа к северному, а на летнем побеге оставалось без изменений. На высотном профиле число ауксбластов на обоих элементарных побегах оставалось практически постоянным у всех экотипов. На широтном профиле уровень изменчивости внутри экотипов по числу ауксбластов на летнем побеге колебался от 20 до 51 % без какой-либо закономерности, на высотном профиле была выявлена явная тенденция к увеличению уровня изменчивости этого признака от среднего (18-24 %) у экотипов с 350, 1100 и 1400 м над ур. м. до очень высокого (57 %) у экотипа с 1900 м над ур. м. Это, по-видимому, также объясняется увеличением уровня внутривидового разнообразия снизу вверх по высотному профилю из-за преобладающего переноса семян из нижней части лесного пояса в верхнюю.

Число спящих почек на весеннем побеге значительно увеличивалось с юга на север по широтному профилю и оставалось одинаковым у экотипов высотного профиля. Число спящих почек на летнем побеге у экотипов широтного профиля значительно возрастало с юга на север, у экотипов высотного профиля оно также значительно возрастало от низкогорного экотипа к высокогорному.

Длина междуузлий у широтных экотипов имела тенденцию к сокращению с юга на север, однако значимых различий между экотипами выявлено не было. У высотных экотипов длина междуузлий значительно сокращалась от низкогорного экотипа к высокогорному.

У кедров сибирского между экотипами широтного и высотного профилей при различии по продолжительности роста между экотипами в 1,2 и 1,1 раза, соответственно, длина побега различалась в 1,4-1,6 раза на обоих профилях. Следовательно, в различия экотипов по длине побега скорость роста вносит больший вклад, чем его продолжительность. Число метамеров от южного экотипа к северному и от низкогорного экотипа к высокогорному уменьшалось практически одинаково (в 1,2 раза), а различия по длине междуузлий были значимы только между высотными экотипами. Следовательно, на широтном профиле длина побега с севера на юг увеличивается в основном за счет увеличения числа метамеров, а на высотном профиле сверху вниз – в основном за счет растяжения междуузлий.

Таким образом, различия экотипов по структуре побега были значительными и затрагивали признаки, предположительно влияющие на адаптацию особей к природной среде их обитания. Способность к возобновлению роста после повреждения побега климатическими факторами особенно актуальна для экотипов, произрастающих у северного предела распространения вида, где такие повреждения наблюдаются чаще. Возможно, поэтому у

северных экотипов, перемещенных на юг ареала, формируется больше латентных почек и латеральных ауксбластов, обеспечивающих регенерацию после повреждения главного побега. В южной части ареала и в низкогорье для успеха в конкуренции необходим быстрый рост дерева в высоту, повреждение же побегов климатическими факторами, наоборот, встречается реже, чем на севере и в верхнем поясе гор. Видимо, поэтому южные и низкогорные экотипы в благоприятных условиях клонового архива характеризуются большим числом брахибластов, большой стерильной зоной на весеннем побеге, а низкогорные еще и более длинными междуузлиями, имели меньшее число латентных почек и латеральных ауксбластов.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Воробьев, В. Н. Рост и пол кедров сибирского / В. Н. Воробьев, Н. А. Воробьева, С. Н. Горошкевич. – Новосибирск, 1989. – 167 с.
- Горошкевич, С.Н. Структура побегов у российских видов *Pinus* из группы *Sembrae* (Pinaceae) / С.Н. Горошкевич, А.Г. Попов // Ботанический журнал – 2004. – Т. 89. – № 7. – С. 1077–1092.
- Жук, Е. А. Изменчивость структуры побега кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) вдоль широтного профиля: исследование *ex situ* / Е.А. Жук // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. 17. – № 1–2. – С. 68–72.
- Кищенко, И. Т. Рост и развитие аборигенных и интродуцированных видов семейства Pinaceae Lindl. в условиях Карелии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / И.Т. Кищенко. – С.-Петербург: ЛТА, 2000. – 44с.
- Колегова, Н. Ф. Географические прививочные плантации кедров и сосны / Н.Ф. Колегова // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. – Новосибирск, 1977. – С. 154–166.
- Кузнецова, Г. В. Особенности роста и развития кедровых сосен на лесосеменных объектах Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Г. В. Кузнецова. – Красноярск, 2001. – 25 с.
- Кузнецова, Г. В. Рост и репродуктивный процесс кедров сибирского и кедров корейского в географических культурах в Красноярском крае / Г.В. Кузнецова // Лесное хозяйство. – 1998. – № 6. – С. 37–38.
- Мамаев, С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) / С. А. Мамаев. – М.: Наука, 1972. – 284 с.
- Поле Р. Р. К биологии кедров сибирского / Р.Р. Поле // Изв. С.-Петербург. бот. сада. – 1913. – Т. 13. – Вып. 1–2. – С. 1–22.
- Савва, Ю.В. Реакция прививок кедров сибирского на изменение климатических факторов / Ю.В. Савва, А.Ю. Яковлева, Е.А. Ваганов, Г. В.Кузнецова // Лесное хозяйство. – 2004. – №5. – С. 36-38.
- Cannell, M. C. R. Heights of provenances and progenies of *Pinus contorta* in Britain correlated with seedling phenology and the duration of bud development / M. C. R. Cannell, S. Thompson, R. Lines // Silvae Genetica. – 1981. – Vol. 30, № 6. – P. 166–173.
- Dougherty, Ph. M. Environmental influences on the phenology of pine / Ph. M. Dougherty, D. Whitehead, J. M. Vose // Ecological Bulletins. – 1994. – Vol. 43. – P. 65–75.
- Oleksyn, J. Growth and biomass partitioning of populations of European *Pinus sylvestris* L. under simulated 50 and 60°N daylengths: evidence for photo periodic ecotypes /

- J. Oleksyn, M. G. Tjoelker, P. B. Reich // *New Phytol.* – 1992. – № 120. – P. 561–574.
- Takahashi, K. Effect of climatic conditions on shoot elongation of Alpine Dwarf pine (*Pinus pumila*) at its upper and lower altitudinal limits in central Japan / K. Takahashi // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research.* – 2003. – Vol. 35, №1. – P. 1–7.
- Turesson, G. The genotypical response of the plant species to the habitat / G. Turesson // *Hereditas.* – 1922a. – Vol. 3. – P. 211–350.
- Turesson, G. The species and variety as ecological units / G. Turesson // *Hereditas.* – 1922b. – Vol. 3. – P. 100–113.
- Vorobjev, V. N. Method of retrospective study of seminiference dynamics in Pinaceae / V. N. Vorobjev, S. N. Goroshkevich, D. A. Savchuk // *Proc. international workshop on subalpine stone pines and their environment: the status of our knowledge.* – Ogden, 1994. – P. 201–204.
-

Поступила в редакцию 24 ноября 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.

УДК 630.232+631.523

ГЕНОТИПИРОВАНИЕ ДЕРЕВЬЕВ НА КЛОНОВЫХ ПЛАНТАЦИЯХ ХВОЙНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

К.Г. Зацепина¹, А.К. Экарт², В.В. Тараканов¹

¹ Западно-Сибирский филиал Института леса СО РАН
630082 Новосибирск, ул. Жуковского 100/1; e-mail: vytarh@yandex.ru

² Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок 50; ekart@pochta.ru

В статье описывается второй (генетический) этап паспортизации клоновой плантации сосны обыкновенной, осуществленный методом аллозимного анализа с учетом результатов первого (фенетического) этапа паспортизации. Для генетической паспортизации фенетически идентичных привитых деревьев предложен метод сопоставления "чистых" (однораметных) и "смешанных" (многораметных) образцов, существенно сокращающий затраты на его проведение. Оценена эффективность паспортизации семеносящих деревьев по фенам генеративных органов. Составлены генетические (аллозимные) паспорта всех клонов, и уточнена схема их размещения на исследуемой плантации.

Ключевые слова: генетическая паспортизация, сосна обыкновенная, клон, фермент, электрофорез

The second (genetic) stage of certification of a *Pinus sylvestris* clonal plantation, carried out by a method allozyme analysis taking into account results of the first (phenetic) stage of certification, is described. For genetic certification of phenetically identical graftings the method of comparison of "pure" and "mixed" samples, which essentially reduces expenses for its carrying out, is offered. Efficiency of seed trees certification on reproductive structures's phenes is estimated. The genetic (allozyme) passports of all clones and the corrected scheme of their placing in investigated seed orchard are made.

Key words: genetic certification, *Pinus sylvestris*, clone, enzyme, electrophoresis

ВВЕДЕНИЕ

В связи с необходимостью исключения ошибок в маркировке родословных деревьев на клоновых лесосеменных плантациях (ЛСП) лесобразующих видов для продолжения селекционного процесса необходимо осуществить индивидуальное генотипирование. По данным "Рослесозащиты", на 2008 г. в России было отобрано около 37 тыс. плюсовых деревьев различных лесобразующих пород, потомствами которых создано 3,7 тыс. га ЛСП (Кобельков, 2008). При густоте около 200 шт./га на такой площади произрастает примерно 740 тыс. потомков плюс-деревьев, преимущественно вегетативного происхождения. При стоимости 1 образца (дерева) 0,5-1,5\$ на их генетическую паспортизацию потребуется 370000-1100000\$, или, с учетом необходимости паспортизации самих плюс-деревьев - около 12-35 млн.руб. Для сокращения затрат на проведение этой дорогостоящей операции разработан метод последовательной паспортизации, включающий фенетический и генетический этапы, и на одной из плантаций сосны в Алтайском крае осуществлен её первый этап (Кальченко, Тараканов, 2010).

Цель настоящего исследования – осуществить аллозимное генотипирование всех привитых деревьев на предварительно изученной по фенам ЛСП

сосны и на этой основе оценить эффективность фенетического этапа паспортизации. При этом были поставлены задачи: 1) оценить эффективность способа сопоставления "чистых" (однораметных) и "смешанных" (многораметных) образцов одноименных клонов для быстрого выявления случаев ошибочной маркировки рамет; 2) на исследуемой клоновой плантации выделить правильно и ошибочно маркированные деревья; 3) определить к какому клону относятся привитые деревья с утерянной маркировкой и деревья, по различным причинам не идентифицированные по фенам; 4) составить аллозимные паспорта всех изученных клонов и уточнить схему их размещения на исследуемой ЛСП.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом исследования является клоновая плантация сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., созданная привитыми саженцами сосны по стандартной технологии в 1988 году в Озерском лесничестве Алтайского края (ЛСП - 88) (табл. 1).

Результатом фенетического этапа паспортизации этой плантации стало разделение всех привитых деревьев на несколько категорий (Кальченко, Тараканов, 2010): 1) "Типичные" – одноименно маркированные привитые деревья, идентичные по признакам-фенам и составляющие подавляющее большинство рамет внутри соответствующих клонов; 2) "Нетипичные" – ошибочно маркированные

Работа выполнена при финансовой поддержке ИП СО РАН № 53, РФФИ 11-04-92226-Монг_а и РФФИ 11-04-00033-а

Таблица 1 - Общая характеристика клоновой плантации сосны обыкновенной ЛСП-88 (Кальченко, Тараканов, 2010)

Площадь, га	Число клонов, шт.	Число деревьев		
		Не привитых, шт. (%)	Привитых, шт. (%)	Итого, шт. (%)
3,0	47	59 (10,5)	501 (89,5)	560 (100)

привитые деревья, явно отличающиеся от типичных рамет соответствующих клонов по анализируемым фенам; 3) "Приблизительно похожие на типичные" – не уверенно идентифицируемые методами фенетики привитые деревья; 4) "Привитые деревья неизвестного происхождения" – деревья, для которых на схемах не указана их клоновая принадлежность; 5) «Не изученные методами фенетики» - преимущественно низкоурожайные

деревья, у которых отсутствовали генеративные органы. Все непривитые и большинство ошибочно маркированных деревьев были удалены при изреживании. После изреживаний схема плантации с учетом сходства по фенам приняла вид, отраженный на табл. 2. Для генетической паспортизации привитых деревьев, отнесенных к различным категориям (см. табл. 2), использовали метод аллозимного анализа.

Таблица 2 - Часть рабочей схемы ЛСП-88, на которой отражены результаты паспортизации деревьев методами фенетики

Номер ряда	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1		69	103		357		356нт		357~		356нт
2	17=			320		505=		506=		505=	
3	19=		45		501=		504=			507=	22
4		13		328		510=		283=			
5	357=		223		357=			282=		Пр	
6		356нт				505=		506=		505=	332=
7	22		325=		Пр		22		501=		
8		13		328		16/3		283=		510=	48
9	375=		73		48				223		
10		356нт				505=		506=		505-	514=

Примечания: 1) цифры в клетках таблицы – номера клонов; 2) различными индексами обозначены категории рамет, установленные по результатам фенетической паспортизации: «=» - «типичные»; «нт» - «нетипичные»; «~» - «приблизительно похожие на типичные»; «Пр» - «привитые деревья неизвестного происхождения»; отсутствие индекса при номере клона - «не изученные методами фенетики» деревья. Объяснения в тексте.

Материалом для исследования послужили вегетативные почки, собранные с отдельных деревьев. Гомогенизацию почек осуществляли в 1-2-х каплях экстрагирующего буфера 0,05 М Трис-НСl pH 7,7, содержащего поливинилпирролидон (3%), дитиотрейтол (0,06 %), трилон Б (0,02%) и β-меркаптоэтанол (0,05 %). Разделение экстрактов проводили методом горизонтального электрофореза в 13 %-ном крахмальном геле в трех буферных сис-

темах: I – морфолин-цитратной, pH 7,0 (Clayton, Tretiak, 1972), II – трис-цитратной, pH 8,5 / гидроксид лития-боратной, pH 8,1 (Ridgway, et al., 1970), III – трис- ЭДТА- боратной, pH 8,6 (Markert, Faulhaber, 1965). Составы гелевых и электродных буферов не отличались от рекомендуемых. Условия разделения экстрактов во всех буферных системах были одинаковыми: 6 часов при силе тока 40 mA и напряжении 170 V.

Таблица 3 - Ферментные системы, использованные для их электрофоретического разделения, буферные системы и используемые локусы

Фермент	Номер по К.Ф.	Буферная система	Локусы и число выявленных аллелей
Малатдегидрогеназа (MDH)	1.1.1.37.	I	<i>Mdh-2</i> (2) <i>Mdh-3</i> (2) <i>Mdh-4</i> (2)
Глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT)	2.6.1.1.	II	<i>Got-2</i> (5) <i>Got-3</i> (3)
Шикиматдегидрогеназа (SKDH)	1.1.1.25.	I	<i>Skdh-1</i> (5) <i>Skdh-2</i> (2)
Диафараза (DIA)	1.6.4.3.	III	<i>Dia-2</i> (2)
6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-PGD)	1.1.1.44.	I	<i>6-Pgd-2</i> (2)
Формиатдегидрогеназа (FDH)	1.2.1.2.	II	<i>Fdh</i> (4)
Фосфоглюкомутаза (PGM)	2.7.5.1.	III	<i>Pgm-1</i> (2)
Глутаматдегидрогеназа (GDH)	1.4.2.3.	III	<i>Gdh</i> (2)
Флюоресцентная эстераза (FL-EST)	3.1.1.2.	II	<i>Fe-2</i> (5)
Алкогольдегидрогеназа (ADH)	1.1.1.1.	III	<i>Adh-1</i> (2) <i>Adh-2</i> (4)

Гистохимическое окрашивание ферментов после электрофореза осуществляли по стандартным прописям (Brewer, 1970; Vallejos, 1983; Гончаренко, Падутов, 1988; Manchenko, 1994 и др.) с некоторыми модификациями.

Для идентификации клонов было использовано 15 полиморфных локусов (табл. 3), аллозимные варианты которых хорошо разделяются в указанных выше буферных системах. Обозначение ферментов, локусов и аллелей производили по Ф. Айала (1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде, чем изложить результаты исследований, отметим, что 2-х этапная паспортизация деревьев на клоновых плантациях осуществлена впервые. При этом в ходе генетической паспортизации «типичных» рамет, идентичных по фенетическим характеристикам, нами был использован способ сопоставления «чистых» (однораментных) и «смешанных» (многораментных) образцов. В таком случае *a priori* у каждого из клонов общее число образцов для аллозимного анализа можно сократить всего до двух: «контрольного» (из одной раметы) и «смешанного» (из всех остальных фенетически идентичных рамет). Если все раметы имеют

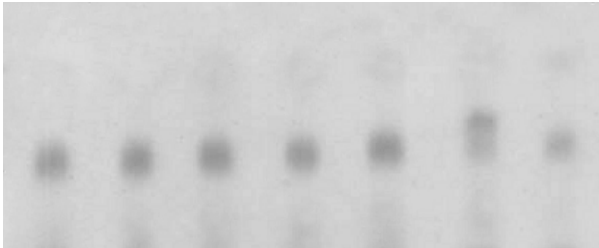


Рисунок 1 - Фореграмма глутаматдегидрогеназы шести «смешанных (многораментных)» и одного «контрольного» (последняя «дорожка») образцов почек от «типичных» рамет клона № 357 ($Gdh^{121/100}$). Выделяется предпоследний образец, «загрязненный» примесью чужеродного генотипа ($Gdh^{100/100}$), который при фенетическом анализе был ошибочно отнесен к «типичной» рамете клона № 357

одинаковый генотип, то «смешанный» образец должен быть идентичен «контрольному» образцу от единственной раметы этого же клона («контрольная» рамета по очевидным причинам не должна

включаться в «смешанный» образец). Теоретически сокращение затрат на генотипирование деревьев при таком подходе прямо пропорционально числу рамет в «смешанных» образцах, но оно лимитируется эффектом «разбавления» аллозимов от отдельных деревьев. Поэтому вначале был проведен специальный эксперимент, в ходе которого в смешанные образцы помещались почки от 2-х различных генотипов в соотношении от 1:1 до 10:1.

Оказалось, что эффективность выявления «чужеродного» генотипа достаточно высока при числе смешиваемых рамет до 4 штук на образец. При большем количестве рамет в образце по некоторым из локусов гомозиготы с примесью постороннего генотипа нечетко отличаются от гетерозигот, что может приводить к ошибкам в идентификации.

Таким образом, выборка из 138 «типичных» рамет 46 клонов была разбита на 29 «контрольных» и 58 «смешанных» образцов из 2-4 рамет. Из 58 шт. смешанных образцов было выявлено 4 «загрязненных» (рис. 1).

Для того чтобы ответить на вопрос, какие деревья обуславливают эффект «загрязнения», все раметы, входящие в «смешанный» образец, были проанализированы индивидуально. Это позволило выявить на схемах конкретные ошибочно маркированные деревья, которые не удалось правильно диагностировать на этапе фенетической паспортизации. Если принять данные аллозимной паспортизации за «идеальные» (в действительности идентификация клоновой принадлежности генетическими методами имеет вероятностную природу и зависит от числа исследуемых полиморфных локусов), то доля безошибочно идентифицированных по фенам привоев в выборке всех «типичных» рамет составляет: $136/138=97,1\%$ (табл. 4).

Привитые деревья всех остальных категорий были проанализированы индивидуально. В выборке «нетипичных» 2 дерева по их аллозимному генотипу оказались ошибочно отнесенными к этой категории (по составу аллозимов они идентичны «типичным» раметам соответствующих клонов). Это может быть вызвано существенными изменениями габитуса, который также принимался во внимание на этапе фенетической паспортизации, и генеративных структур вследствие повреждающего воздействия внешних условий (болезни, вредители, несовместимость привоя с подвоем и т.п.).

Таблица 4 - Итоги генетической паспортизации привитых деревьев на клоновой ЛСП-88

Оцениваемый показатель	Шт.	%
Доля привитых деревьев, генотипированных по аллозимным локусам	255/255	100
Доля деревьев, правильно отнесенных к «типичным» для соответствующих клонов на этапе фенетической паспортизации	134/138	97,1
Доля деревьев, правильно отнесенных к «нетипичным» для соответствующих клонов на этапе фенетической паспортизации	5/7	71,4
Доля деревьев с утраченной маркировкой, для которых восстановлена их вероятная клоновая принадлежность	13/24	54,2
Доля деревьев с утраченной маркировкой, которые относятся к неизвестным клонам	11/24	45,8

В выборке 24-х привитых деревьев с утраченной маркировкой, у которых отсутствует номер клона на схеме размещения, для 13 деревьев установлена их вероятная принадлежность к клонам, представленным на исследуемой плантации. Для 11 деревьев клоновая принадлежность в настоящий момент не установлена. При этом они четко дифференцируются на 2 группы, но клонов с таким генотипом нет среди маркированных деревьев данной плантации. В качестве примера некоторые из этих результатов приведены в табл. 5. Очевидно, задача идентификации неизвестных клонов будет решена в ходе расширения работ по данному направлению, предполагающему генотипирование как самих плюсовых деревьев, так и их потомков, представленных на других плантациях изучаемого региона.

Таблица 5- Результаты аллозимной идентификации клоновой принадлежности привитых не маркированных деревьев на ЛСП-88

Прививка с утраченной маркировкой (в скобках – номер строки и столбца на схеме размещения)	Предполагаемый № клона
Пр (11-16)	31
Пр (8-44)	31
Пр (6-44)	223
Пр (1-25)	223
Пр (9-45)	357
Пр (10-26)	507
Пр (2-32)	507
Пр (10-25)	x1
Пр (10-5)	x1
Пр (2-38)	x1
Пр (11-40)	x1
Пр (5-17)	x2
Пр (12-39)	x2
Пр (5-7)	x2
Пр (13-21)	x2

Примечание: «x1» и «x2» - клоны неизвестных плюс-деревьев.

Наиболее интересен вопрос об эффективности метода «смесей». В этой связи отметим, что сопоставление "чистых" и "смешанных" образцов может применяться при анализе как аллозимов, так и ДНК. Экономическую эффективность его применения (степень сокращения затрат на реактивы) можно оценить по отношению общего числа всех привитых деревьев на изучаемой плантации к числу проанализированных образцов.

В нашем случае это соответствует $255/149=1,71$. Очевидно, что чем точнее маркированы деревья на площади и чем больше число рамет в каждом клоне, тем выше будет показатель экономии средств при паспортизации. Например, при очень высоком качестве маркировки клонов, когда после этапа фенетической паспортизации все привитые деревья будут отнесены к категории "типичные", и хорошем представительстве клонов затраты на реактивы можно будет снизить практически в 3 раза. Возможно, что при осуществлении электрофореза ферментов в полиакриламидном геле, а также при анализе ДНК число рамет, смешиваемых в одном образце, можно будет

увеличить, что приведет к еще большей эффективности этого способа.

Основной практический итог проведенных исследований заключается в аллозимной паспортизации всех привитых деревьев и клонов, а также в корректировке схемы размещения клонов на исследуемой плантации. Полученные результаты подтверждают вывод о необходимости паспортизации всех деревьев на генетико-селекционных объектах, что необходимо для повышения эффективности селекционного процесса. В этой связи отметим, что доля неверно маркированных и не маркированных деревьев на исследуемой площади составила по нашим данным 11,0 %.

Данные, полученные в ходе фенетической и аллозимной паспортизации, будут использованы в дальнейшем для оценки уровня изменчивости клоновых плантаций, а также для изучения связей между генетически маркерными и количественными признаками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате генетической паспортизации клоновой плантации плюсовых деревьев сосны обыкновенной, осуществленной с помощью метода аллозимного анализа, генотипировано по 15 полиморфным локусам 255 привитых деревьев 46 клонов, и скорректирована схема их размещения на площади.

Сопоставление данных по фенетической паспортизации, осуществленной ранее, с данными настоящего этапа исследований позволило оценить эффективность паспортизации деревьев по фенам генеративных органов, которая составила около 97 %. Предварительная разбивка привитых деревьев на категории по данным фенетического анализа и использование способа сопоставления "чистых" (однораметных) и "смешанных" (многоаметных) образцов внутри фенетически однородных групп (клонов) позволяет сократить затраты на аллозимный анализ при использовании крахмального геля в 2-3 раза.

Уровень ошибок при маркировке клонов на исследуемой лесосеменной плантации составил 11 %. При этом выявлено 11 привитых деревьев 2-х неизвестных клонов. Это еще раз подтверждает вывод о генетической паспортизации, как обязательном элементе селекционного процесса.

Благодарности

Авторы выражают признательность А.Я. Ларионовой, А.Н. Кравченко и И.В. Тихоновой за ценные замечания и помощь в анализе результатов исследований, Л.И. Кальченко за сбор образцов.

БИБЛИГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Айала, Ф. Введение в молекулярную и эволюционную генетику / Ф. Айала; пер. с англ. А.Д. Базыкина. – М.: Мир, 1984. - 232 с.
Гончаренко, Г.Г. Руководство по исследованию древесных видов методом электрофоретического анализа изо-

- ферментов / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов - Гомель: БелНИИЛХ, 1988. - 66 с.
- Кальченко, Л.И. Поэтапная паспортизация деревьев на клоновых плантациях сосны обыкновенной: использование методов фенетики / Л.И. Кальченко, В.В. Тараканов // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т.27. - №1-2. – С. 87-90.
- Кобельков, М.Е. Лесное семеноводство на пороге перемен / М.Е. Кобельков // Лесная Россия. Лесное семеноводство. - 2008.- № 9. -С. 4-8.
- Brewer, G.J. Introduction to isozyme techniques / G.J. Brewer. - N.Y. - L.: Academ. press, 1970. - 186 pp.
- Clayton, J.W. Amino-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis / J. W. Clayton, D.N. Tretiak // J. Fisheries Research Board Canada.- 1972. – V. 29. – P. 1169-1172.
- Manchenko, G.P. Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels / G.P. Manchenko. - G.P CRC Press, Inc. - 1994. - 574 pp.
- Markert, C.L. Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish / C.L. Markert, I. Faulhaber // J. Exp. Zool. – 1965. - V. 159, N. 2. – P. 319-332.
- Ridgway, G.J. Polymorphisms in the esterases of Atlantic herring / G.J. Ridgway, S.W. Sherburne, R.D. Lewis // Trans. Amer. Fish. Soc. - 1970. - V. 99. - P. 147-151.
- Vallejos, C.E. Enzyme activity staining / C.E. Vallejos // Isozymes in plant genetics and breeding / Ed. by S.D. Tanksley, T.J. Orton.- Amsterdam: Elsevier Sci.Publ., 1983. – P. 469-516.

Поступила в редакцию 18 января 2012 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.

УДК 630*.232.11:582.475

РАЗВИТИЕ ЛЕСНОГО СЕМЕНОВОДСТВА В СИБИРИ (К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ДОКТОРА С.-Х. НАУК, ПРОФЕССОРА, ЗАСЛУЖЕННОГО ДЕЯТЕЛЯ НАУКИ РСФСР Т.П. НЕКРАСОВОЙ (1911-1993))

А.И. Земляной

Западно-Сибирский филиал Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
630082 Новосибирск, ул. Жуковского 100/1; e-mail: zemlyanoyalex38@mail.ru

В статье освящена история развития лесного семеноводства хвойных в Сибири, непосредственно связанная с научной деятельностью проф. Т.П. Некрасовой - заведующей лабораторией плодоношения лесных пород в Биологическом институте (1952-1974гг), а с 1975 по 1985гг. – в Институте леса и древесины СО АН СССР. Классические исследования биологии и экологии семенования хвойных с использованием морфо-физиологических методов, проведенные под руководством Т.П. Некрасовой, явились новым направлением в развитии теории селекционного семеноводства. Научные исследования проф. Т.П. Некрасовой и ее учеников заложили основы селекционного семеноводства хвойных в Сибири, а ее имя вошло в анналы истории лесной науки России: статья о ее деятельности включена в Лесную энциклопедию (2006).

Ключевые слова: хвойные, лесное семеноводство, морфолого-физиологический метод, селекция

The article deals with the history of development of conifers seed improvement for the period of 1952-1985, directly connected with the scientific activity of prof. T.P. Nekrasova – the head of the forest fruit-bearing laboratory of the Institute of Forest, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences. Under the direction of T.P. Nekrasova the classical research into biology and ecology of conifers seed bearing, with use of morphological and physiological methods had the new trend in the development of the theory of selection seed-improvement. The scientific research of T.P. Nekrasova and her followers has formed the basis for selection seed improvement of conifers in Siberia. The Article about her research is included in the Forest encyclopedia (2006).

Key words: conifers, forest seed improvement, morphological-physiological methods, selection

9 ноября 2011 года исполнилось 100 лет со дня рождения доктора с.-х. наук, профессора, заслуженного деятеля науки РСФСР Тамары Петровны Некрасовой, создавшей новое морфолого-физиологическое направление в изучении репродуктивной биологии лесных древесных растений и внесшей весомый вклад в развитие научного семеноводства и селекции хвойных Сибири.

Т.П. Некрасова родилась в Санкт-Петербурге, в семье рабочего - металлста. Несмотря на очень трудное детство (в 6 лет умер ее отец), Тамара Петровна, благодаря трудолюбию, упорству и врожденным способностям, смогла в 1929 г. поступить и в 1933 г. успешно закончить биологический факультет Ленинградского университета по специальности геоботаника, после чего была оставлена для обучения в аспирантуре под руководством известного геоботаника Б.Н. Городкова.

В 1937 г. Тамара Петровна защищает кандидатскую диссертацию на тему: “Альпийская и субальпийская растительность Чуна-Тундры (Кольский полуостров)” и до 1941 г. продолжает работать в Лапландском и Кандалакшинском заповедниках, исследуя совместно со своим мужем – орнитологом Г.А. Новиковым семенование ели и сосны в экстремальных условиях Севера.

В начале Великой Отечественной войны Т.П. Некрасова эвакуировалась сначала в Пермскую область, а затем в Алтайский край, где

работала в Отделе народного образования г. Барнаула и преподавала в техникуме. После войны она возвращается в Мурманскую область и с 1945 по 1950 гг. работала старшим научным сотрудником Кольской базы АН СССР, а в 1950-1952 гг. - ученым секретарем биостанции АН СССР “Борок”, директором которой в то время был прославленный исследователь Арктики – начальник первой экспедиции на Северный полюс Иван Иванович Папанин.

Статьи по материалам исследований предвоенных и первых послевоенных лет: “Репродукция ели на Кольском полуострове” и “О двудомности лапландской сосны” были опубликованы в Ботаническом журнале – в 1948 и 1954 гг., соответственно. Эти работы, собственно, и явились началом переквалификации Т.П. Некрасовой из геоботаника в исследователя половой репродукции хвойных.

Интересный факт. Статья “О двудомности лапландской сосны” еще до ее печати была передана главным редактором Ботанического журнала академиком В.Н. Сукачевым заведующему лабораторией селекции Института леса проф. Л.Ф. Правдину. Сохранилась записка Л.Ф. Правдина, в которой он отмечает, что с удовольствием прочел эту статью, дает к ней свои комментарии и сообщает о том, что пересылает Тамаре Петровне свою статью “Половой диморфизм у сосны обыкновенной”. В 1952 г. Т.П. Некрасова переезжает в г. Новосибирск, где

продолжает исследования биологии семеношения хвойных в Отделе леса Биологического института Западно-Сибирского филиала Академии наук СССР. В 1955 г. ею был организован Кабинет, а в 1962 г. – лаборатория плодоношения лесных пород сначала из 6-ти, а позднее – из 10-ти человек. В 1975 г. эта лаборатория в составе Отдела леса вошла под юрисдикцию Института леса и древесины СО АН СССР. В исследованиях репродуктивных процессов хвойных Т.П. Некрасова опиралась на научные труды родоначальников лесного семеноводства: В.В. Огиевского, А.В. Фомичева, А.Н. Соболева, С.З. Курдиани, Н.П. Кобранова, а также на классические работы проф. Е.Г. Мининой по биологии плодоношения дуба.

Благодаря большой целеустремленности и неумной энергии Т.П. Некрасова создала благоприятную атмосферу для творческой работы всех сотрудников и аспирантов лаборатории. На начальном этапе основное внимание было уделено исследованиям количественных показателей урожая хвойных, изменчивости их в разных эколого-географических условиях и по годам. На втором этапе изучались особенности биологии репродуктивных процессов, а на третьем этапе проводились опыты по стимуляции семеношения хвойных на семенных участках и плантациях.

В 1956 году Т.П. Некрасова сделала перевод и опубликовала конспект знаменитой работы шведского ученого Линквиста о практике лесной селекции в Швеции, где лесное семеноводство уже в те годы базировалось на использовании семян лучших (плюсовых) деревьев, отобранных по энергии роста, качеству стволовой древесины и устойчивости к различным факторам. Эта работа послужила для Т.П. Некрасовой стимулом для изучения индивидуальной изменчивости семеношения деревьев кедров сибирского, а позднее (1962-1966 гг.) – для проведения ее аспирантом Н.П. Мишуковым исследований по селекционной оценке сосновых насаждений Приобских боров, результаты которых были обобщены в его кандидатской диссертации (1966).

В разветвлении всесторонних и глубоких исследований по репродуктивной биологии кедров сибирского большую роль сыграла “Научно-производственная конференция по комплексному использованию и воспроизводству кедровых лесов” (Новосибирск, 1959). Участникам этой конференции Т.П. Некрасова демонстрировала свои опытные участки и пробные площади в таежных и припоселковых Базойских кедровниках Томской области. Она рассказала о закономерностях расположения генеративных ярусов в кроне кедров и на учетных ветвях модельных деревьев показала как определять по следам от опавших шишек величину урожая за истекший десятилетний период.

После этой конференции Т.П. Некрасова с большим энтузиазмом принялась за выполнение

четко сформулированной на этой конференции Л.Ф. Правдиным (1960) программы исследований генеративных процессов у кедров сибирского. К этой работе были подключены аспиранты: Н.Ф. Храмова – проводила опыты по прививкам черенков кедров на саженцы сосны обыкновенной, В.Н. Воробьев – исследовал семеношение кедров в Северо-Восточном Алтае, Н.А. Воробьева – изучала физиологию генеративных процессов у кедров, А.И. Земляной – исследовал особенности семеношения кедров в связи с высотной поясностью в Горном Алтае. Результаты исследований по кедров указанным выше аспирантов были оформлены в качестве успешно защищенных кандидатских диссертаций.

Проведенные Т.П. Некрасовой обширные и глубокие исследования семеношения кедров сибирского нашли свое отражение в ее монографиях: “Методы оценки и прогнозов урожая кедров сибирского” (1960), “Плодоношение кедров в Западной Сибири” (1961) и в многочисленных статьях, которые были обобщены в докторской диссертации, защищенной в 1967 г. в Институте леса и древесины СО АН СССР. Дополненные новыми исследованиями материалы диссертации в 1972 г. были изданы в виде классической монографии: “Биологические основы семеношения кедров сибирского”, которая до сих пор не потеряла своего значения и сейчас является настольной книгой новых поколений исследователей проблем кедров.

Т.П. Некрасова уделяла большое внимание изучению генеративных процессов и семеношения сосны обыкновенной, по результатам этих работ была опубликована монография: “Плодоношение сосны в Западной Сибири” (1960). Ее исследования семеношения хвойных сибирского отражены в совместной с аспирантом А.П. Рябинковым монографии “Плодоношение хвойных сибирского” (1978). По инициативе Т.П. Некрасовой впервые в России были проведены исследования пыльцевого режима хвойных с использованием пыльцеулавливателя конструкции финского ученого Сарваса. Результаты этих исследований подробно изложены в монографии: “Пыльца и пыльцевой режим хвойных в Сибири” (1983). В отдельной главе этой книги приведены данные ее аспиранта В.М. Каледы по пыльцевому режиму березы. В 1983 г. он успешно защитил кандидатскую диссертацию по биологии семеношения березы повислой в лесостепи Западной Сибири.

Главным в деятельности Т.П. Некрасовой был девиз: Laborere! Laborere! Laborere! (Работать! Работать! Работать!), который сопровождал всю ее творческую жизнь. В своих исследованиях она стремилась найти применение научных результатов в производстве. Это стремление было по достоинству оценено начальником Новосибирского управления лесного хозяйства С.И. Кабалиным. Уникальное содружество - своеобразный тандем

науки, в лице профессора Т.П. Некрасовой и производства, в лице руководителя управления С.И. Кабалина - очень благоприятно отразилось как на развитии исследований по семеноводству хвойных, так и на внедрении их в практику лесного хозяйства. В широких масштабах была проведена селекционная инвентаризация лучших кедровников с отбором в них и аттестацией плюсовых деревьев кедра в Кольванском, Болотнинском и Пихтовском лесхозах, а также селекционная оценка высокопродуктивных насаждений сосны обыкновенной в Бердском, Дубровинском, Новосибирском и Сузунском лесхозах.

Для глубоких исследований биологии семеношения хвойных при помощи Управления лесного хозяйства были созданы стационары в Болотнинском, Кольванском и Маслянинском лесхозах. В качестве основной базы исследований был выбран Бердский спецлесхоз, в котором проводились первые в Сибири исследования пыльцевого режима хвойных, а также эксперименты по доопылению мегастробиллов сосны обыкновенной и кедра сибирского и внесению удобрений на семенных участках и плантациях. Под руководством Т.П. Некрасовой научными сотрудниками ее лаборатории совместно с работниками семеноводческой станции отработывались все звенья технологии создания селекционно-семеноводческих объектов (клоновых архивов, маточных и лесосеменных плантаций) с непосредственным их участием в заготовке черенков с плюсовых деревьев кедра, сосны обыкновенной, лиственницы, ели и прививке их на саженцы, а также посадке привитых саженцев на плантациях по специально разработанным схемам. Созданные в Бердском спецлесхозе опытные объекты постоянной лесосеменной базы использовались для демонстрации участникам многих научных конференций, почти ежегодно проводимых в 1960-1980 годы в Академгородке Новосибирского научного центра СО АН СССР.

Значительные научные достижения и практическая их реализация в лесхозах Новосибирской области создали предпосылки для проведения в апреле 1973 г. 1-го Международного симпозиума по половой репродукции хвойных с участием ученых из 12-ти стран Европы и Северной Америки, что способствовало укреплению международных научных связей, повышению уровня исследований по селекционному семеноводству и подтвердило признание научных достижений руководимой Т.П. Некрасовой лаборатории плодоношения лесных пород. В 1985 г. был проведен 2-й Международный симпозиум, на котором были подведены итоги исследований за последние 12 лет.

Благодаря многолетним исследованиям репродуктивной биологии хвойных лабораторией проф. Т.П. Некрасовой совместно с научными сотрудниками Новосибирской лесной селекционной лаборатории в Бердском

спецлесхозе на площади 250 га создан уникальный во всей Сибири единый генетико-селекционный комплекс (ЕГСК), в котором вступившие в репродуктивную фазу клоны деревьев кедра, сосны обыкновенной, лиственницы сибирской и ели сибирской могут полностью обеспечить генетически улучшенными семенами потребности не только Новосибирской области, но и соответствующих лесосеменному районированию соседних регионов.

Классические исследования биологии и экологии семеношения хвойных с использованием морфолого-физиологических методов явились новым направлением в развитии теории селекционного семеноводства и нашли свое отражение в публикациях проф. Т.П. Некрасовой и научных сотрудников ее лаборатории, в т.ч.: 7 монографий, 3-х тематических сборников и более 200 научных статей, а также в разработке и внедрении в производство 10 методических рекомендаций по лесному семеноводству. По результатам научных исследований сотрудниками лаборатории были успешно защищены 2 докторских и 7 кандидатских диссертаций. На созданных в 1975-2000 гг. селекционных объектах – клоновых архивах и семенных плантациях хвойных научными сотрудниками Западно-Сибирского филиала Института леса СО РАН проводятся дальнейшие углубленные исследования.

Заложенные Т.П. Некрасовой научные традиции нашли свое продолжение в созданной её первым учеником Н.П. Мишуковым Новосибирской лаборатории ЦНИИ лесной генетики и селекции, осуществлявшей научное руководство созданием лесосеменной базы хвойных в Сибирском Федеральном округе. После ухода Т.П. Некрасовой на заслуженный отдых в 1985 г. лаборатория плодоношения лесных пород была перебазирована в г. Томск и на ее основе д.б.н. В.Н. Воробьевым был организован Отдел кедровых лесов, преобразованный в 1990 г. в Институт экологии и природных комплексов. В 2004 г. подразделения этого научного учреждения вошли в состав Института мониторинга климатических и экологических систем (ИМКЭС) Томского научного центра СО РАН. Исследования по кедровой тематике проводятся в трех лабораториях этого института. Наиболее интересные и значимые результаты по изучению репродуктивной биологии и селекции кедра получены в лаборатории дендрэкологии, возглавляемой бывшим аспирантом лаборатории плодоношения лесных пород, а в настоящее время - д.б.н. С.Н. Горошкевичем, плодотворно развивающим идеи профессора Т.П. Некрасовой. За период с 1985 по 2012 гг. сотрудниками этих научных подразделений по кедровой тематике защищено 10 кандидатских и 2 докторских диссертации, а также опубликовано более 250 статей.

Научные исследования проф. Т.П. Некрасовой

и ее учеников заложили основы селекционного семеноводства хвойных в Сибири, получили масштабное развитие и широкое признание не только в России, но и за рубежом. Имя доктора с.-х. наук, профессора, заслуженного деятеля науки РСФСР Т.П. Некрасовой, создавшей новое направление семеноводстве и селекции хвойных, вошло в анналы истории лесной науки России: статья о ее деятельности включена в Лесную энциклопедию (2006).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ РАБОТ НЕКРАСОВОЙ Т.П.

- Некрасова, Т.П. Очерк растительности Лапландского заповедника / Т.П. Некрасова // Тр. Ленинградского общества естествоиспытателей.- 1935.- Т. LXIV.- Вып. 2.- С. 239-272.
- Некрасова, Т.П. Репродукция ели на Кольском Севере / Т.П. Некрасова // Бот. журн.- 1948.- Т. XXXIII.- С. 239-248.
- Некрасова, Т.П. "О двудомности лапландской сосны" / Т.П. Некрасова // Бот. журн.- 1954.- Т. XXXIX.- С. 579-583.
- Некрасова, Т. П. Итоги и задачи работы по лесному семеноводству в Западной Сибири / Т.П. Некрасова // Сборник статей по результатам исслед. в области лесного хозяйства и лесной промышленности в таежной зоне СССР.- М.-Л.: Изд. АН СССР, 1957.- С. 125-132.
- Некрасова, Т. П. Семенные годы и проблема прогноза урожая у хвойных древесных пород / Т.П. Некрасова // Труды по лесному хоз-ву.- 1957.- Вып. 3.- С. 185-191.
- Некрасова, Т. П. Состояние и перспективы лесного семенного дела в Западной Сибири / Т.П. Некрасова // Труды по лесному хоз-ву.- 1958.- Вып. 4.- С. 281-288.
- Некрасова, Т. П. Плодоношение пихты сибирской. Сообщение 1 / Т.П. Некрасова, Н.Г. Сакович // Изв. СО АН СССР.- 1958.- № 10.- С. 107-116.
- Некрасова, Т. П. Плодоношение пихты сибирской. Сообщение 2 / Т.П. Некрасова, Н.Г. Сакович // Изв. СО АН СССР.- 1959.- № 1.- С. 130-135.
- Некрасова, Т. П. О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов Pinus / Т.П. Некрасова // Бот. журн.- 1959.- Т. 44.- № 7.- С. 975-978.
- Некрасова, Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири / Т.П. Некрасова.- Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960.- 131 с.
- Некрасова, Т. П. Методы оценки и прогноза урожая кедрового сибирского / Т.П. Некрасова.- Новосибирск: Изд. СО АН СССР, 1960.- 35 с.
- Некрасова, Т. П. К вопросу о динамике урожая у пихты сибирской / Т.П. Некрасова // Труды по лесному хоз-ву Сибири.- 1960.- Вып. 5.- С. 87-95.
- Некрасова, Т. П. Биологические основы организации орехопромысловых хозяйств / Т.П. Некрасова // Труды по лесному хоз-ву Сибири.- 1960.- Вып. 6.- С. 151-159.
- Некрасова, Т. П. Плодоношение кедра в Западной Сибири / Т.П. Некрасова // Новосибирск: Изд. СО АН СССР, 1961.- 70 с.
- Некрасова, Т. П. Строение корневой системы кедра сибирского и его значение в повышении урожая семян / Т.П. Некрасова // Труды по лесному хоз-ву Сибири.- 1964.- Вып. 8.- С. 145-155.
- Некрасова, Т. П. К истории лесного семеноводства / Т.П. Некрасова // Там же, с. 77-93.
- Некрасова, Т. П. Индивидуальная изменчивость кедра сибирского по содержанию жира в семенах / Т.П. Некрасова, В.А. Петрова // Изв. СО АН СССР. Серия биол.-мед. наук.- 1965.- № 4.- Вып. 1.- С. 64-67.
- Некрасова, Т. П. Влияние погоды на урожай семян хвойных пород / Т.П. Некрасова // Докл. к IV Мировому лесному конгрессу.- М.: Лесная промышленность, 1966.- С. 428-433.
- Некрасова, Т. П. Заложение и развитие почек у кедра сибирского / Т.П. Некрасова // Изв. СО АН СССР. Серия биол.-мед. наук.- 1966.- № 12.- Вып. 3.- С. 62-66.
- Некрасова, Т. П. Динамика накопления масла и созревание семян кедра сибирского / Т.П. Некрасова, В.А. Петрова // Изв. СО АН СССР. Серия биол.-мед. наук.- 1966.- № 4.- Вып. 1.- С. 39-43.
- Некрасова, Т. П. Содержание азота и генеративные процессы у кедра сибирского / Т.П. Некрасова, В.А. Петрова // Изв. СО АН СССР. Серия биол. мед. наук.- 1967.- № 5.- Вып. 1.- С. 40—47.
- Некрасова, Т. П. К эмбриологии кедра сибирского / Т.П. Некрасова // Цитология и генетика культурных растений. Под редакцией проф. Д. Ф. Петрова.- Новосибирск: Наука, 1967.- С. 150-167.
- Neckrasova, T.P. The initiation and early development of the reproductive buds in the cedar Pine // Intern. sympos on biology of Woody plants. Arbor.- Mlyany, 1967.- P. 47-51.
- Neckrasova, T.P. Die Embryoentwicklung bei der Sibirischen Zeder // Proc. of the International Symposium "Physiology, Ecology, and Biochemistry of Germination".- Greifswald, 1967.- P. 109-112.
- Некрасова, Т. П. Биология семеношения кедра сибирского. Автореф... докт. с.-х. наук.- Красноярск, 1967.- 49 с.
- Некрасова, Т. П. Морфогенез генеративных органов пихты сибирской / Т.П. Некрасова // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук.- 1970.- № 10.- Вып. 2.- С. 35-41.
- Некрасова, Т. П. Припоселковые кедровники как потенциальная база семеноводства кедра сибирского / Т.П. Некрасова // Эффективность использования ресурсов и их восстановление в Западной Сибири.- 1971.- Новосибирск: Новосибир. обл. правление НТО лесной промышл. и лесн. хоз., С. 248—255.
- Neckrasova, T.P. Development of Seeds and Seed Production in Cedar Pine // Abstr. of the Papers of the Meeting of IUFRO section 22, Comm. Inst. Forestalis Fenniae, 1971.- V. 74.- N 6.- 32 p.
- Некрасова, Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского / Т.П. Некрасова // Новосибирск: Наука, 1972.- 274 с.
- Некрасова, Т. П. Рост и плодоношение у сосны обыкновенной / Т.П. Некрасова // Изв. СО АН СССР.- 1972.- № 15.- Вып. 3.- С. 45-53.
- Некрасова, Т. П. Мейоз в материнской клетке пыльцы кедра сибирского / Т.П. Некрасова // Изв. СО АН СССР.- 1973.- № 15.- Вып. 3.- С. 120-121.
- Некрасова, Т. П. Краткий обзор исследования морфогенеза и эмбриологии хвойных / Т.П. Некрасова // Половая репродукция хвойных. Ч.1.- Новосибирск: Наука, 1973.- С. 14-33.
- Некрасова, Т. П. О потерях урожая у хвойных пород / Т.П. Некрасова // Лесоведение.-1974.- № 4.- С. 3-8.

- Некрасова, Т. П. О трофических условиях генеративного развития хвойных / Т.П. Некрасова // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири.- Новосибирск: Наука, 1974.- С. 119-127.
- Некрасова, Т. П. Цикличность плодоношения кедра сибирского / Т.П. Некрасова // Биология семенного размножения хвойных.- Новосибирск: Наука, 1974.- С. 70-75.
- Некрасова, Т. П. Содержание сахаров, азотистых веществ и смолы в побегах кедра сибирского / Т.П. Некрасова, Н.В. Карпенко // Там же, С. 127—140.
- Некрасова, Т. П. Области семенной продуктивности кедра сибирского / Т.П. Некрасова, Н.П. Мишуков // Там же, С. 3-15.
- Некрасова, Т. П. Рефрактометрический индекс концентрации клеточного сока у кедра сибирского / Т.П. Некрасова // Изв. СО АН СССР.- 1975.- № 10.- Вып. 2.- С. 25-30.
- Некрасова, Т. П. Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных пород / Т.П. Некрасова // Лесоведение.- 1976.- № 6.- С. 37-43.
- Некрасова, Т. П. Пыльцевая продукция сосны и кедра / Т.П. Некрасова // Исследование лесов Западной Сибири.- Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1977.- С. 3-8.
- Некрасова, Т. П. Потери шишек и семян в потенциальных урожаях у пихты сибирской / Т.П. Некрасова // Лесоведение.- 1978.- № 2.- С. 38-45.
- Некрасова, Т. П. Плодоношение пихты сибирской / Т.П. Некрасова, А.П. Рябинков // Новосибирск: Наука, 1978.- 152 с.
- Некрасова, Т. П. Партеноспермия и партенокопия у пихты сибирской / Т.П. Некрасова // Изв. СО АН СССР.- 1978.- № 10.- Вып. 2.- С. 100-103.
- Некрасова, Т. П. Биология пыльцы пихты сибирской / Т.П. Некрасова // Изв. СО АН СССР.- 1978.- № 15.- Вып. 3.- С. 22-26.
- Некрасова, Т. П. Массовое доопыление как метод повышения семенной продуктивности и генетического улучшения потомства сосны / Т.П. Некрасова, А.И. Земляной // Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов. Тезисы докл. и сообщ. на Всес. научн.-техн. совещании. Ч. II.- М., 1980.- С. 411-414.
- Земляной, А.И. Методика отбора плюсовых деревьев кедра сибирского по семенной продуктивности / А.И. Земляной, Т.П. Некрасова.- М.: Госкомитет СССР по лесному хозяйству, 1980.- 21 с.
- Некрасова, Т. П. Разнокачественность пыльцы сосны обыкновенной по содержанию крахмала / Т.П. Некрасова // Лесоведение.- 1981.- № 3.- С. 30-35.
- Земляной, А.И. Отбор и оценка плюсовых деревьев кедра сибирского по семеношению / А.И. Земляной, Т.П. Некрасова // Лесное хозяйство.- 1981.- №11.- С. 27-30.
- Некрасова, Т. П. Содержание основных элементов питания в хвое сосны обыкновенной в культурах / Т.П. Некрасова, И.Е. Чулкова // Плодоношение лесных пород Сибири.- Новосибирск: Наука, 1982.- С. 129-136.
- Некрасова, Т. П. Развитие исследований по биологии плодоношения хвойных древесных пород в СССР / Т.П. Некрасова // Плодоношение лесных пород Сибири.- Новосибирск: Наука, 1982.- С. 4-25.
- Некрасова, Т. П. Стимулирование плодоношения сосны удобрением / Т.П. Некрасова // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Ч. II.- Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1982.- С. 48.
- Некрасова, Т. П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири / Т.П. Некрасова.- Новосибирск: Наука, 1983.- 169 с.
- Некрасова, Т. П. Значение эффективности опыления для урожая семян хвойных / Т.П. Некрасова // Лесоведение.- 1983.- № 5.- С. 3-7.
- Некрасова, Т.П. Изучение биологии и экологии семенного размножения хвойных Западной Сибири / Т.П. Некрасова, В.Н. Воробьев // Сб. экология семенного размножения хвойных Сибири. К 30-летию деятельности лаборатории лесных пород.- Красноярск, 1984.- С. 103-117.

Поступила в редакцию 24 января 2012 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.

УДК 630*165.3

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ АРХИВА КЛОНОВ СОСНЫ КЕДРОВОЙ СИБИРСКОЙ (*PINUS SIBIRICA*) В ЗАПАДНО-САЯНСКОМ ОЛХ

А.А. Ибе., И.В. Чубугина, Г.М. Лозицкая, И.П. Дыгало, Е.Н. Шапрун, В.В.Беляев

Филиал ФГУ «Рослесозащита»-«ЦЗЛ Красноярского края»
660036 Красноярск, Академгородок, 50 «а», корп.2; e-mail: aaibis@mail.ru

Проведена работа по инвентаризации и оценке состояния архивных плантаций в Западно-Саянском ОЛХ Красноярского края. Установлено, что состояние деревьев на архиве в целом хорошее. Деревья на блоках №1 и №2 интенсивно плодоносят и не повреждены энтомовердителями.

Ключевые слова: сосна кедровая сибирская, плюсовые деревья, архив клонов, сохранность

The inventory and assessment of the archives state of plantations in the West-Sayan OLN Krasnoyarsk Territory were conducted. It is established that state of trees on the archive is good. The trees on the archive intensively fruit and is not damaged plant pests.

Key words: *Pinus sibirica*, plus trees, archive of clones, safety

ВВЕДЕНИЕ

Сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour.) – наиболее ценная лесообразующая древесная порода таежной зоны, занимающая важное место в экосистемах Сибири и России в целом. Леса с преобладанием кедра – это почти 40 млн. га или до 10 % покрытой лесом площади России. Кедровые леса, бесспорно, самые сложные и продуктивные среди сибирских и дальневосточных экосистем, национальное богатство и гордость России. Они имеют важное экономическое, экологическое и социальное значение.

Важнейшим этапом в развитии селекции и семеноводства сосны кедровой сибирской является создание объектов ЕГСК, в том числе архивов клонов уникальных генотипов плюсовых деревьев. Под архивом клонов понимают насаждения, создаваемые клонами (вегетативным потомством) плюсовых деревьев в целях сохранения их генотипов, изучения и оценки наследственных свойств по общим и специфическим комбинационным способностям сохранять в семенном потомстве ценные селектурируемые признаки (свойства) (Указания..., 2000).

На 01.01.2010 г., согласно данным ФБУ «Рослесозащита», в Красноярском крае и Республике Хакасии числится 311,8 га лесосеменных плантаций хвойных пород, 26,6 га архивов клонов плюсовых деревьев, 35,4 га испытательных культур плюсовых деревьев, 985,1 га постоянных лесосеменных участков, в том числе 15 га улучшенных, 327,4 га плюсовых насаждений и 1295 шт. плюсовых деревьев, 2556 га лесных генетических резерватов, 47,1 га географических культур, 22,5 га маточных плантаций.

На данный момент самый крупный архив клонов сосны кедровой сибирской создан в Западно-Саянском ОЛХ Красноярского края. (12,73 га). Цель работы – оценка состояния архива клонов сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour.) в

Западно-Саянском опытном лесном хозяйстве Красноярского края.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили на архивной плантации плюсовых деревьев сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour.), созданной в Западно-Саянском опытном лесном хозяйстве. Суммарная площадь плантации составляет 12,73 га. Архив клонов сосны кедровой сибирской располагается вблизи поселка Ермаковское Ермаковского района Красноярского края (высота над уровнем моря 300 – 320 м) (Савельев, Третьякова, 2011).

Плантация создана Ю.А. Череповским 6 – 7 – летними саженцами. в 1995 – 2000 г.г. Черенки были взяты с плюсовых деревьев сосны кедровой сибирской, произрастающих в Красноярском крае, республике Хакасии, Новосибирской и Томской областях. Каждый ряд плантации состоит из 12-15 деревьев (рамет). Схема посадки – прямоугольная с расстоянием между центрами площадок 8×6 метров, 208 посадочных мест на 1 га, по одному саженцу в посадочное место.

Исследования проводили по общепринятым методикам (Кобранов, 1930; Огиевский, Хиров, 1967; Доспехов, 1979).

В 2010 - 2011 г.г. сотрудниками филиала ФБУ «Рослесозащита» «Центр защиты леса Красноярского края» была проведена работа по инвентаризации, оценке состояния данного архива, и отобраны образцы хвои с каждого дерева. Изучали основные таксационные показатели деревьев, сохранность и общее состояние клонов по блокам архива.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В среднем по архиву сохранность деревьев составила 88,2±1,65 % (табл. 1). Состояние клонов – хорошее, повреждения энтомовердителями не

Таблица 1 - Результаты инвентаризации архива клонов сосны кедровой сибирской в Западно-Саянском ОЛХ

Показатели	№ блока (поля)				
	1	2	3	4	5
Год закладки	1995	1996–1997	1998–1999	1999	2000
Площадь блока, га	4,25	3,03	1,33	1,8	2,32
Количество клонов	56	42	12	17	46
Количество привитых растений каждого клона, шт.	841	631	277	271	754
Сохранность, %	87,6	85,7	89,9	69,0	89,4

наблюдаются. Исключение составил четвертый блок, в котором отмечалось массовое поражение снежным шютте (*Phacidium infestans*).

На блоках №1 и №2 деревья вступили в фазу интенсивного плодоношения в 15-16 лет, тогда как в естественных насаждениях сосна кедровая сибирская начинает плодоносить в 50-80-летнем возрасте. Количество шишек на одном дереве варьирует от 2 до 90 шт. Шишки – средней величины, собраны в пучки по 1-4 шт. Семенные чешуи шишек имеют пластинчатую форму, реже встречается бугристая. На деревьях отмечаются единичные завязи будущего года (1-2 шт.) Хвоя зеленая, узколинейная, длиной 8,8–13,8 см.

Кроме того, нами были дополнительно измерены таксационные показатели клонов сосны кедровой сибирской на 1-м блоке архивной плантации

(табл. 2). Из таблицы 2 видно, что количество деревьев в рядах блока №1 варьируют от 8 до 15 шт. В связи с проведением ежегодных агротехнических и лесоводственных уходов, приведших к устранению не желательной травянистой и древесной растительности, средняя протяженность крон деревьев на данном блоке составила 4,1–5,7 м, что фактически соответствует высоте деревьев.

Отсутствуют данные генетической оценки плюсовых деревьев сосны кедровой сибирской, произрастающих на юге Красноярского края и республике Хакасии. Оценка проводится через создание испытательных культур. Именно испытательные культуры позволяют оценить плюсовые деревья по их семенным потомствам, выращенным в однородных или новых экологических условиях (Бондарев, Кальченко, 2010).

Таблица 2 - Таксационные показатели клонов сосны кедровой сибирской на 1-м блоке архива Западно-Саянского ОЛХ

№ клона	Количество деревьев в ряду	Высота, м	Диаметр ствола,		Диаметр кроны,		Протяженность кроны, м
			см	м	м	м	
275/20	13	5,7	7,3	4,4	5,7		
277/22	15	5,5	6,5	4,9	5,5		
280/25	15	5,3	6,3	5,2	5,3		
281/26	14	5,0	5,2	4,3	4,9		
282/27	13	5,1	10,6	3,6	5,0		
283/28	8	4,9	9,1	3,9	4,9		
284/29	15	5,0	9,8	4,2	5,0		
002	14	5,4	9,9	4,3	5,4		
285/31	14	5,6	10,6	4,0	5,6		
286/32	14	5,6	11,2	4,2	5,6		
287/33	15	4,8	9,9	4,0	4,8		
288/34	13	5,0	11,2	3,5	5,0		
337/68	15	4,3	9,4	3,2	4,3		
321/52	14	4,4	8,8	3,4	4,3		
142/1	10	4,5	9,5	3,8	4,5		
145/4	13	4,2	9,4	3,9	4,1		

В отделе генетики и селекции филиала ФБУ «Рослесозащита» «Центр защиты леса Красноярского края» проведена работа по генетической идентификации клонов и соответствующих плюсовых деревьев RAPD-методом анализа ДНК, в результате чего были составлены схемы фактического размещения клонов сосны кедровой сибирской на блоках №№ 1-3. Соответствие клонов заявленным генотипам плюсовых деревьев составило: на блоке №1 – 97,7 %, на блоке №2 – 87,9 % и на блоке №3 – 67,2 %. Полученные данные заносятся в единую систему генетической паспортизации лесосеменных объектов России.

В связи с неоднозначными данными по блокам №4 и №5 архивной плантации требуется дополнительная генетическая идентификация плюсовых

деревьев и их клонов микросателлитным (SSR) анализом ДНК.

ВЫВОДЫ

На основании проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1. В целом состояние клонов сосны кедровой сибирской на архивных плантациях Западно-Саянского ОЛХ оценивается как хорошее. В среднем по архиву сохранность деревьев составила 88,2 %. На блоках №1 и №2 архива отмечается интенсивное плодоношение деревьев.

2. На блоке №4 деревья характеризуются удовлетворительным состоянием, их сохранность составила 69 %.

3. Для уточнения схем фактического размещения клонов сосны кедровой сибирской на 4-м и 5-м блоках архивной плантации Западно-Саянского ОЛХ и их соответствия заявленным генотипам плюсовых деревьев необходима генетическая идентификация микросателлитным (SSR) анализом ДНК.

4. Необходима генетическая оценка плюсовых деревьев сосны кедровой сибирской, представленных в архиве, через создание испытательных культур.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Бондарев, А.Я. О состоянии объектов ЕГСК в Алтайском крае. Перспективы / А.Я. Бондарев, Л.И. Кальченко // Хвойные бореальной зоны. – 2011. – Т. 27, № 1-2. –

С. 46 – 49.

Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. – М.: Колос, 1979. – 416 с.

Кобранов, Н.П. Обследование и исследование лесных культур / Н.П. Кобранов. – Л.: 1930. – 102 с.

Огиевский, В.В. Обследование и исследование лесных культур / В.В. Огиевский, А.А. Хиров. - Ленинград: 1967. - 54 с.

ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесостроительные. Методы закладки. – М.: ЦБНТИлесхоз, 1983. – 31 с.

Савельев, С.С. Особенности половой репродукции клоновой прививочной плантации кедрового сибирского в Западно-Саянском опытно-лесном хозяйстве / С.С. Савельев, И.Н. Третьякова // Вестник КрасГАУ. – 2011. – №8. – С. 80 – 83.

Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации: утв. Федер. службой лес. хозяйства России 11.01.2000. – М., 2000. – 197 с.

Поступила в редакцию 30 ноября 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ МАРКЕРОВ В ИЗУЧЕНИИ ГЕНОФОНДА ЕЛИ ФИНСКОЙ *PICEA X FENNICA* (REGEL) КОМ. В КАРЕЛИИ

А.А. Ильинов¹, Л.В. Топчиева², Б.В. Раевский¹

¹Институт леса Карельского научного центра РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, д.11, ИЛ КарНЦ РАН; e-mail: institute@forest.akadem.ru

²Институт биологии Карельского научного центра РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, д.11, ИБ КарНЦ РАН

Анализ генетической структуры 9 малонарушенных и 2 производных популяций ели финской на территории Республики Карелия, проведенный с помощью ПЦР-метода, показал, что все 5 исследованных микросателлитных локусов были полиморфными. Всего обнаружено 43 аллеля. Уровень генетического разнообразия северотаежных малонарушенных ельников оказался ниже по сравнению со среднетаежными. Высоким уровнем разнообразия характеризовались генетические резерваты, представленные производными древостоями из средней подзоны тайги. В целом, карельские популяции ели финской характеризовались высокими показателями генетической изменчивости ($A=2,4-5,8$; $ne=1,34-2,89$; $Ho=0,13-0,41$; $He=0,22-0,57$, $P_{99\%}=60-100\%$), особенно по сравнению с данными, полученными ранее с помощью анализа изоферментов.

Ключевые слова: микросателлиты, генетическая структура, малонарушенные популяции, генетическое разнообразие, ПЦР

Genetic structure of *Picea x fennica* 9 primeval populations and 2 secondary ones have been investigated in Karelia. As a result, all 5 microsatellite loci were found to be polymorphous. Totally 43 allele were revealed. The rate of genetic diversity for northern taiga spruce stands turned out to be low compared to middle taiga ones. Forest genetic reserves with middle taiga secondary spruce forests proved to have high level of of genetic diversity ($A=2,4-5,8$; $ne=1,34-2,89$; $Ho=0,13-0,41$; $He=0,22-0,57$, $P_{99\%}=60-100\%$) especially compared with the results of isozyme analysis which had been done earlier.

Key words: microsatellites, genetic structure, primeval populations, genetic diversity, PCR

ВВЕДЕНИЕ

Территория Карелии входит в состав обширной зоны интрогрессивной гибридизации *Picea. abies* L. Karst и *P. obovata* Ledeb. (Бобров, 1978). Здесь преобладает в основном ель гибридная или финская *P. x fennica* (Regel) Kom. с примесью на севере и северо-востоке Карелии деревьев с признаками ели сибирской, а на юге и юго-западе – ели европейской. Кроме того, в Карелии сохранились малонарушенные еловые массивы, минимально затронутые хозяйственной деятельностью человека. Изучение подобных объектов имеет фундаментальное значение, поскольку позволяет получить информацию о генетических процессах в нативных популяциях древесных растений.

Одним из основополагающих элементов и необходимым условием сохранения биологического разнообразия является создание и развитие системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Изучению видового разнообразия растений в пределах ООПТ Карелии уделялось пристальное внимание (Кравченко, Кузнецов, 1995; Kravchenko et al., 2000). В то же время практически не изученным остался аспект внутривидового фенотипического и генетического разнообразия основных видов-эдификаторов, играющих главную средообразующую роль в лесных экосистемах. До сих пор не

дана оценка уровня генетического разнообразия, нет описания генетической структуры нативных ценопопуляций этих видов.

Применение в популяционно-генетических исследованиях лесообразующих видов традиционных молекулярных методов, таких, как элетрофорез изоферментов, ограничено в связи с низким уровнем межпопуляционного генетического разнообразия этих видов. Проблему позволяет решить микросателлитный анализ, основанный на применении в качестве маркеров коротких повторяющихся последовательностей ДНК – микросателлитов (SSR, single sequence repeats). Среди преимуществ этого метода – относительная простота в использовании и высокая эффективность при выявлении различий в генетическом разнообразии на меж- и внутривидовом уровне.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования служили малонарушенные еловые массивы Республики Карелия (рис. 1). Для изучения особенностей фенотипического и генетического разнообразия ели финской в северной подзоне тайги были заложены постоянные пробные площади (ППП): две – на территории национального парка (НП) «Паанаярви» (Паанаярви 1 и 2); две – в прибалтийских ельниках на территории заказника «Поньгомский» (Поньгома 1 и 2). В средней подзоне тайги заложены две ППП на территории НП «Водлозерский» (Водлозеро 1 и 2).

Работа поддержана грантом Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие»

Для сравнения было заложено две ППП в генетических резерватах ели, выделенных в производных ельниках, возобновившихся естественным путем после рубки столетней давности, когда эта территория принадлежала Финляндии (средняя подзона тайги, Северное Приладожье, Сортавала и Хелюля). Кроме этого, для изучения генетической структуры и особенностей генетического разнообразия малонарушенных популяций *P. х fennica* дополнительно был взят материал в НП «Паанаярви» на г. Кивакка, на границе леса и тундры (Кивакка 1), и в пределах горной тундры (Кивакка 2), а также на о-ве Пежостров в Белом море. Пробные площади закладывались в соответствии с ОСТ 56-69-83 (1993).

Для изучения особенностей фенотипического разнообразия исследовали изменчивость количественных признаков, характеризующих размеры и форму шишек и семенных чешуй и чаще всего используемых в качестве диагностических параметров для оценки внутривидового фенотипического разнообразия хвойных видов (Путенихин, 1993).

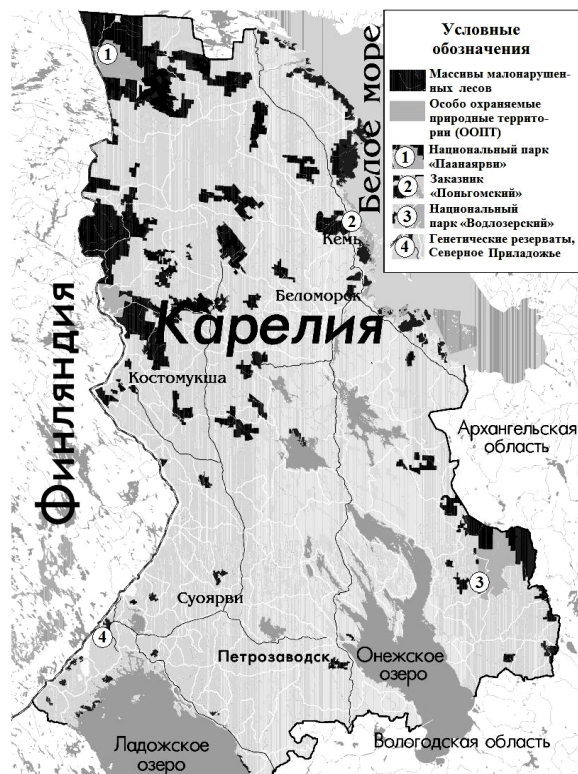


Рисунок 1 - Пункты сбора материала: 1. национальный парк «Паанаярви»; 2. заказник «Поньгомский»; 3. Национальный парк «Водлозерский»; 4. Северное Приладожье, генетические резерваты

Оценку уровня фенотипического разнообразия проводили с помощью интегрального показателя – обобщенного коэффициента вариации CV_o , предложенного Л.А. Животовским (1980), и учитывающего весь комплекс исследуемых признаков. В качестве дополнительного критерия фенотипического разнообразия использовали анализ формовой

структуры популяций по типу семенных чешуй на основе вычисления коэффициента Бакшаевой (Правдин, 1975), для чего на каждой ППП отбирали шишки со 100-150 деревьев.

Изучение генетической структуры малонарушенных популяций ели проводили с использованием образцов хвои текущего года, собранных с модельных деревьев. Анализ генетической структуры и оценку уровня генетического разнообразия исследованных популяций проводили с использованием 5 микросателлитных маркеров, характеризующихся высоким уровнем полиморфизма - UAPsTG25, UAPgAG105, UAPgAG150 (Scotti et al., 2002) и EATC2C06 и EATC1C10 (Hodgetts et al., 2001). Ядерную ДНК выделяли с помощью наборов Axuprep Multisource Genomic DNA Miniprep Kit фирмы Axugen. Фрагментный анализ ПЦР-продуктов проводили с помощью капиллярного электрофореза на приборе «ДНК сиквенатор CEQ 8000» фирмы Beckman Coulter (США).

Основные показатели генетической изменчивости (число аллелей на локус A , эффективное число аллелей n_e , полиморфность $P_{99\%}$, наблюдаемая H_o и ожидаемая H_e гетерозиготность), анализ подразделенности и дифференциации, генетические дистанции Неи (D_N) определяли с помощью программы GenAlEx 6.2 (Peakall R., Smouse P.E., 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фенотипическое разнообразие. Исследование фенотипической изменчивости проводилось с привлечением комплекса количественных параметров, характеризующих размеры и форму шишек и семенных чешуй. В табл. 1 представлены средние значения изученных признаков.

Самые северные паанаярвские ельники отличаются минимальными размерами шишек и семенных чешуй по сравнению с прибеломорскими и водлозерскими, а также с другими ранее исследованными ельниками Карелии (Ильинов, 1998). Паанаярви 1 по этим признакам уступает даже популяциям Мурманской области, расположенным значительно севернее (Ильинов и др., 2006). Здесь, возможно, проявляется влияние суровых климатических условий. Напротив, приладожские ельники, расположенные на крайнем юго-западе Карелии, отличаются максимальными средними значениями параметров шишек и семенных чешуй. Таким образом, обнаруживается тенденция – при переходе от северных популяций к южным увеличиваются абсолютные показатели размеров шишек и семенных чешуй, шишки характеризуются более вытянутой формой с более вытянутыми верхушками семенных чешуй. Можно сказать, что в этом направлении усиливается влияние ели европейской.

Для оценки уровня фенотипического разнообразия на внутривидовом уровне по всему комплексу рассмотренных признаков для каждой популяции были определены обобщенные

Таблица 1 – Индивидуальная изменчивость количественных параметров шишек и семенных чешуй в карельских популяциях ели финской

Популяции	N	Диаметр шишки, D (мм)	Длина шишки, L (мм)	Кэфф. формы шишки, D / L (мм)	Длина семенной чешуи, h (мм)	M±m/CV (%)		Относит. ширина чешуи, l / h	Длина верхней части чешуи, h' (мм)	Кэфф. Бакшаевой, l / h*2)
						Ширина семенной чешуи, l (мм)	Длина семенной чешуи, h (мм)			
НП "Паанаярви"										
Паанаярви 1	58	$17,41 \pm 0,30$ 12,97	$58,98 \pm 1,26$ 16,29	$0,30 \pm 0,01$ 12,03	$16,48 \pm 0,27$ 12,45	$12,38 \pm 0,16$ 9,85	$0,76 \pm 0,01$ 7,59	$5,45 \pm 0,09$ 12,64	$0,88 \pm 0,01$ 10,78	
Паанаярви 2	81	$18,30 \pm 0,23$ 11,43	$62,96 \pm 1,14$ 16,3	$0,30 \pm 0,01$ 14,89	$17,30 \pm 0,19$ 9,96	$13,11 \pm 0,17$ 11,59	$0,76 \pm 0,01$ 7,66	$5,79 \pm 0,08$ 12,75	$0,89 \pm 0,01$ 13,98	
Приблноморье, заказник "Поньгомский"										
Поньгома 1	73	$18,45 \pm 0,26$ 11,98	$64,46 \pm 1,19$ 15,62	$0,30 \pm 0,01$ 13,58	$17,82 \pm 0,25$ 12,13	$13,22 \pm 0,19$ 12,1	$0,75 \pm 0,01$ 10,36	$6,00 \pm 0,11$ 15,51	$0,91 \pm 0,02$ 16,33	
Поньгома 2	105	$18,73 \pm 0,20$ 11,05	$68,70 \pm 0,99$ 14,73	$0,28 \pm 0,01$ 12,09	$18,08 \pm 0,19$ 10,72	$13,27 \pm 0,14$ 10,47	$0,74 \pm 0,01$ 10,78	$6,08 \pm 0,09$ 14,84	$0,92 \pm 0,01$ 13,92	
Пежостров	28	$19,05 \pm 0,43$ 11,82	$64,56 \pm 1,44$ 11,8	$0,30 \pm 0,01$ 15,36	$17,84 \pm 0,34$ 9,98	$13,07 \pm 0,21$ 8,66	$0,73 \pm 0,01$ 6,3	$5,92 \pm 0,16$ 14,45	$0,91 \pm 0,02$ 12,29	
НП "Водлозерский"										
Водлозеро1	100	$22,11 \pm 0,23$ 10,56	$84,86 \pm 1,24$ 14,57	$0,26 \pm 0,01$ 10,27	$21,98 \pm 0,23$ 10,38	$15,66 \pm 0,16$ 10,49	$0,72 \pm 0,01$ 8,8	$8,37 \pm 0,14$ 16,36	$0,96 \pm 0,02$ 16,91	
Водлозеро 2	106	$22,49 \pm 0,19$ 8,84	$88,06 \pm 1,27$ 14,86	$0,26 \pm 0,01$ 11,54	$21,25 \pm 0,21$ 10,38	$14,92 \pm 0,17$ 11,97	$0,70 \pm 0,00$ 7,2	$8,23 \pm 0,12$ 15,39	$0,92 \pm 0,01$ 15,16	
Генетические резерваты, Северное Приладожье										
Сортавала	113	$21,90 \pm 0,19$ 9,46	$88,81 \pm 1,28$ 15,28	$0,25 \pm 0,01$ 14,53	$21,90 \pm 0,26$ 12,57	$15,27 \pm 0,15$ 10,74	$0,70 \pm 0,01$ 8,81	$8,67 \pm 0,14$ 16,56	$1,14 \pm 0,02$ 14,85	
Хелюля	108	$21,53 \pm 0,19$ 9,05	$88,50 \pm 1,27$ 14,86	$0,25 \pm 0,01$ 11,95	$20,94 \pm 0,21$ 10,19	$14,50 \pm 0,14$ 10,22	$0,69 \pm 0,01$ 8,04	$8,04 \pm 0,09$ 11,82	$1,12 \pm 0,01$ 12,74	

Примечание. N-количество деревьев; M-среднее значение; m-стандартная ошибка среднего; CV-коэффициент изменчивости.

коэффициенты вариации CV_0 .

Анализ показал (рис. 2), что значение этого интегрального параметра слабо варьировало у карельских популяций от 4,5 (северотаежные Паанаярви 1 и 2, и среднетаежная Хелюля) до 5,6 (северотаежные Поньгома 1 и Пижостров). С учетом полученных ранее данных (Ильинов, 1998; Ильинов и др., 2006) прослеживается тенденция к росту этого показателя в направлении от северных ельников (Мурманская обл., $CV_0=2,55$) к южным (Подпорожье, Ленинградская обл., $CV_0=9,36$). Для карельских ельников не выявлено какой-либо закономерности в варьировании этого параметра в зависимости от географического положения места произрастания популяций.

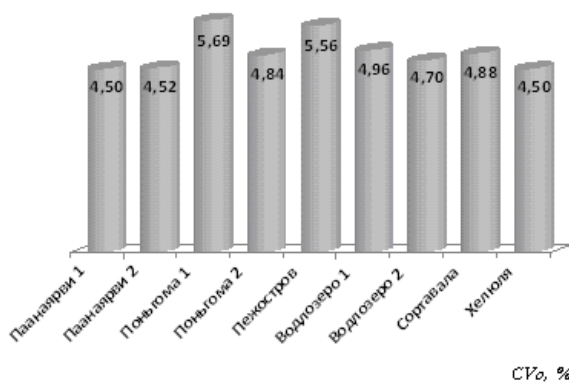


Рисунок 2 - Уровень фенотипического разнообразия карельских популяций ели финской по обобщенному коэффициенту вариации CV_0

Для характеристики фенотипической структуры популяций ели был использован количественный показатель, характеризующий форму семенной чешуи (коэффициент Бакшаевой). Оказалось (рис. 2), что карельские популяции из северотаежной подзоны, а также среднетаежная популяция Водлозеро 2 близки по формовой структуре и представлены, главным образом гибридными формами, близкими к ели сибирской (73,15 - 86,50 %). Ели гибридной формы, близкие к *P. abies*, составили от 13,50 % до 24,07 %. Присутствие деревьев родительских видов было единичным. Напротив, у среднетаежных популяций Сортавала и Хелюля доминировали деревья гибридной формы, близкие к *P. abies* (60,18 - 88,89 %) и ели европейского типа (10,19-15,93 %). Интересно, что популяция Водлозеро 1 по формовой структуре занимает промежуточное положение между северными и южными популяциями. Таким образом, можно сказать, что карельские популяции ели представлены, главным образом, гибридными формами, причем при переходе от северных к южным популяциям доминирование переходит от *var. obovata* к *var. europea* (рис. 2).

Анализ фенотипической изменчивости карельских малонарушенных популяций ели финской

подтвердил выявленную ранее (Ильинов, 1998) тенденцию – усиление влияния ели европейской от северотаежных ельников к среднетаежным. Обнаруженные особенности фенотипического разнообразия ели указывают на существенную роль процессов интрогрессивной гибридизации в дифференциации на фенотипическом уровне исследованных популяций ели финской.

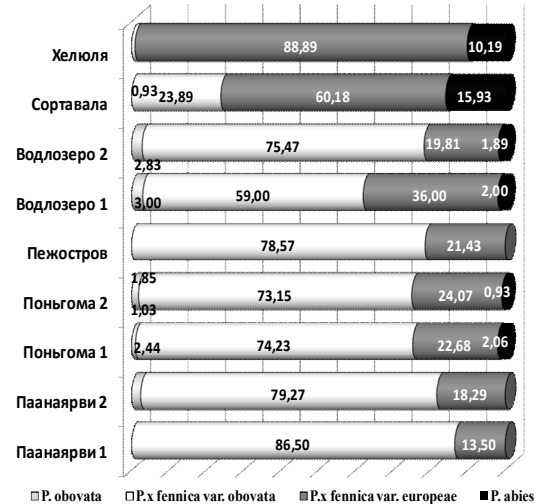


Рисунок 3 - Формовая структура карельских популяций ели финской по типу семенных чешуй (в %)

Генетическое разнообразие малонарушенных популяций ели. Анализ генетической структуры карельских популяций показал (табл. 2), что все использованные микросателлитные локусы оказались полиморфными. Всего было выявлено 43 аллеля. Южные популяции отличаются более высоким уровнем аллельного разнообразия, особенно по редким (с частотой менее 5%) аллелям. Мономорфными оказались: прибалтийские популяции по локусу UAPsTG25; Кивакка 2 и Водлозеро 2 – по локусу UAPgAG105; Поньгома 1 по локусу EATC2C06. Наибольшее количество уникальных аллелей (найденных только в одной популяции), обнаружено в среднетаежных приладожских популяциях – 5 и 6 аллелей в Сортавале и Хелюле соответственно. По одному уникальному аллелю обнаружено в Паанаярви 2, Водлозере 1 и 2. Таким образом, исследованные популяции различаются как по аллельному составу, так и по соотношению аллелей.

Результаты анализа генетического разнообразия малонарушенных популяций ели финской представлены в табл. 3. Среднетаежные популяции (НП «Водлозерский, Приладожье») выделяются более высокими значениями большинства параметров генетической изменчивости. Интересно, что генетические резерваты, представленные производными ельниками, характеризуются максимальными значениями изменчивости по сравнению с малонарушенными водлозерскими популяциями. Возможной причиной этого явления могут быть условия произрастания (климатические, почвенно-

Таблица 2 - Генетическая структура карельских популяций ели финской, выраженная в частотах встречаемости аллелей по пяти микросателлитным локусам

Локус	Ал- лель	Популяции										
		Паана- ярви 1	Паана- ярви 2	Кивак- ка 1	Кивак- ка 2	Понь- гома1	Понь- гома 2	Пеж- остров	Водло- зеро1	Водло- зеро 2	Сорта- вала	Хелюля
UAPgTG25	98	n = 30	n = 31	n = 29	n = 10	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 29
	100	0,050	0,016						0,133	0,033	0,067	0,259
	102								0,217	0,350	0,117	0,293
	104	0,950	0,952	0,845	0,900	1,000	1,000	1,000	0,033	0,133	0,017	0,052
	106								0,150	0,283	0,533	0,207
	110				0,050				0,250	0,200	0,217	0,172
	112			0,017					0,217		0,033	0,017
	114		0,016	0,138	0,050							
	116		0,016									
	UAPgAG105	156	n = 30	n = 31	n = 29	n = 10	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30
158											0,033	0,069
160		0,867	0,984	0,983	1,000	0,983	0,967	0,917	0,767	1,000	0,717	0,810
162		0,067	0,016			0,017					0,017	0,034
164		0,067		0,017			0,033	0,083	0,233		0,217	0,052
166												0,017
168											0,017	
142		n = 30	n = 31	n = 29	n = 10	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 29
144		0,733	0,581	0,552	0,850	0,800	0,300	0,317	0,350		0,150	0,138
146		0,067	0,048	0,034	0,050	0,017	0,017	0,083	0,450	0,167	0,350	0,224
148		0,033	0,226	0,241		0,033		0,217	0,150	0,317	0,233	0,362
150				0,103			0,083	0,033		0,200	0,050	0,138
152		0,083					0,350	0,117		0,133	0,050	0,121
154		0,083					0,150		0,033	0,133	0,033	
156										0,017	0,017	
158			0,145		0,100	0,150	0,100	0,233	0,017	0,033		
160											0,067	
162										0,017		
164										0,033		
EATC2C06	136	n = 30	n = 31	n = 29	n = 10	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 29
	139	0,133	0,065	0,138		0,100		0,017	0,033		0,117	0,034
	142	0,733	0,839	0,724	0,950	0,800	1,000	0,933	0,933	0,933	0,717	0,810
	145								0,067			
	148											0,052
	151							0,017	0,017		0,017	0,034
	154			0,034	0,050	0,017		0,033			0,017	
	157	0,133	0,081	0,103		0,07			0,017		0,133	0,069
	160		0,016			0,017						
	EATC1C10	149	n = 30	n = 31	n = 29	n = 10	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30
152		0,833	0,903	0,983	0,450	0,767	0,200	0,783	0,783	0,283	0,767	0,431
155		0,133	0,097	0,017		0,050	0,300	0,150	0,183	0,433	0,233	0,379
158		0,033			0,150	0,050	0,200	0,067		0,267		0,155
161					0,400	0,133	0,300			0,017		
167									0,033			0,034

Примечание. n - количество изученных деревьев.

гидрологические и т.п.), наиболее благоприятные в данном регионе. При сравнении уровня наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности была выявлена интересная закономерность – уровень *Ho* был меньше уровня *He*, в популяциях Поньгома 2, Водлозеро 2 и Хелюля – более чем в 2 раза, что указывает на имеющийся значительный дефицит гете-

розигот в карельских популяциях относительно ожидаемого по Харди-Вайнбергу. Подобное явление наблюдалось в исследовании Е.А. Мудрик с соавт. (2008), посвященном геногеографическим исследованиям ели европейской, сибирской и гибридной. Авторы высказывают предположение о том, что, возможно, это связано с присутствием

Таблица 2 - Уровень генетического разнообразия в карельских популяциях *Picea x fennica*

Популяции	n	M±m				P _{99%} %
		A	ne	Ho	He	
Паанаярви 1	30	3,20±0,49	1,47±0,13	0,30±0,07	0,30±0,06	100
Паанаярви 2	31	3,20±0,49	1,44±0,26	0,20±0,07	0,24±0,10	100
Кивакка 1	29	3,20±0,58	1,57±0,30	0,15±0,05	0,28±0,12	100
Кивакка 2	10	2,40±0,40	1,46±0,29	0,30±0,16	0,23±0,11	80
Поньгома 1	30	3,20±0,74	1,34±0,13	0,19±0,08	0,22±0,08	80
Поньгома 2	30	2,80±0,97	2,18±0,71	0,13±0,10	0,31±0,18	60
Пежостров	30	3,20±0,86	1,87±0,66	0,16±0,10	0,28±0,14	80
Водлозеро 1	30	4,00±0,71	2,43±0,72	0,31±0,13	0,46±0,12	100
Водлозеро 2	30	3,80±1,07	2,76±0,75	0,15±0,09	0,46±0,17	80
Сортавала	30	5,80±1,32	2,55±0,59	0,41±0,04	0,54±0,08	100
Хелюля	29	5,40±0,40	2,89±0,63	0,23±0,06	0,57±0,10	100

Примечание. A – среднее число аллелей на локус; ne – эффективное число аллелей на локус; Ho и He – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность соответственно; P_{99%} – полиморфность по 99 % критерию.

«нуль»-аллелей, а также может отражать наличие самоопыления и других форм инбридинга в популяциях ели.

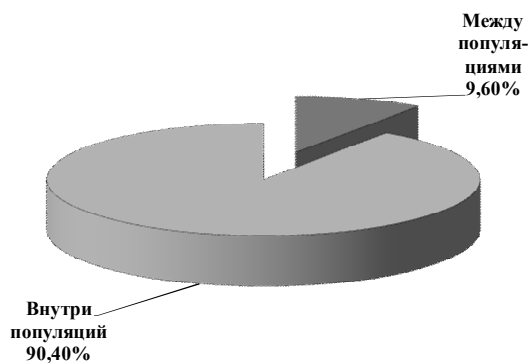


Рисунок 4 - Соотношение различных уровней внутри-видового генетического разнообразия ели финской

В целом, исследованные популяции ели финской характеризуются довольно высоким уровнем генетического разнообразия по микросателлитным

локусам, особенно по сравнению с данными, полученными ранее (Ильинов, 1998) с помощью анализа изоферментов (Ho=0,193; He=0,181; P_{99%}=63,4 %).

Таким образом, различия в уровне генетического разнообразия карельских популяций можно объяснить как особенностями условий произрастания в исследованной части ареала ели финской, так и различным соотношением микроэволюционных процессов в популяциях, среди которых, несомненно, одно из главных мест принадлежит интрогрессивной гибридизации.

Представляет интерес анализ подразделенности – изучение структуры всей генетической изменчивости, выявленной для северокарельских популяций (рис. 4). Оказалось, что на долю индивидуальной (внутри-популяционной) изменчивости приходится наибольшая доля (более 90 %) от выявленного генетического разнообразия, а на долю межпопуляционной составляющей – около 10 %. Найденное соотношение свидетельствует о довольно высоком уровне генетической дифференциации ели финской в Карелии.

Для количественной оценки уровня межпопу-

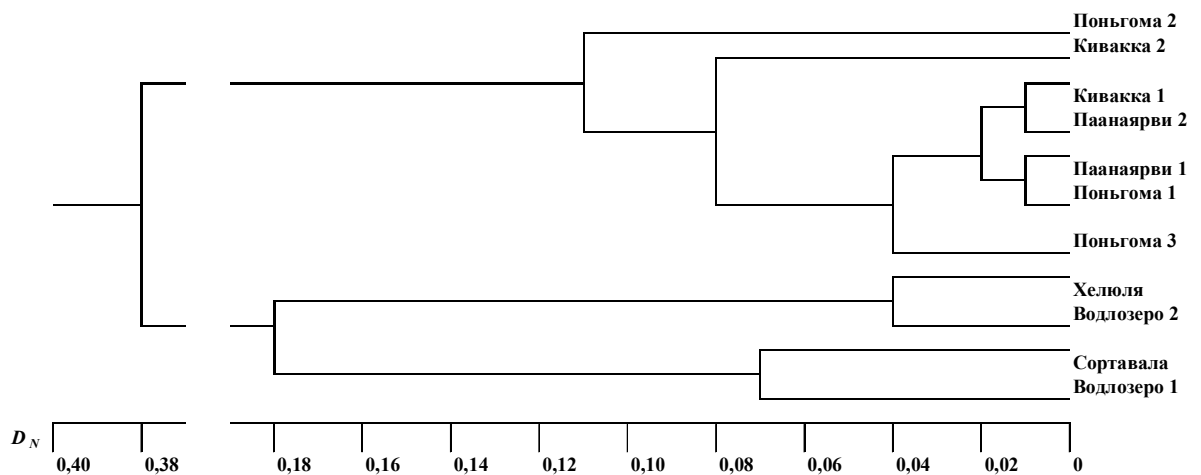


Рисунок 5 - Дендрограмма сходства карельских популяций ели финской по генетическому расстоянию Nei (D_N)

ляционной генетической дифференциации были произведены вычисления генетических дистанций Неи (Nei, 1978). Более наглядно результаты этих вычислений можно представить в виде дендрограммы сходства, построенной на основе матрицы расстояний с помощью метода UPGMA (рис. 5). Наиболее генетически близки между собой оказались паанаярвские популяции, Поньгома 1 и Пежостров. Обособленно находятся популяция Поньгома 2 и горная Кивакка 2. В другой кластер вошли среднетаежные популяции. Расстояние между средне- и северотаежными популяциями в среднем составляет 0,38, что подтверждает выявленный с помощью AMOVA-анализа высокий уровень дифференциации карельских популяций. Высокие значения генетического расстояния позволяют отнести северотаежные и среднетаежные популяции к разным группам популяций *P. x fennica*.

ВЫВОДЫ

1. Анализ фенотипической изменчивости карельских малонарушенных популяций ели финской подтвердил выявленную ранее тенденцию усиления влияния ели европейской от северотаежных ельников к среднетаежным.
2. Исследованные популяции ели представлены, главным образом, гибридными формами, причем при переходе от северных к южным популяциям доминирование переходит от *var. obovata* к *var. europea*.
3. Для карельских ельников не выявлено какой-либо закономерности в варьировании уровня внутривидовой фенотипической изменчивости в зависимости от географического положения места произрастания популяций.
4. Обнаруженные особенности фенотипической изменчивости ели указывают на существенную роль процессов интрогрессивной гибридизации в дифференциации на фенотипическом уровне исследованных популяций ели финской.
5. Анализ генетической структуры карельских популяций *P. x fennica* обнаружил, что все использованные микросателлитные локусы оказались полиморфными. Всего выявлено 43 аллеля. Исследованные популяции различаются как по аллельному составу, так и по соотношению аллелей. Северотаежные популяции характеризует меньший уровень аллельного разнообразия по сравнению со среднетаежными популяциями.
6. Популяции ели финской характеризовались довольно высоким уровнем генетического разнообразия по микросателлитным локусам, особенно по сравнению с данными, полученными ранее с помощью анализа изоферментов.
7. Выявленный с помощью AMOVA-анализа высокий уровень дифференциации карельских популяций подтверждается высокими значениями генети-

ческих дистанций Неи. Высокие значения генетического расстояния между северотаежными и среднетаежными популяциями позволяют отнести их к разным группам популяций.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Животовский, Л.А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков / Л.А. Животовский // Журнал общей биологии. – 1980. – Т. XLI. – № 2. – С. 177-191.
- Ильинов, А.А. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура ели финской *Picea. x fennica* (Regel) Ком. в Карелии Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01. / А.А. Ильинов. – Петрозаводск, 1998. – 25 с.
- Ильинов, А.А. Фенотипическая и генетическая структура популяций ели финской в условиях промышленного загрязнения в Мурманской обл. / А.А. Ильинов, Д.В. Политов, Л.В. Исаева // Современные экологические проблемы Севера: матер. конф. с междунар. уч. – Апатиты, 2006. – С. 123-128.
- Кравченко, А.В. Состояние и распространение в Карелии видов высших сосудистых растений, включенных в Красную книгу России / А.В. Кравченко, О.Л. Кузнецов // Флористические исследования в Карелии. – Петрозаводск, 1995. Вып. 2. – С. 20-42.
- Мудрик, Е. А. Применение микросателлитных маркеров в географических исследованиях хвойных // Е.А. Мудрик, М. М. Белоконов, Ю. С. Белоконов, Д. В. Политов // Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований. Организмы, популяции, экосистемы: проблемы и пути сохранения биоразнообразия: мат. Всерос. конф. с междунар. уч. – Вологда, 2008. С. 78-81.
- Правдин, Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР / Л.Ф. Правдин – М.: Наука, 1975. – 180 с.
- Пугенихин, В.П. Лиственница Сукачева на Южном Урале (изменчивость, популяционная структура и сохранение генофонда) / В.П. Пугенихин – Уфа: УНЦ РАН, 1993. - 195 с.
- Hodgetts, R.B. Development of microsatellite markers for white spruce (*Picea glauca*) and related species / R.B. Hodgetts, M.A. Aleksyuk, A. Brown, C. Clarke, E. Macdonald, S. Nadeem, D. Khasa // Theoretical and Applied Genetics. – 2001. – V. 102. – P. 1252-1258.
- Kravchenko, A. Bakalin V., Fadeeva M. Biodiversity of vascular plant. Lichen and hepatic flora of the old-growth forests in the Green belt of Russian Karelia / A. Kravchenko, V. Bakalin, M. Fadeeva // Biodiversity of old-growth forests and its conservation in northwestern Russia. Regional Environmental Publications – 2000. – V. 158. – P. 7-64.
- Nei, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals / M. Nei // Genetics. – 1978. – V. 89. – P. 583-590.
- Peakall, R. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research / R. Peakall, P.E. Smouse // Molecular Ecology Notes. – 2006. – № 6. – P. 288-295.
- Trinucleotide microsatellites in Norway spruce (*Picea abies*): their features and development of molecular markers / I. Scotti, F. Magni, G.P. Pagila, M. Morgante // Theoretical and Applied Genetics. – 2002. – V. 106. – P. 40-50.

Поступила в редакцию 30 декабря 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.

УДК 630*165.3

ГЕНЕТИКО-СЕЛЕКЦИОННЫЕ ОБЪЕКТЫ КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR.) В РЕСПУБЛИКЕ АЛТАЙ: СТРУКТУРА, СТРАТЕГИЯ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Ю.Н. Ильичев

Западно-Сибирский филиал Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
630082 Новосибирск, ул. Жуковского, 100/1; e-mail: tarhan8@mail.ru

Рассмотрены этапы создания генетико-селекционных объектов кедр, их структура и актуальное состояние. Выявлены основные отклонения объектов от современных требований; предложены методы и способы улучшения качества и эффективности использования.

Ключевые слова: генетико-селекционные объекты, структура, состояние, улучшение

Stages creation of geneticist-selection objects of a *Pinus sibirica*, their structure and actual condition are considered. The basic deviations of objects from modern requirements are revealed. Methods and ways on improvement of quality and efficiency of their use are offered.

Key words: geneticist-selection objects, structure, a condition, improvement

ВВЕДЕНИЕ

Кедр сибирский является одной из основных лесообразующих пород Горного Алтая. По данным учета лесного фонда на 01.01.2005 г. в Республике Алтай кедровых лесов 1051,5 тыс. га, или 29,7 % от покрытой лесом площади. В горной Республике со слабо развитой промышленностью почвозащитная, средообразующая и социально-экономическая роль кедр, распространенного от основания гор до верхней границы леса, очень существенна. Исследователи кедровых лесов Сибири (Поварницын, 1944; Некрасова, 1972; Таланцев, Пряжников, Мишуков, 1978; Воробьев, 1983; Семечкин, Поликарпов, Ирошников и др., 1985; Титов, 1995; Ильичев, 1999; Данченко, Бех, 2010; и др.), считают кедр, сочетающий комплекс хозяйственно-полезных признаков – высококачественную древесину, живицу, съедобные семена – наиболее ценной древесной породой Сибири.

По данным некоторых исследователей, стоимость продукции на единице площади кедровников почти в 2 раза больше, чем на такой же площади сосняков (Спиридонов, 1968). Понимая особую ценность кедровых лесов, уже в 60-х годах 20 в. известные ученые (Яблоков, 1960; Правдин, 1963) указывали на необходимость сохранения и проведения селекции кедр на быстроту роста, орехопродуктивность, смолопродуктивность.

В Горном Алтае до середины 20 в. к кедровникам преобладал промысловый подход – заготовка ореха, лекарственного сырья, пушнины, сбор ягод, грибов и другой недревесной продукции. С 1950-х годов, в связи с ростом промышленного освоения лесных ресурсов, приоритет использования кедровников поменялся с промыслового на лесопромышленный. Лучшие кедровники были включены в сырьевые базы действовавших тогда совнархозов. Расчетная лесосека по кедр к 1973 году достигла 326,2 тыс. м³ (Парамонов, 1979). Данный период продолжался с 1950-х по 1990 годы. Возникла

опасность потери генофонда ценных природных кедровников. По убеждению многих исследователей (Царев, Погиба, Лаур, 2010; и др.) в начале любой хозяйственной деятельности, которая ведет к изменениям в составе генофонда, необходимо позаботиться о сохранении существующего генетического потенциала популяций.

Впервые тревога за состояние кедровых лесов прозвучала в 1959 г. на первой Всероссийской научно-практической конференции по кедр, проходившей в г. Новосибирске (Данченко, Бех, 2010). На государственном уровне понимание необходимости сохранения генофонда ценных древесных пород и повышения качества воспроизводимых лесов было отражено в приказе Гослесхоза СССР № 34 1971 г. "Об организации постоянной лесосеменной базы на селекционной основе и улучшении лесосеменного дела в стране".

В Республике Алтай систематические работы по сохранению ценного генофонда были начаты в 1976 г. Новосибирской лесной селекционной лабораторией с участием сотрудников лесхозов, проводившей до 1986 г. селекционную инвентаризацию кедровников с отбором плюсовых деревьев ценных популяций, а также закладку лесосеменных плантаций (ЛСП) и архивов клонов (АК).

Целью настоящей работы является изучение структуры и динамики объектов единого генетико-селекционного комплекса (ЕГСК) кедр сибирского и оценка их актуального состояния.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучались генетико-селекционные объекты кедр сибирского в Республике Алтай, искусственно созданные и выделенные в природных условиях за период с 1976 по 2010 год. Основные исследования выполнены в Телецком лесничестве, где доля этих объектов составляет около 90 % от общего объема. Обследованы все виды генетико-

селекционных объектов кедр, имеющиеся на данное время в Республике.

Основными методами исследований были: натурное обследование и визуальная оценка объектов, выделенных в естественных насаждениях; деталь-

ное обследование ЛСП и АК с оценкой их актуального состояния; изучение динамики генетико-селекционных объектов кедр за период 1990-2010 гг. Современная структура и объемы деятельности объектов кедр на 2010 г. показаны в таблице 1.

Таблица 1 - Структура объектов ЕГСК кедр сибирского в Республике Алтай на 2010 г

Наименование объектов ЕГСК	Единицы измерения	Количество	
		всего	аттестовано
Лесные генетические резерваты	га	495,4	495,4
Плюсовые насаждения	га	77,8	77,8
Плюсовые деревья	шт.	322*	322
Лесосеменные плантации	га	60,9	28,5
Архивы клонов	га	13,7	13,7
Постоянные лесосеменные участки: в т.ч.	га	610,1	569,7
заложенные улучшенным посадочным материалом		10,0	1,5

Примечание: * в т.ч. отобранных на урожайность семян – 180, на смолопродуктивность – 128, на продуктивность биомассы – 14 деревьев.

При детальном исследовании качественных показателей ЛСП и АК оценивались: соответствие фактического размещения рамок клонов на объектах отобранному на схемах размещения; наличие и количество не привитых деревьев; прививок неизвестного происхождения; прививок без бирок; погибших и угнетенных прививок; наличие пустых посадочных мест. Исследование качественных показателей ЛСП выполнено на 17 участках из 21 (45,6 га), а в АК на 7 из 9 участков (10,3 га) или 74,8 и 75,2 % соответственно от их общей площади. Для удобства анализа и представления материала участки по размеру площади, были объединены в группы. Отбракованная часть представлена участками с низкой приживаемостью, а также с невыясненным происхождением. По материалам натурного обследования методом анализа структуры селектируемых признаков ЛСП и АК были разделены: на много-целевые- участки с наличием клонов, селектируемых на разные признаки; одноцелевые – участки, на которых представлены клоны, селектируемые на один из признаков – семенность, смолопродуктивность, продуктивность биомассы. Основные показатели качественных признаков клоновых объектов выражены в процентах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таблица 2 - Динамика объектов ЕГСК кедр сибирского в Республике Алтай

Наименование объектов	1990 г.		2005 г.		2010 г.	
	всего	всего	изменение, %	всего	изменение, %	
Плюсовые деревья, шт.	333	438	+31	322	-3,4	
Плюсовые насаждения, га	86	86	0,0	77,8	-9,5	
Лесные генетические резерваты, га	495,4	495,4	0,0	495,4	0,0	
Лесосеменные плантации, га	-	26,5	+100	60,93	+129	
Архивы клонов, га	-	18,7	+100	13,7	-26,8	
Постоянные лесосеменные участки, га	1229	1420	+15,5	610,1	-101,4	

В результате количество плюсовых деревьев уменьшилось с 438 до 322 шт., а плюсовых насаждений - с 86 до 77,8 га. Значительное влияние на генетические объекты оказывают лесные пожары и совершенствующиеся методики отбора и закладки

Выделение и создание генетико-селекционных объектов кедр проводилось в соответствии с действовавшими в разные годы инструктивными документами (Указания о порядке отбора ..., 1974; Основные положения по лесному ..., 1976; Положение о выделении и сохранении ..., 1982; Указания по лесному ..., 2000; и др.), а также с учетом рекомендаций научно-исследовательских институтов (Царев, Погиба, Тренин, 2001). При решении проблем сохранения генетических ресурсов кедр использовались 2 основных направления: *in situ* – сохранение ценного генофонда в природных местообитаниях; *ex situ* – консервация генофонда вне природных местообитаний. В настоящее время в Республике Алтай, кроме испытательных культур, представлены почти все виды объектов ЕГСК по сохранению ценного генофонда кедр (табл. 1). Однако, натурное обследование и анализ паспортов генетических объектов показали наличие отклонений от предъявляемых к ним современных требований. На объектах в природных местообитаниях эти отклонения выражаются в потере качества и устойчивости в процессе естественного старения, которые проявляются в усыхании крон, возрастании ветровалов, ухудшении качества черенков, так как плюсовые насаждения, ПЛСУ и большинство плюсовых деревьев в возрасте 190-210 лет были отобраны 25-30 лет назад.

объектов ЕГСК, что приводит к постоянному изменению их структуры и уменьшению численности. Динамика объектов кедр за период с 1990 по 2010 г. приведена в таблице 2. В созданных плантационных клоновых объектах (ЛСП, АК) в основном

Таблица 3 - Характеристика качественных показателей клоновых объектов кедра

Группы участков по площади, га	Кол-во уч-ов в группе, шт.	Кол-во клонов, шт.	Сохранность, %	Доля не привитых саженцев, %	Прививки неизвестного происхождения, %	Прививки без бирок, %	Пустые посаженные места, %	Структура по селектуемым признакам, шт.				Годы закладки
								по многоцелевым	по селектуемым	по смолопродуктивности	по продуктивности	
0,5-2,0	8	14-29	24-81	0-22	0-18	23-100	19-70	4	-	-	-	1984, 1988
2,1-4,9	7	12-58	43-88	0-23	0-37	39-100	12-57	4	-	3	-	1981, 1987-88; 1991-93; 1995
5,0-10,0	2	83-95	50-87	0-10	10-26	95-97	14-50	2	-	-	-	1980, 1986
1-1,3	4	10-18	36-88	0,0	0-12	2. Архивы клонов	12-63	1	2	-	1	1987, 1990, 2000, 2006
1,31-2,0	3	21-24	76-82	3-9	1-2	8-99	10-24	2	-	1	-	1984, 1986, 1997

1. Прививочные лесосеменные плантации

наблюдаются отклонения качественных показателей, которые выражаются в наличии: не привитых деревьев; деревьев неизвестного происхождения; деревьев без бирок; пустых посадочных мест. На ЛСП, кроме того, в наличии количества клонов меньше требуемого; клонов, селектуемых на различные целевые признаки на одном участке. Более полная характеристика качественных показателей клоновых объектов приведена в таблице 3.

Из таблицы видно, что отклонения некоторых признаков существенны. Так не привитых деревьев и деревьев неизвестного происхождения на отдельных участках до 23 и 37 % соответственно. Значительно количество пустых посадочных мест.

Многие отклонения вызваны объективными причинами: требованиями инструктивных документов прежних лет; недостатком нужного привитого материала на начальном этапе работ; естественным старением, ветровалами, пожарами; совершенствованием методик и повышением требований к объектам.

Однако, основные недостатки, снижающие качество клоновых объектов, вызваны субъективными факторами. Наличие не привитых деревьев связано с дополнением плантаций сеянцами при замене выпавших прививок. Деревья неизвестного происхождения – результат раннего отмирания привоя, а также частичной потери (утраты) документов. Причина наличия пустых посадочных мест и деревьев без бирок – отсутствие планомерных работ по уходу за клоновыми объектами. Одной из основных причин снижения качества генетических объектов, как показал анализ материалов, явилось прекращение с 1990-х годов постоянного научно-методического сопровождения программ по селекции после ликвидации института кураторов. Качественные различия подтверждаются данными для ЛСП группы участков площадью 5,0-10,0 га и для АК группы площадью 1,31-2,0 га, созданных в 1980-86 гг. в период курирования работ сотрудниками ЦНИИЛГиС. На этих объектах (см. табл. 3) выше сохранность, почти отсутствуют не привитые деревья, значительно меньше деревьев неизвестного происхождения.

Таким образом, отклонения на ЛСП и АК кедр от предъявляемых к этим объектам требований вызваны различными факторами. Л.И. Кальченко, В.В. Тараканов (2010) отмечают, что наличие на клоновых объектах деревьев неизвестного происхождения без их идентификации делает дальнейшую селекцию невозможной. С учетом актуального состояния ЛСП и АК кедр в Республике Алтай для улучшения их качества и повышения эффективности использования необходимо проведение комплекса работ, включающего генетическую паспортизацию деревьев, ремонт плантаций, где значительный отпад прививок, реконструкцию многоцелевых плантаций с разбивкой их на блоки по селектуемым признакам, в которых размещение клонов близко к такой структуре. Первоочередной и наиболее сложной задачей яв-

ляется паспортизация деревьев. По нашему мнению, для паспортизации деревьев на клонных объектах кедров на первом этапе наиболее целесообразно применение методов фенетики, использованных (Кальченко, Тараканов, 2010) при изучении сосновых плантаций. В связи с тем, что в отличие от сосны, для кедров сибирского не описаны фены в их классическом понимании (Тимофеев-Ресовский и др., 1973), мы предлагаем провести специальные исследования. С этой целью разделить фенетический этап на подэтапы с последующим изучением важнейших групп количественных и качественных признаков деревьев – морфологических, физиологических, фенологических. Это позволит составить более подробный фенетический паспорт деревьев, выделить первоначально группы типичных и нетипичных рамет клона, а среди них вести поиск отдельных фенотипов, детерминированных генотипом. Исследования идентичности деревьев по фенетическим признакам следует проводить в АК, где каждый клон представлен 10-15 рядом стоящими раметами, что облегчает визуальную оценку сходства и отличия деревьев. После отработки методики может проводиться фенетическая паспортизация на плантациях. По визуальной оценке и анализу фенетических паспортов делается предварительная маркировка деревьев с отбраковкой явно нетипичных для клона рамет. После окончательной идентификации предварительно маркированных деревьев более точными методами биохимической и молекулярной генетики могут быть выявлены отдельные фены, жестко связанные с генотипом, которые станут надежными маркерами.

ВЫВОДЫ

- К настоящему времени в республике Алтай имеются основные генетико-селекционные объекты по сохранению и размножению ценного генофонда кедров сибирского.

- Значительная часть клонных объектов уже плодоносит, что позволяет использовать семена для выращивания улучшенного посадочного материала и вести отбор перспективных по семеношению клонных.

- Для повышения качества и эффективности использования генетических объектов необходимо: 1) восстановить систему научного кураторства; 2) проводить замену естественно устаревающих объектов в природных местообитаниях (плюсовых деревьев, плюсовых насаждений, ПЛСУ); 3) выделить не менее 2-х лесных генетических резерватов площадью по 200-300 га каждый, расположенных в разных условиях местопроизрастания; 4) в клонных объектах (ЛСП, АК) провести генетическую паспортизацию деревьев, ремонт и реконструкцию лесосеменных плантаций с выделением блоков по селективируемым признакам; 5) начать создание испытательных культур.

- С учетом новых требований представительства на плантациях не менее 50 клонов продолжить отбор плюсовых деревьев до общей их численности не менее 500 шт. на селективируемый признак.

- Фондодержателям генетических объектов и организациям, осуществляющим надзор за их качеством, совместно с научными организациями разработать методику паспортизации деревьев и клонных объектов кедров сибирского.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Воробьев, В.Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов / В.Н. Воробьев. – Изд-во "Наука", 1983. – 254 с.
- Данченко, А.М. Кедровые леса Западной Сибири / А.М. Данченко, И.А. Бех. – Томск: Томский государственный университет, 2010. – 424 с.
- Ильичев, Ю.Н. Селекция кедров сибирского на смолопродуктивность / Ю.Н.Ильичев. – Новосибирск: Наука, 1999. – 144 с.
- Кальченко, Л.И. Поэтапная паспортизация деревьев на клонных плантациях сосны обыкновенной: использование методов фенетики / Л.И. Кальченко, В.В.Тараканов // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. XXVII, № 1-2. – С. 87-90.
- Некрасова, Т.П. Биологические основы семеношения кедров сибирского / Т.П. Некрасова. – Новосибирск: Наука, 1972. – 275 с.
- Основные положения по лесному семеноводству в СССР. – М., 1976. – 31 с.
- Парамонов, Е.Г. Лесное хозяйство Горно-Алтайской А.О. / Е.Г. Парамонов.– М., 1979. – 111с.
- Поварницын, В.А. Кедровые леса СССР / В.А. Поварницын. – Красноярск, 1944. – 217 с.
- Правдин, Л.Ф. Селекция и семеноводство кедров сибирского / Л.Ф. Правдин // Труды Ин-та леса и древесины. – М., 1963. – Т. 62. – С. 132-144.
- Положение о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР – Гослесхоз СССР. – М., 1982. – 23 с.
- Семечкин, И.В. Кедровые леса Сибири / И.В. Семечкин, Н.П. Поликарпов, А.И. Ирошников и др. – Новосибирск: Наука, 1985. – 257 с.
- Спиридонов, Б.С. Экономические основы комплексного использования кедровых лесов Сибири / Б.С. Спиридонов. – М.: Изд-во "Наука", 1968. – 168 с.
- Таланцев, Н.К. Кедровые леса / Н.К. Таланцев, А.Н. Пряхников, Н.П. Мишуков – М.: Лесная промышленность, 1978. – 178 с.
- Тимофеев-Ресовский, Н.В. Очерк учения о популяциях / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глозов. – М.: Наука, 1973.- 277с.
- Титов, Е.В. Селекция сосны кедровой сибирской на семенную продуктивность / Е.В. Титов. Автореф. дис. ... д.с.-х. наук. – Брянск, 1995. – 43 с.
- Указания о порядке отбора и учета плюсовых деревьев и насаждений постоянных лесосеменных участков и плантаций в лесном хозяйстве. – М., 1974. – 11 с.
- Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации. – М., 2000. – 197 с.
- Царев, А.П. Селекция и репродукция лесных древесных пород / А.П. Царев, С.П. Погиба, В.В. Тренин. – М.: Логос, 2001. – 503 с.

Царев, А.П. Генетика лесных древесных растений /
А.П. Царев, С.П. Погиба, Н.В. Лаур. - М., 2010. –
385 с.

Яблоков, А.С. О задачах и методах селекции и семено-
водства кедра / А.С. Яблоков // Проблемы кедра. –
Новосибирск: Наука, 1960. – С. 139-143.

Поступила в редакцию 21 декабря 2011 г.
Принята к печати 1 марта 2011 г.

УДК 630х165.5+582.477.6

МОРФОЛОГО - АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХВОИ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО (*JUNIPERUS COMMUNIS* L.)

С.Г. Князева

Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: selection@ksc.krasn.ru

Изучены анатомо-морфологические параметры хвои можжевельника обыкновенного, произрастающего в разных эколого-географических условиях, и относящегося к двум разным подвидам *J. communis* var. *communis* и *J. communis* var. *saxatilis*. Установлено, что особи *J. communis* var. *communis* имеют длинную хвою с длинной заостренной верхушкой и слабо развитым уплощенным килем. *J. communis* var. *saxatilis* отличаются более развитыми мезофиллом, кутикулой, эпидермой и гиподермой, крупными смоляными каналами и проводящими пучками, что отражает приспособление растений к суровым условиям произрастания в горах и на севере.

Ключевые слова: можжевельник, изменчивость, морфология, анатомия

The anatomical and morphological parameters of *Juniperus* needles that growing in different ecological and geographical conditions, and belonging to two different subspecies *J. communis* var. *communis* and *J. communis* var. *saxatilis* were studied. It was found that individuals *J. communis* var. *communis* have long needles with long pointed tip and poorly developed, flattened keel. *J. communis* var. *saxatilis* are more developed mesophyll, cuticle, epidermis and hypodermis, large resin ducts and conductive bundles, which reflects the adaptation of plants to the harsh growing conditions in the mountains and in the north.

Key words: juniper, variability, morphology, anatomy

ВВЕДЕНИЕ

Можжевельник обыкновенный является важным подпологовым растением, который широко распространен на территории России. Экологическая пластичность и высокий полиморфизм вида позволяют ему произрастать в самых разнообразных природных условиях. Следствием этого является образование многочисленных внутривидовых таксонов. Ранг многих из них до сих пор остается неясным. Наиболее спорным является таксономическое положение можжевельника сибирского, очень схожего по своим признакам с можжевельником обыкновенным. Многие исследователи считают этот вид вариацией можжевельника обыкновенного. А. Fařjon (2001) рассматривает его как *J. communis* var. *saxatilis* Pall. и указывает еще более 20 синонимов этой формы, в том числе 8 из них видового ранга. Одним из важных методов для решения таксономических проблем является исследование изменчивости морфолого-анатомических признаков листа на популяционном уровне, так как они являются специфичными для каждого вида и издавна использовались в классификации видов (Нестерович и др., 1986).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Нами были изучены 5 природных популяций *J. communis* var. *saxatilis*, произрастающих в горах Алтая (бассейн р. Жумалы на плато Укок и р. Чаган-Узун в Кош-Агачском районе), а также в суровых условиях севера Красноярского края (районы с. Туруханска и р. Нижней Тунгуски (склон Путорана)), и одна популяция *J. communis* var. *communis* из заболоченных лесов Томской области. С каждого участка было собрано не менее 30 особей. Прово-

дилось сравнительное исследование таких морфологических и анатомических параметров хвои, как: длина хвои (мм), длина кончика хвои (мм), ширина хвои (мм), высота и толщина хвои (мм), периметр (мм) и площадь (мм²) поперечного среза хвои, площадь мезофилла (мм²), периметр (мм), площадь (мм²) и диаметр (мм) смоляного хода, ширина устьичной полоски (мм), периметр (мм), площадь (мм²) и диаметр (мм) проводящего пучка, число обкладочных клеток, толщина (мм) гиподермы, эпидермы, кутикулы, число устьиц, длина (мм) и ширина (мм) устьиц, ширина (мм), высота (мм) и форма кия.

Образцы хвои выдерживались не менее суток в спирте (50 %), затем делались поперечные срезы лезвием. С каждой особи брали по 5 хвоинок четырех возрастов (20 хвоинок). Срезы помещались в каплю глицерина и фотографировались с помощью микроскопа Микромед – Р1 с камерой DCM500. Измерения проводились с помощью программы Scorerphoto 3.0. Полученные данные обрабатывались статистическими методами. Уровни изменчивости признаков оценивались по шкале С.А. Мамаева (1972). Также проводились корреляционный и кластерный анализы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Многие исследователи отмечают высокую пластичность анатомо-морфологических признаков можжевельников (Долгая, 1937; Нестерович и др., 1986; Герлинг, 2011). Хвоя же является самым чувствительным органом, реагирующим на изменения окружающей среды и определяющим развитие других органов растения (Правдин, 1964). Изучение ее изменчивости позволит понять адаптационные перестройки вида и направления его микроэволюции (Нестерович и др., 1986).

Все можжевельники имеют схожее строение хвои. Для них характерны центрический тип мезофилла, утолщенные эпидермальные оболочки, устьица только на верхней стороне хвои, погруженные до уровня гиподермы, толстый слой кутикулы, гиподерма однорядная (реже 2-4 рядная), расположение проводящего пучка по центру хвои, трансфузионная ткань с обеих сторон пучка, один смоляной канал. Разные условия произрастания способствуют возникновению особенностей в строении хвои (рис. 1).

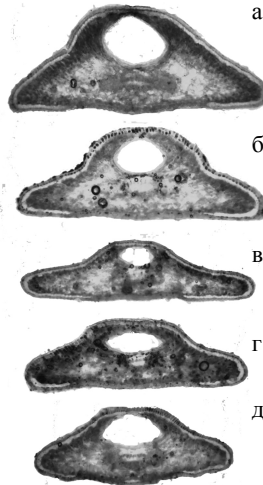


Рисунок 1 - Примеры поперечных срезов хвои можжевельника из пяти мест сбора: а – Жумалы, б – Чаган-Узун, в – Томск, г – Туруханск, д – Нижняя Тунгуска

При решении таксономических задач важное значение имеет степень варьирования признаков. Наиболее ценны для целей таксономии стабильные признаки. Часто при описании видов *Juniperus* исследователи используют такие признаки, как длина, ширина и форма хвои (Коропачинский, 1975; Ворошилов, 1982; Мухамедшин, 1982; Лучник, 1997). Так, *J. sibirica* имеет хвою игольчатую, узколанцетную, колючую, 4 – 8(10) мм длиной, в то время как у *J. communis* хвоя 4 – 15 мм дл., длиннозаостренная, сверху неглубоко желобчатая, линейная.

Длина хвои является одним из наиболее изменчивых признаков. Она варьирует, как правило, на среднем, реже повышенном уровне, независимо от места произрастания. Самой длинной хвоей обладают особи Томской популяции, которая относится к подвиду *J. communis* var. *communis* (= *J. communis* L.) и варьирует от 8 до 20 мм. По длине хвои можжевельник из Томска довольно четко отграничивается от остальных популяций (рис. 2). Две горные популяции по длине хвои можно объединить в одну группу. Самой короткой хвоей характеризуются растения высокогорной Жумалинской популяции - 4-9 мм и из Чаган-Узуна – 5-10 мм, но статистически значимых различий нет. При этом высокогорные популяции имеют и самую широкую хвою (Жумалы – 1,2-2 мм, Чаган-Узун – 1,2-1,8 мм). Между длиной и шириной в высокогорных популяциях существует обратная корреляционная зависи-

мость ($r=-0,7$), в других изученных популяциях такой зависимости не обнаружено.

Северные популяции также объединяются в одну группу и характеризуются самой узкой хвоей (Нижняя Тунгуска – 1-1,5 мм, Туруханск – 1-1,6 мм) при небольшой ее длине (Нижняя Тунгуска - 5,5 -10 мм, Туруханск – 5-10,5 мм).

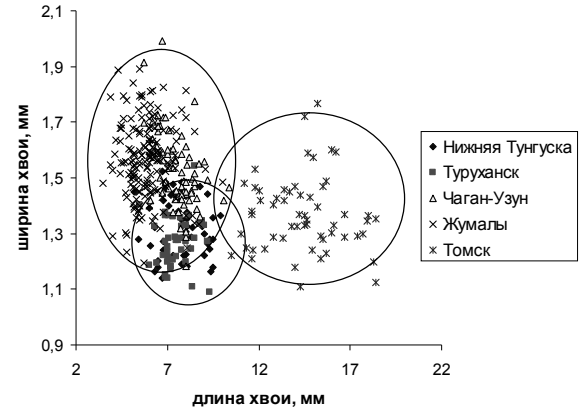


Рисунок 2 - Длина и ширина хвои особей можжевельника обыкновенного из природных популяций

Заостренность верхушки хвои, также используется при описании видов и форм можжевельников. Длина верхушки – изменчивый признак и варьирует на среднем и повышенном уровнях. Но, тем не менее, средние значения для всех популяций, за исключением Томской, оказались значимо не различимыми и составили 0,41-0,46 мм (рис. 3). В Томской же популяции этот параметр в среднем достигает 0,66 мм, то есть хвоя у можжевельника из Томска можно охарактеризовать как длиннозаостренную, в то время как верхушки хвои у растений из остальных популяций – как короткозаостренные. Тем не менее, в каждой популяции можно встретить хвою и с длинной, и с короткой верхушкой.

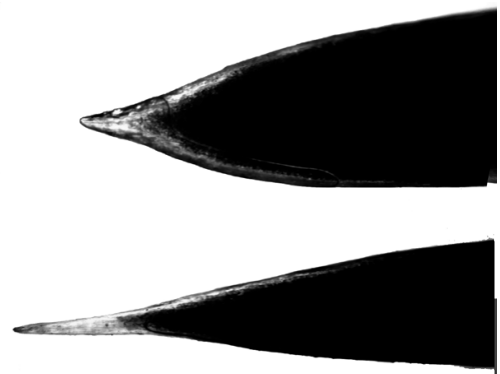


Рисунок 3 - Верхушки хвои можжевельника обыкновенного

В.М. Джанаева (1969) для выделения разных видов можжевельников описывает особенности кия хвои и разделение устьичной полоски зеленой жилкой. Так, у *J. communis* L. – листья сверху желобчатые, слабо килеватые снизу, устьичная полоска разделена зеленой жилкой у основания листа, а у *J. sibirica* Burgsd. – листья короткие, сверху с одной

яркой белой устьичной полоской, снизу с тупым килем.

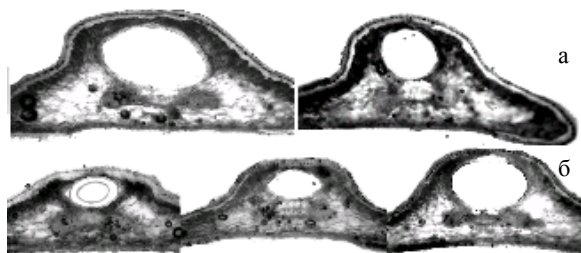


Рисунок 4 - Поперечный срез хвои можжевельника обыкновенного с тупым и округлым килем (а) и слабо, средне и сильно развитым килем (б)

Наши исследования позволили выделить по форме вершины киля две разновидности – тупую и округлую (рис. 4). Во всех популяциях наблюдаются обе эти разновидности примерно в одинаковом соотношении. Лишь в Томской популяции наблюдается перевес хвоинок с туповершинными килем. Кроме того, особи из этой популяции отличаются самым узким килем. Самый широкий киль наблюдается у растений из высокогорных популяций.

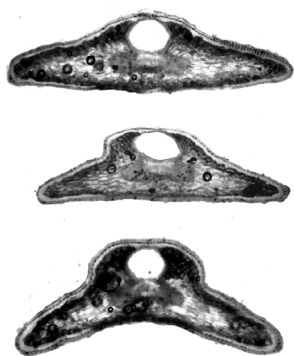


Рисунок 5 - Хвоя можжевельника обыкновенного (Жумалы) разной степени вогнутости

По ширине киля нами выделено три градации: узкий киль (от 0,5 до 0,7 мм), средний киль (от 0,7 до 0,9 мм) и широкий (от 0,9 до 1,2 мм). По высоте киля можно выделить следующие типы хвои: слабо килеватые (от 0,1 до 0,2 мм) средне килеватые (от 0,2 до 0,3) и сильно килеватые (от 0,3 до 0,4). Наиболее высокий киль характерен для растений из высокогорных популяций.

Таким, образом, можжевельник из Томской популяции характеризуется тупым слабо развитым килем хвои, в то время как у высокогорных популяций наблюдается хорошо развитый киль.

Разделение устьичной полоски зеленой жилкой встречается у хвои всех изученных популяций и не является видоспецифичным признаком.

Н.А. Михеева (2005) для определения формы хвои использует коэффициент вогнутости КВ – отношение толщины к высоте (t/h), который характеризует степень вогнутости адаксиальной поверхности хвоинки. По степени вогнутости выделяют три типа хвои: А – коэффициент вогнутости равен

1, Б- больше 1, В - меньше единицы. Во всех изученных популяциях встречаются все три типа хвои, но преобладают хвоинки формы В. Коэффициент вогнутости составляет 0,92. Только в томской популяции он несколько больше – 0,98. При этом в горных популяциях вогнутость хвои остается практически одинаковой для хвои разного возраста, в то время как для остальных популяций характерно увеличение коэффициента, то есть хвоинки раскрываются и становятся более уплощенными. Особенно это характерно для растений из бассейна Нижней Тунгуски, где средний коэффициент вогнутости изменяется от 0,89 до 1,02.

Большинство изученных анатомических признаков мало изменчивы и имеют низкий или очень низкий уровень варьирования. Средний и повышенный уровень варьирования характерны для площадей мезофилла, смоляного канала и проводящего пучка. Следует отметить, что такие признаки, как: длина, ширина хвоинки, длина кончика, ширина устьичной полоски, число обкладочных клеток, толщина гиподермы и эпидермы, число, длина, ширина устьиц, толщина и высота киля

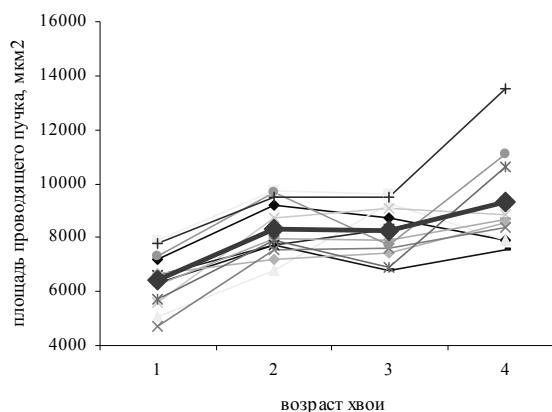


Рисунок 6 - Площадь проводящего пучка хвои можжевельника обыкновенного из окр. Жумалы (жирная линия – средние значения) в хвое разного возраста (с 1-го по 4-й год)

не изменялись в зависимости от возраста хвои. Однако, толщина хвои, площадь поперечного среза, площадь проводящего пучка и смоляного канала и толщина кутикулы имели тенденцию к увеличению. Эти особенности наблюдались во всех изученных популяциях. Так, на рисунке 6 изображены площади проводящего пучка в хвое растений из Жумалинской популяции с 1-го по 4-й год.

Таким, образом, при старении хвои происходит увеличение размеров смоляного канала и жилки, что приводит к увеличению толщины хвои. Также с возрастом утолщается кутикула, что в совокупности и приводит к увеличению площади поперечного среза. Помимо большей развитости киля, высокогорные популяции отличаются наибольшей толщиной и высотой хвои, самыми большими периметрами и площадями среза, у них крупные смоляные ходы и проводящие пучки. Также крупными смоляными каналами и пучками отличается Нижнетунгусская популяция. Растения же из окр. Туруханска

имеют сходное анатомическое строение с можжевельником из Томской популяции.

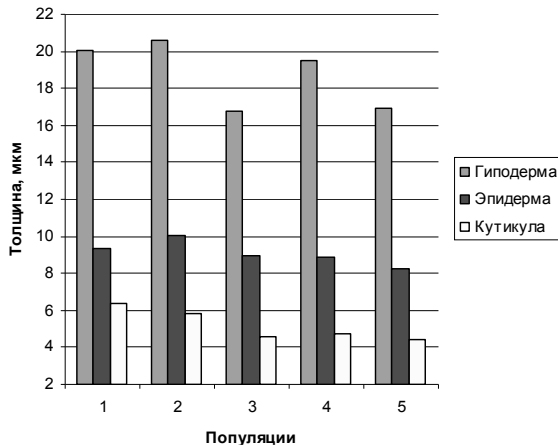


Рисунок 7 – Толщина покровных тканей в природных популяциях можжевельника обыкновенного (1 – Жумалы, 2- Чаган-Узун, 3 – Туруханск, 4 – Нижняя Тунгуска, 5 – Томск)

Возможно, это объясняется тем, что здесь особи растут под пологом в условиях затемнения, в то время как высокогорные популяции и Нижнетунгусская располагались на открытых склонах. Исследования других хвойных пород установили, что в хвое, развивающейся в затенении,

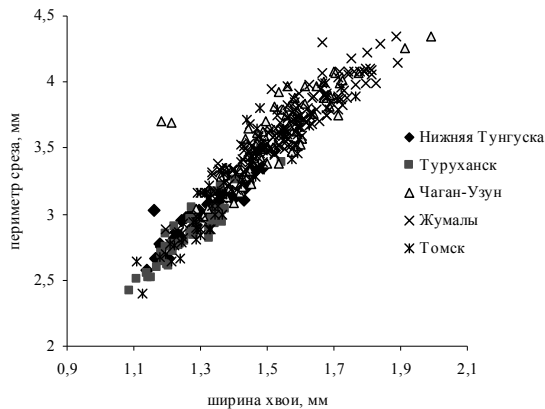


Рисунок 8 – Зависимость ширины хвои и периметра среза хвои можжевельника

наблюдаются уменьшение площади среза, жилки и смоляного канала, слабее развита гиподерма (Ковалев и др., 1983). Наши данные подтверждают эти исследования. Гиподерма также наиболее развита у особей из высокогорных популяций, наименее – в Томской и Туруханской. Алтайские популяции имеют наиболее развитые эпидерму и кутикулы, защищающие хвою от неблагоприятных факторов среды и регулирующие испарение.

В то же время максимальное число устьиц наблюдается в северных популяциях (290-310 шт на 1 м²), минимальное – в высокогорных (240 шт на 1 м²). Увеличение числа устьиц является призна-

комбольшей ксероморфности и засухоустойчивости растений.

Между размерами устьиц и их числом наблюдается обратная зависимость, то есть у растений из Алтая наблюдаются самые крупные устьица при относительно небольшом их количестве.

Все остальные параметры (площади, периметры среза, смоляных каналов и проводящих пучков, ширина, толщина, диаметры) находятся в сильной прямой корреляционной зависимости между собой. Так, например, ширина хвои тесно коррелирует с периметром среза (рис. 8). При этом коэффициенты корреляции во всех изученных популяциях достигают значений 0,9-0,96.

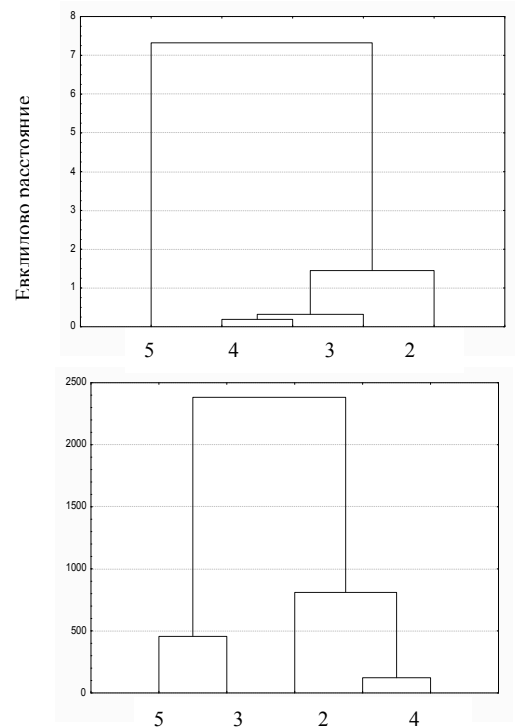


Рисунок 9 - Кластерный анализ популяций можжевельника обыкновенного по всей совокупности признаков и только по анатомическим признакам (5 – Томск, 4- Нижняя Тунгуска, 3- Туруханск, 2- Чаган-Узун, 1 - Жумалы)

Проведенный кластерный анализ по всем параметрам разделил популяции на два кластера, выделив в отдельный кластер Томскую популяцию. Если же проводить кластеризацию без учета длины хвои, длины ее верхушки, популяции разбиваются на другие кластеры. В первый кластер объединяются Томская и Туруханская популяции, а популяция из Нижней Тунгуски присоединяется к высокогорным популяциям. То есть, *J. communis* var. *communis* отличается от *J. communis* var. *saxatilis* длинной хвоей и длинно-заостренной верхушкой хвои. Параметры же поперечного среза сходны во всех изученных популяциях. На их изменчивость, в первую очередь, влияют высотная поясность и освещенность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования анатомо-морфологических признаков хвои показали, что подвиды можжевельника *J. communis* var. *communis* и *J. communis* var. *saxatilis*, произрастающие в разных условиях сохраняют общую структуру строения хвои, изменчивость параметров которой имеет только количественный характер. Тем не менее, между ними обнаружены статистически значимые отличия по ряду признаков. Так, особи *J. communis* var. *communis* имеют длинную хвою с развитой заостренной верхушкой и слабо развитым уплощенным килем. *J. communis* var. *saxatilis* отличается более развитыми мезофиллом, кутикулой, эпидермой и гиподермой, крупными смоляными каналами и проводящими пучками, что отражает приспособление растений к суровым условиям произрастания в горах и на севере.

В то же время, при рассмотрении только параметров поперечного среза *J. communis* var. *communis* оказался близок к одной из популяций *J. communis* var. *saxatilis* (Туруханск), что, возможно, связано с тем, что обе популяции находятся в условиях затенения под пологом леса.

Все исследованные параметры поперечного среза хвои являются стабильными признаками и варьируют, как правило, на низком уровне. Наблюдается высокая скоррелированность анатомических признаков хвои во всех изученных популяциях.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Ворошилов, Н. В. Определитель растений Советского Дальнего Востока / Н. В. Ворошилов. - М.: Наука, 1982. - 72 с.
- Герлинг, Н.В. Структура хвои видов р. *Juniperus* в условиях интродукции в среднетаежной подзоне Республики Коми / Н.В. Герлинг // Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования: Материалы всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 80-летию со дня рождения академика Л.Н. Андреева. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. - С. 11-116.
- Деревья и кустарники СССР. - М.: АН СССР, 1949. - Т.1.- 462 с.
- Джанаева, В.М. Определитель семейства можжевельных / В.М. Джанаева. - Фрунзе: Илим, 1969. - 94 с.
- Долгая, К.З. Влияние климата на анатомо-морфологические особенности хвои можжевельников / К.З. Долгая // Труды ленинградского общества естествоиспытателей, 1937.- Вып.2, Т. LXVI.- С. 249-295.
- Исмаилов, М.И. Можжевельники СССР (Ботанико-географическое и систематическое исследование рода *Juniperus* L. в связи с его происхождением и эволюцией) / М.И. Исмаилов.- Автореф. дис...д. биол. наук. - Ташкент, 1975.-31 с.
- Ковалев, А.Г. Влияние интенсивности света на анатомо-морфологическое строение хвои сосны / А.Г. Ковалев, О.В. Антипова // Лесоведение.- 1983. - №1. - С. 29-34.
- Коропачинский, И. Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области / И. Ю. Коропачинский. - Новосибирск: Наука, 1975. - С. 17
- Лучник, З. И. Энциклопедия декоративных растений умеренной зоны / З. И. Лучник. - М.: Ин-т Технологических исследований, 1997. - 467 с.
- Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев. - М: Наука, 1972.- 284 с.
- Михеева, Н.А. Морфолого-анатомические и кариологические особенности можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L) в гидроморфных и суходольных условиях произрастания / Н.А. Михеева.- Дисс...канд. биол. наук.- Красноярск, 2005. -143 с.
- Мухамедшин, К. Д. Можжевельные леса / К. Д. Мухамедшин. - М: Лесн. пром-сть, 1982. - 185 с.
- Нестерович, Н.Д. Структурные особенности листьев хвойных / Н.Д. Нестерович, Т.Ф. Дерюгина, А.И. Лучков. - Минск.: Наука и техника, 1986.- 143 с.
- Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная / Л.Ф. Правдин. - М.: Наука, 1964.- 191 с.
- Farjon, A. World checklist and bibliography of conifers / A. Farjon. - England: The Royal Botanic Gardens, 2001.- 309 p.

Поступила в редакцию 15 января 2012 г.

Принята к печати 1 марта 2012 г.

УДК 630*631.532

АЛЛОЗИМНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ЗАПАДНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ И МОНГОЛИИ

А.Н. Кравченко, А.К. Экарт, А.Я. Ларионова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: krava@fromru.com

Проведено исследование генетической изменчивости, структуры и степени дифференциации популяций ели сибирской из Бурятии и Монголии. Установлено, что монгольская популяция ели характеризуется крайне низким для вида уровнем генетического разнообразия и существенно отличается по генетической структуре как от популяций из близкой ей географически Бурятии, так и от популяций из других районов Сибири, изученных по идентичному набору изоферментных локусов. Популяции из разных районов Бурятии дифференцированы в гораздо меньшей степени. Самыми близкими по генетической структуре оказались популяции из Северобайкальского и Кабанского районов Бурятии. Обнаружено, что бурятские популяции имеют более низкие в среднем показатели генетической изменчивости по сравнению с популяциями, расположенными на территории Средней Сибири.

Ключевые слова: ель, генетическое разнообразие, дифференциация, Бурятия, Монголия

A study of genetic variability, structure and degree of differentiation of populations of Siberian spruce from Buryatia and Mongolia was conducted. It is established that the Mongolian population is characterized by an extremely low for the species level of genetic diversity and it is significantly differ at genetic structure both from populations closely situated as Buryatia, and from populations of other regions of Siberia, studied by the same set of isozyme loci. Populations from different regions of Buryatia were differentiated to a much lesser degree. The populations from Severobaikalsk and Kabansk regions of Buryatia were the most closest at genetic structure. It was found that the populations from Buryatia have lower on average indices of genetic variability compared with populations located on the territory of Middle Siberia.

Key words: spruce, genetic diversity, differentiation, Buryatia, Mongolia

ВВЕДЕНИЕ

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) принадлежит к числу основных лесобразующих видов древесных растений России. Имея обширную область распространения от севера Европейской части России до тихоокеанского побережья, она является одним из доминантных видов темнохвойных лесов.

Изучение популяционно-генетической структуры ели сибирской с использованием генетических маркеров проводится давно (Гончаренко, Потенко, 1991; Krutovskii, Bergmann, 1995; Ларионова, 1995; Путенихин и др., 2005; Янбаев и др., 1997; Политов, Крутовский, 1998; Гончаренко, Падутов, 2001; Падутов, 2002; Янбаев, 2002; Лавриненко, Лавриненко, 2004; Потенко, 2004; Шигапов, 2005; Кравченко, Ларионова, 2006; Ларионова и др., 2007; Кравченко, 2009; Кравченко и др., 2009; Политов и др.,

2011), тем не менее, все еще остаются районы ареала, где исследования практически не проводились. В первую очередь это касается восточных районов распространения вида.

В настоящем сообщении представлены результаты исследования генетической структуры и дифференциации популяций ели сибирской в Западном Забайкалье (Бурятия) и в Монголии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для настоящей работы послужили вегетативные почки, собранные отдельно с каждого из 150 деревьев в пяти популяциях (ценопопуляциях) ели сибирской, произрастающей в Северобайкальском, Кабанском, Иволгинском, Селенгинском районах Бурятии и в Монголии на территории заповедника «Богдо-Ула» (табл. 1).

Таблица 1 - Географическое положение изученных популяций ели сибирской

Название популяций	Местоположение	Координаты	
		с.ш.	в.д.
Северобайкальск	Бурятия, Северобайкальский район	55°38'	109°19'
Красноярво	Бурятия, Иволгинский район	51°51'	107°16'
Кабанск	Бурятия, Кабанский район	51°59'	106°32'
Убукун	Бурятия, Селенгинский район	51°28'	106°43'
Богдо-Ула	Монголия, заповедник «Богдо-Ула»	47°48'	106°51'

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-00786 а)

Электрофоретическое разделение экстрактов почек проводили методом горизонтального электрофореза в 13 %-ном крахмальном геле в трех буферных системах: морфолин-цитратной, рН 7,0 (Clayton, Tretiak, 1972), трис-цитратной, рН 8,5 / гидроокись лития-боратной, рН 8.1 (Ridgway, et al., 1970), трис-ЭДТА-боратной, рН 8.6 (Markert, Faulhaber, 1965). В анализ включено 12 ферментных систем ели сибирской: 6-фосфоглюконат-дегидрогеназа (6-PGD, КФ 1.1.1.44), малатдегидрогеназа (MDH, КФ 1.1.1.37), шикиматдегидрогеназа (SKDH, КФ 1.1.1.25), формиатдегидрогеназа (FDH, КФ 1.2.1.2), изоцитратдегидрогеназа (IDH, КФ 1.1.1.42), глутаматдегидрогеназа (GDH, КФ 1.4.2.3), фосфоэнолпируваткарбоксилаза (PEPCK, КФ 1.15.1.1), глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT, КФ 2.6.1.1), фосфоглюкомутаза (PGM, КФ 2.7.5.1), фосфоглюкоизомеразы (PGI, КФ 5.3.1.9), лейцинаминопептидаза (LAP, КФ 3.4.11.1) и супероксиддисмутаза (SOD, КФ 1.15.1.1). Генетическую структуру популяций определяли по 22 локусам, аллельные варианты которых хорошо разделяются в указанных выше буферных системах.

Для определения уровня генетического разнообразия использовали общепринятые показатели изменчивости: процент полиморфных локусов (P), среднее число аллелей на локус (N_a), эффективное число аллелей (N_e), средняя наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготности. Популяционную структуру определяли с помощью показателей F-статистик Райта (Guries, Ledig, 1982). Количественную оценку степени генетических различий между популяциями производили по методу, предложенному М. Неи (Nei, 1972). Для вычисления показателей использовали компьютерную программу GenAlex 6 (Peakall, Smouse, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате электрофоретического исследования 22 изоферментных локусов в бурятских и монгольской популяциях ели сибирской выявлено 50 аллельных вариантов. Частоты аллелей полиморфных локусов приведены в таблице 2, 70 % обнаруженных аллелей (35 из 50) являются общими, остальные - встречаются лишь в нескольких или в какой-либо одной из популяций. Преобладающее число этих аллелей относится к категории редких аллелей, частота которых в популяциях не превышает 5 %. В двух популяциях, северобайкальской и монгольской, обнаружено по одному уникальному аллелю. В первой популяции это аллель *Pgm-1*¹⁰³, во второй – аллель *Sod-2*¹¹⁷, которые не встречались ни в одной из ранее изученных популяций ели сибирской. Общее число выявленных в отдельных популяциях аллелей варьирует от 38 (Богдо-Ула) до 40 (Северобайкальский, Иволгинский и Кабанский районы Бурятии).

Расчет основных показателей генетической изменчивости показал, что включенные в исследо-

вание популяции ели различаются по уровню генетического разнообразия (табл. 3). Более значительный по сравнению с другими популяциями уровень генетической изменчивости выявлен в популяции Красноярского из Иволгинского района Бурятии. Значения эффективного числа аллелей, наблюдаемой и ожидаемой в соответствии с законом Харди-Вайнберга гетерозиготности равны в этой популяции 1,28; 0,162 и 0,171, соответственно. Популяции из Северобайкальского (Северобайкальск), Кабанского (Кабанск) и Селенгинского (Убукун) районов Бурятии имеют средние значения показателей генетической изменчивости. Эффективное число аллелей варьирует в этих популяциях от 1,20 до 1,24, наблюдаемая гетерозиготность от 0,135 до 0,152, ожидаемая – от 0,138 до 0,156. Самый низкий уровень внутривидовой генетической изменчивости наблюдается в популяции ели из Монголии ($N_e=1,18$; $H_o=0,106$; $H_e=0,109$).

В среднем в изученных популяциях ели сибирской в полиморфном состоянии находится около 62 % проанализированных изоферментных локусов ($P=61,82$). Среднее число аллелей на локус (N_a) составляет 1,79, эффективное число аллелей (N_e) – 1,22, наблюдаемая гетерозиготность (H_o) – 0,141, ожидаемая гетерозиготность (H_e) – 0,143. Полученные нами показатели генетической изменчивости ели из Бурятии и Монголии находятся в диапазоне значений, установленных для популяций ели сибирской из других частей ареала, приближаясь к нижнему пределу. В популяции Убукун из Селенгинского района Бурятии отмечается небольшой избыток, а в популяциях Северобайкальск, Красноярское, Кабанск и Богдо-Ула – дефицит гетерозиготных генотипов. В среднем, как показал анализ популяционной структуры вида с помощью индексов фиксации Райта, (Guries, Ledig, 1982), каждое дерево ели сибирской в исследованной части ареала обнаруживает 7,1 % -ный ($F_{is} = 0,071$) дефицит гетерозигот относительно популяции и 10,2 %-ный ($F_{it} = 0,102$) относительно вида в целом (табл.4). Из приведенных в таблице 4 популяционных значений F_{is} и F_{it} видно, что наиболее значимый дефицит гетерозиготных генотипов наблюдается в локусах *Lap-1*, *Mdh-3*, *6-Pgd-3*, *Got-1*.

Коэффициент инбридинга популяции относительно вида F_{st} , отражающий степень подразделенности популяций, варьирует от 0,012 (*Pgm-2*) до 0,076 (*Pgi-2*), составляя в среднем 0,032. Полученное значение F_{st} свидетельствует о том, что только 3,2 % выявленной у ели сибирской генетической изменчивости распределяется между популяциями, остальная изменчивость относится к внутривидовой.

Оценка степени генетических различий между изученными популяциями с помощью генетических расстояний D (Nei, 1972), показала, что наиболее существенные различия в генетической структуре наблюдаются между популяциями из Бурятии и популяцией из Монголии (табл. 5).

Таблица 2 - Частоты аллелей полиморфных локусов в исследованных популяциях ели сибирской

Локус	Аллель	Северобайкальск	Красноярво	Кабанск	Убукун	Богдо-Ула
Got-1	100	1,000	1,000	0,967	0,967	1,000
	106	-	-	0,033	0,033	-
Got-2	83	-	-	0,017	-	-
	100	1,000	1,000	0,983	1,000	1,000
Got-3	86	0,083	0,100	0,100	0,183	0,067
	100	0,917	0,900	0,867	0,817	0,933
	109	-	-	0,033	-	-
Lap-1	98	0,083	0,017	-	0,017	-
	100	0,817	0,950	0,933	0,950	0,983
	102	0,100	0,033	0,050	0,033	0,017
	104	-	-	0,017	-	-
Lap-2	100	0,567	0,784	0,700	0,817	0,750
	104	0,433	0,200	0,300	0,183	0,250
	107	-	0,017	-	-	-
Skdh-1	55	0,183	0,317	0,283	0,117	0,467
	100	0,817	0,683	0,717	0,883	0,533
	77	0,067	0,067	0,017	0,100	0,033
Skdh-2	100	0,933	0,933	0,983	0,900	0,967
Mdh-1	100	1,000	1,000	1,000	1,000	0,983
	109	-	-	-	-	0,017
	62	0,017	0,033	0,067	0,017	0,017
	100	0,933	0,883	0,867	0,950	0,983
Mdh-3	158	0,050	0,084	0,066	0,033	-
	81	-	0,017	-	-	-
	100	1,000	0,967	1,000	1,000	1,000
Idh-2	116	-	0,017	-	-	-
	100	0,667	0,633	0,733	0,750	0,533
Sod-2	117	-	-	-	-	0,050
	178	0,333	0,367	0,267	0,250	0,417
Fdh	24	0,183	0,250	0,117	0,233	0,117
	100	0,817	0,750	0,883	0,767	0,883
	80	0,300	0,333	0,350	0,233	0,050
Gdh	100	0,683	0,667	0,650	0,767	0,950
	109	0,017	-	-	-	-
Pgm-1	100	0,933	1,000	1,000	1,000	1,000
	103	0,067	-	-	-	-
Pgm-2	94	0,017	0,067	0,050	0,067	0,017
	100	0,983	0,933	0,950	0,933	0,983
Pgi-2	84	-	-	-	-	0,017
	100	0,883	0,617	0,917	0,833	0,850
	116	0,117	0,383	0,083	0,167	0,133
6-Pgd-2	63	0,083	0,100	0,067	0,050	0,017
	78	0,117	0,167	0,033	0,133	0,033
	100	0,800	0,733	0,900	0,817	0,950
6-Pgd-3	100	0,983	1,000	1,000	0,950	1,000
	Null	0,017	-	-	0,050	-

Таблица 3 - Значения основных показателей генетической изменчивости в популяциях ели сибирской из Бурятии и Монголии

Популяции	P, %	Na	Ne	Гетерозиготность	
				Ho	He
Северобайкальск	63,64	1,82±0,16	1,24±0,07	0,152±0,037	0,156±0,036
Красноярво	59,09	1,82±0,17	1,28±0,07	0,162±0,043	0,171±0,040
Кабанск	63,64	1,82±0,16	1,21±0,06	0,135±0,035	0,138±0,034
Убукун	63,64	1,77±0,15	1,20±0,05	0,148±0,034	0,143±0,030
Богдо-Ула	59,09	1,73±0,15	1,18±0,07	0,106±0,032	0,109±0,035
Среднее	61,82±1,11	1,79±0,068	1,22±0,028	0,141±0,016	0,143±0,016

Примечание: P – процент полиморфных локусов, Na - среднее число аллелей на локус, Ne – эффективное число аллелей на локус, Ho- наблюдаемая гетерозиготность, He – ожидаемая гетерозиготность, ± стандартная ошибка.

Таблица 5 - Генетические расстояния D (Nei, 1972) между популяциями ели сибирской

Популяции	Северобайкальск	Красноярво	Кабанск	Убукун
Красноярво	0,009	-	-	-
Кабанск	0,004	0,008	-	-
Убукун	0,006	0,007	0,006	-
Богдо-Ула	0,013	0,012	0,009	0,013

Таблица 4 - Значения индексов фиксации Райта Fis, Fit, Fst

Локус	Fis	Fit	Fst
Got-1	0,483	0,493	0,020
Got-2	-0,017	-0,003	0,013
Got-3	0,061	0,078	0,017
Lap-1	0,251	0,278	0,037
Lap-2	-0,122	-0,078	0,039
Skdh-1	-0,086	-0,007	0,072
Skdh-2	-0,077	-0,060	0,016
Mdh-1	-0,017	-0,003	0,013
Mdh-3	0,292	0,307	0,021
Idh-2	-0,026	-0,005	0,020
Sod-2	0,157	0,176	0,023
Fdh	-0,154	-0,129	0,021
Gdh	-0,021	0,043	0,063
Pgm-1	-0,071	-0,014	0,054
Pgm-2	0,104	0,116	0,012
Pgi-2	-0,071	0,010	0,076
6-Pgd-2	0,116	0,146	0,034
6-Pgd-3	0,478	0,493	0,029
Среднее	0,071	0,102	0,032
	$\pm 0,041$	$\pm 0,039$	$\pm 0,004$

Генетическое расстояние D между сравниваемыми парами популяций из этих районов варьирует от 0,009 до 0,013, составляя в среднем 0,012. Максимальный уровень дифференциации выявлен между монгольской популяцией и бурятскими популяциями Северобайкальск и Убукун. Популяции из разных районов Бурятии дифференцированы в меньшей степени. Среднее генетическое расстояние между ними равно 0,007. Наиболее близкими по генетической структуре оказались северобайкальская и кабанская популяции (D=0,004). Установленный нами уровень дифференциации включенных в исследование популяций ели сибирской наглядно иллюстрирует расположение популяций на плоскости двух главных координат (рис.).

Существенные, на уровне географически удаленных популяций, различия в генетической структуре между бурятскими и монгольской популяциями обусловлены, по-видимому, значительной изоляцией монгольской популяции, приведшей к снижению уровня генетического разнообразия в этой популяции и формированию специфической генетической структуры, проявляющейся в утрате или значительном снижении частот ряда аллелей, появлению новых аллелей, в том числе уникальных.

Так, в монгольской популяции с частотой в 5 % встречается аллель *Sod-2*¹¹⁷, который не был обнаружен ни только в популяциях Бурятии, но и ни в одной из ранее изученных популяций ели из других районов Сибири. Кроме того, в монгольской популяции выявлены крайне редкие для ели сибирской аллели *Pgi-2*⁸⁴ и *Mdh-1*¹⁰⁹, наблюдается значительное по сравнению с бурятскими популяциями увеличение частоты аллеля *Skdh-1*⁵⁵ и снижение частот некоторых аллелей, в частности *Gdh*⁸⁰ и *Got-3*⁸⁶.

Сравнение полученных данных с результатами ранее проведенных исследований ели сибирской показало, что популяции этого вида из Бурятии и Монголии имеют более низкий в среднем уровень

генетического разнообразия (P=61,82; Na=1,79; Ne=1,22; Ho=0,141; He=0,143) по сравнению с популяциями из других, более западных частей ареала: Томская область, Красноярский край, Алтай, Тыва, Иркутская область (P=63,40; Na=1,88; Ne=1,25; Ho=0,160; He=0,161), изученных нами по идентичному набору локусов (Кравченко и др., 2011). Подобное распределение генетического разнообразия, хотя и менее выраженное, наблюдается и при исключении из рассмотрения монгольской популяции, характеризующейся крайне низкими для ели показателями изменчивости, по всей вероятности вследствие своей малочисленности и изолированности от других монгольских насаждений ели.

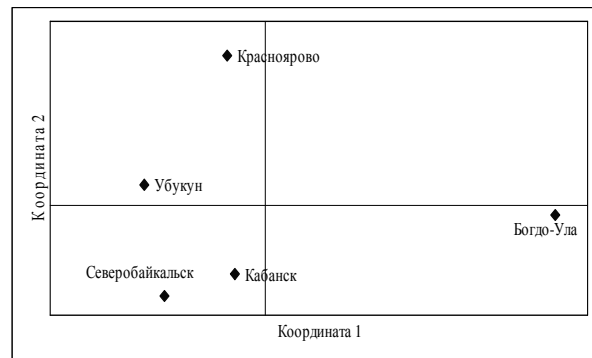


Рисунок - Ординация изученных популяций ели сибирской на плоскости двух главных координат

Выявленная нами тенденция в распределении генетического разнообразия на исследованной части ареала ели сибирской подтверждает высказанное ранее предположение других авторов об уменьшении генетической изменчивости в восточном направлении, основанное на сравнительном анализе отдельных популяций ели сибирской из Зауралья и Сибири (Гончаренко, Падутов, 2001; Падутов, 2002), а также из Сибири и Дальнего Востока (Потенко, 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате проведенных исследований обнаружено, что ель сибирская, произрастающая в Западном Забайкалье (Бурятия) и на территории заповедника «Богдо-Ула» в Монголии, имеет более низкие в среднем показатели генетической изменчивости по сравнению с ранее изученными по идентичному набору изоэнзимных локусов сибирскими популяциями этого вида. Наименее изменчивой среди включенных в анализ популяций оказалась изолированная популяция ели из Монголии, расположенная у южного предела распространения вида в изученной части ареала. Установлено, что монгольская популяция ели существенно отличается от бурятских популяций как по уровню генетического разнообразия, так и по генетической структуре. Генетическое расстояние D между сравниваемыми парами этих популяций составляет в среднем 0,012. Максимально дифференцированы от

монгольской популяции ели из Северобайкальского (Северобайкальск) и Селенгинского (Убукун) районов Бурятии. Бурятские популяции дифференцированы друг от друга в гораздо меньшей степени. Среднее генетическое расстояние между ними равно 0,007.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность А.П. Барченкову, И.В. Тихоновой и С. Жамъянсуну за помощь в сборе экспериментального материала в районах исследования.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Гончаренко, Г.Г. Параметры генетической изменчивости и дифференциации в популяциях ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) / Г.Г. Гончаренко, В.В. Потенко // Генетика. - 1991. - Т. 27. - № 10. - С. 1759-1772.
- Гончаренко, Г.Г. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов. - Гомель: ИЛ НАНБ, 2001. - 197 с.
- Кравченко, А.Н. Внутривидовое разнообразие и дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в Средней Сибири / А.Н. Кравченко. - Автореф. дис. ... к. б. н. - Красноярск, 2009. - 16 с.
- Кравченко, А.Н. Генетическая изменчивость и дифференциация природных популяций ели сибирской в Средней Сибири / А.Н. Кравченко, А.Я. Ларионова // Лесные экосистемы Северо-восточной Азии и их динамика: Матер. междунар. конф. - Владивосток: Дальнаука, 2006. - С. 205-208.
- Кравченко, А.Н. Генетический полиморфизм ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в Средней Сибири / А.Н.Кравченко, А.Я. Ларионова, Л.И. Милютин // Генетика. - 2009. - Т.44. - № 1. - С. 45-53.
- Кравченко, А.Н. Генетико-популяционный анализ ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) / А.Н. Кравченко, А.К. Экарт, А.Я. Ларионова // Тез. Докл. м/н молод. конф. «Популяционная генетика: современное состояние и перспективы», посвященная памятной дате - 75-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова. - Москва: Цифровичок, 2011. - С. 224-225.
- Лавриненко, О.В. Клоновая структура и изменчивость ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в изолированных популяциях на самом северном пределе распространения / О.В. Лавриненко, И.А. Лавриненко // Сибирский экол. журн. - 2004. - Т.11. - № 2. - С.179-190.
- Ларионова, А.Я. Аллозимная изменчивость ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в Средней Сибири / А.Я. Ларионова // Биоразнообразие и редкие виды растений Средней Сибири: тез. докл. конф. - Красноярск: Институт леса СО РАН, 1995. - С. 50-52.
- Ларионова, А.Я. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций лесобразующих видов хвойных в Средней Сибири / А.Я. Ларионова, А.Н. Кравченко, А.К. Экарт, Н.В. Орешкова // Хвойные бореальной зоны. - 2007. - Т. 24. - № 2-3. - С. 235-242.
- Падутов, В.Е. Генетические ресурсы и таксономические взаимоотношения основных лесобразующих хвойных видов Восточной Европы, Сибири и прилегающих регионов (на примере родов *Picea* и *Pinus*) / В.Е. Падутов. - Автореф. дис. ... д.б.н. - Минск, 2002. - 38 с.
- Полиотов, Д.В., Крутовский К.В. Клинальная изменчивость и интрогрессивная гибридизация в популяциях европейской и сибирской елей / Д.В.Полиотов, К.В. Крутовский // Жизнь популяций в гетерогенной среде. - Йошкар-Ола, 1998. - С.78-89.
- Полиотов, Д.В. Генетическая дифференциация ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) по аллозимным локусам / Д.В. Полиотов, А.Н. Кравченко, М.М. Белоконов, Ю.М. Белоконов, А.Я. Ларионова, А.К. Экарт // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: мат-лы 3-го международного совещ. - Красноярск: ООО «Дарма», 2011. - С. 118-119.
- Потенко, В.В. Полиморфизм изоферментов и филогенетические взаимоотношения хвойных видов Дальнего Востока России / В.В. Потенко. - Автореф. дис. ... д. б. н.: 03.00.05, 03.00.15. - Владивосток, 2004. - 38 с.
- Путенихин, В.П. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура) / В.П. Путенихин, З.Х. Шигапов, Г.Г. Фарушкина // - М.: Наука, 2005. - 180 с.
- Шигапов, З.Х. Внутривидовая изменчивость и дифференциация видов семейства *Pinaceae* на Урале / З.Х. Шигапов. - Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - Пермь, 2005. - 46 с.
- Янбаев, Ю.А. Эколого-популяционные аспекты адаптации лесобразующих видов к условиям природной и техногенной среды / Ю.А. Янбаев. - Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - Тольятти, 2002. - 35 с.
- Янбаев, Ю.А. Дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на Южном Урале / Ю.А. Янбаев, З.Х. Шигапов, В.П. Путенихин, Р.М. Бахтиярова // Генетика. - 1997. - Т.33. - №9. - С. 1244-1249.
- Clayton, J.W. Amino-citrate buffer for pH control in starch gel electrophoresis / J.W. Clayton, D.N. Tretiak // J. Fisheries Research Board Canada. - 1972. - V. 29. P. - 1169-1172.
- Guries, R.P. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) / R.P. Guries, F.T. Ledig // Evolution. - 1982. - V. 36. - P. 387-402.
- Krutovskii, K.V. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian, *P. obovata* Ledeb., spruce species studied by isozyme loci / K.V. Krutovskii, F. Bergmann // Heredity. - 1995. - V. 74. - P. 464-480.
- Markert, C.L. Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish / C.L. Markert, I. Faulhaber // J. Exp. Zool. - 1965. - V. 159. - № 2. - P. 319-332.
- Nei, M. Genetic distance between populations / M. Nei // Amer. Naturalist. - 1972. - V. 106. - P. 283-292.
- Peakall, R. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research / R. Peakall, P.E. Smouse // Molecular Ecology Notes. - 2006. - N. 6. - P. 288-295.
- Ridgway, G.J. Polymorphism in the esterases of atlantic herring / G.J. Ridgway, S.W. Sherburne, R.D. Lewis // Trans. Am. Fish. Soc. - 1970. - V. 99. - P. 147-151.

УДК 630.165

РЕДКИЕ ФОРМЫ КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR) В МЕСТАХ РЕФУГИУМА ДРЕВНЕЙ ТРЕТИЧНОЙ ФЛОРЫ

Г.В. Кузнецова¹, Ю.М. Карбаинов²

¹ Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: galva@ksc.krasn.ru

² Государственный биосферный заповедник «Таймырский»

647460, Красноярский край, Таймырский АО, пос. Хатанга, ул. Советская д. 18 E-mail: taimyr@orc.ru

Проведены исследования редких форм кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) со смешанным (однолетним, двухлетним) развитием женских шишек байкальской популяции. Данные формы кедр сибирского в местах рефугиума древней третичной флоры бассейна озера Байкал по фенотипическим признакам схожи с такими же формами кедр сибирского саянской популяции, но отличаются рядом как морфометрических, так и качественных показателей.

Ключевые слова: кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour), популяции, редкие формы, развитие шишек, качество семян, хвоя

The rare forms of Siberian stone pine with a mixed development of female cones (one-year, two years) population of Baikal basin were investigated. These forms of Siberian stone pine in places of refugium of ancient Tertiary flora of Lake Baikal basin on phenotypical characteristics are similar to the same forms of Siberian stone pine Sayan populations, but differ in a number morphometrical as well as qualitative indicators.

Key words: siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour), populations, rare forms, development of female cones, quality of seeds, needles

ВВЕДЕНИЕ

Для кедр сибирского, как и вообще для рода *Pinus*, в умеренной зоне характерен двухлетний цикл развития женских шишек. В год цветения развивается озимь, и только на второй год происходят оплодотворение семязпочек и рост шишек и семян до их окончательного размера и созревания. В горных популяциях кедр сибирского в Западном Саяне (Ирошников, 1974), а также в Хамар-Дабане (Карбаинов, 1982; Ирошников, 1985) отмечается помимо двухлетнего развития шишек образование эндосперма у семян в год цветения, то есть на год раньше, чем у типичных форм. Такие деревья относятся к особям с ускоренным типом развития шишек (Ирошников, 1974). Однако за вегетационный период в год цветения шишка, семенные чешуи, и семена не достигают размеров, характерных для двухлетнего цикла развития, и семена не дают зародыша. В редкие годы все семенные чешуи и сама шишка в год цветения сильно разрастаются, достигая почти нормальной величины, свойственной двухлетнему развитию, тем не менее, семена в таких однолетних шишках остаются недоразвитыми без эндосперма и зародыша, и сама шишка опадает в зимний период. Часть редких деревьев кедр сибирского саянской популяции имеет смешанный тип формирования женских шишек (Ирошников, 1985). У таких деревьев шишки образуются как с однолетним циклом развития, так и с двухлетним. Такие формы деревьев смешанного формирования женских

шишек произрастают в наиболее оптимальных условиях в низкогорно-высокотравно-папоротниковом кедровнике на высоте 350-400 м над уровнем моря в возрасте 90-100 лет.

Редкие формы деревьев кедр сибирского со смешанным типом развития шишек являются интересным объектом для селекции и интродукции кедр сибирского, а также для изучения в целом эволюции кедровых сосен.

В задачу исследований входило изучение морфологических признаков (длина хвои, охвоенность побегов, показатели женских шишек, качество семян) у деревьев со смешанным (одно и двухлетним типом развития шишек) байкальской популяций кедр сибирского (республика Бурятия, Танхойское и Выдринское лесничества).

Цель исследования - сравнение деревьев со смешанным развитием женских шишек байкальской и саянской популяций и выявление причин проявления этого признака у данных популяций.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследований были деревья кедр сибирского байкальской популяции со смешанным типом развития шишек (возраст изучаемых деревьев более 100 лет) и дерево с ускоренным развитием и ежегодным семеношением (возраст 40 лет). Для данных деревьев характерно наличие как двухлетних и однолетних женских шишек, так и озими с разросшимися внизу и нормальными семенными чешуями (рис. 1). Для сравнения были взяты показатели дерева саянской популяции

(Кузнецова, 2000), такого же типа развития шишек (Ирошников, 1974). В качестве контроля были взяты деревья с нормальным двухгодичным развитием шишек (возраст более 100 лет).



Рисунок 1 - Женские шишки кедр сибирского байкальской популяции (аномальное дерево с однолетней шишкой и озимью с разросшимися нижними семенными чешуями), 2010 г.

Для определения жизнеспособности семян кедровых сосен в наших исследованиях использовали отраслевой стандарт рентгенографического метода, специально разработанный для кедровых сосен лабораторией лесной генетики и селекции Института леса СО РАН (ОСТ 56-94.87). Жизнеспособность семян определяли по рентгенограммам на основании анализа внутреннего строения и классов развития семян без нарушения их целостности и жизнеспособности. Анализ рентгенограмм вели на основании видимых различий в развитии зародыша и эндосперма. По рентгенограммам семена разделяли на пять классов в зависимости от степени развития зародыша и эндосперма, размеров и формы.

Определение жизнеспособности:

$$Ж = (0,93(K_1 + K_2 + K_3)) / N \times 100 \%$$

N - общее количество семян в образце, K_n - классы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведен анализ ростовых и репродуктивных структур деревьев редких форм саянской и байкальской популяций. Результаты исследований показали, что для деревьев байкальской популяции со смешанным типом формирования женских шишек характерно обильное охвоение (количество хвоинок на 1 см побега достигает 45 штук), что наблюдается и у деревьев саянской популяции (Кузнецова, 2000). Деревья байкальской популяции отличаются более длинной (13 – 17 см) свисающей хвоей, имеющей зеленый цвет с голубоватым оттенком. Число хвоинок в пучке от 6 до 10. Деревья со смешанным типом развития шишек встречаются в байкальской популяции не одиночно, как в саянской популяции, а группами, возраст деревьев более 100 лет, среди них имеется молодая поросль с интенсивным приростом и длинной хвоей. При сравнении морфометрических показателей женских шишек редких форм деревьев кедр сибирского (табл. 1) выявлено, что женские шишки (двухлетнего цикла) байкальской популяции крупнее, количество семян в шишке и их вес больше чем у деревьев саянской популяции, и в результате больше масса 1000 шт. семян.

Особый интерес представляет дерево кедр сибирского байкальской популяции в возрасте 40 лет с ежегодным семеношением и очень высокой скоростью роста. Отличается данное дерево от других такого же возраста, большими высотой, диаметром, повышенным текущим приростом и наличием однолетних шишек.

Данное дерево имеет длину хвои от 13 до 14,9 и число хвоинок в пучке от 6 до 10 штук. В процентном отношении на одном побеге текущего роста находится: 65 % - 5 - хвойных брахибластов, 16 % - 6 - хвойных; 10 % - 7- хвойных, 4,2 % - 8- хвойных, 2 % - 9 хвойных и 1 % - 10- хвойных брахибластов. Кроме того, для этого дерева характерен интенсивный сезонный прирост побегов (35 см), особенно боковых первого и последующих порядков (26 см), что позволяет такому дереву создавать мощную и хорошо развитую крону с длинной хвоей, функционирующей 3-4 года.

Таблица 1 - Сравнительная характеристика шишек и семян деревьев редких форм кедр сибирского

Шишки		Семена					
масса, г	длина, мм	ширина, мм	кол-во семян в шишке, шт.	недоразвитые	развитые	масса семян в шишке, г	масса, г 1000 шт.
Байкальская популяция дер. 1 (возраст более 100 лет)							
52,2±3,14	78,3±0,19	54,6±1,56	110,6±6,18	8,26±1,52	93,7±6,20	25,4±1,99	252
Байкальская популяция дер. 2 (возраст 39 лет)							
41,1±2,94	68,7±1,51	51,6±1,98	70,0±5,88	1,14±0,14	55,3±6,11	18,7±1,76	233
Саянская популяция дер. 808 (возраст более 100 лет)							
30,8±2,72	72,0±2,0	53,7±1,36	95,4±3,54	2,15±1,4	93,6±3,12	15,6±3,12	167

Такие же фенотипические признаки, как интенсивный ежегодный прирост, длинная хвоя, обильное охвоение и наличие более 5 хвоинок в брахибласте характерны для деревьев саянской популяции с ускоренным формированием женских шишек (Ирошников, 1985).

Проведен рентгенографический анализ качества семян изученных деревьев кедр сибирского байкальской популяции. Результаты анализа качества семян отражены в таблице 2.

Особь аномальных деревьев со смешанным циклом семеношения имеют высокую жизнеспособность семян до 80 % (табл. 2) и крупные зародыши (0,5-1,0 длины эмбрионального канала) по сравнению с контрольным (табл. 3).

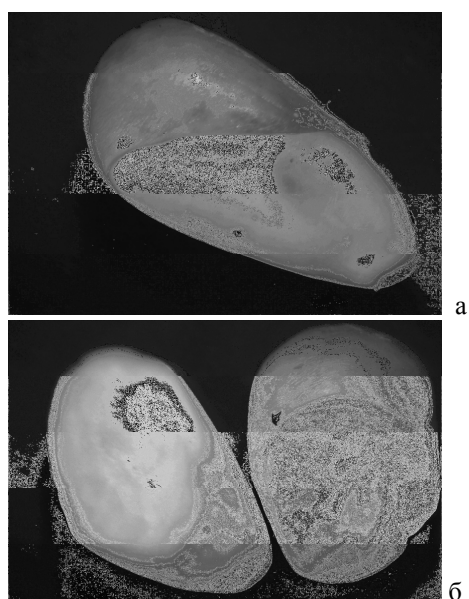


Рисунок 2 - Семя кедр сибирского с двумя эндоспермами (а - неразделенное; б - разделенное на 2 эндосперма с зародышами)

У семян аномальных и контрольных деревьев отмечено явление полиэмбрионии (табл. 2). Причины полиэмбрионии у растений выявлены еще недостаточно. На появление полиэмбрионии семян

могут влиять как генетические, так и средовые факторы.

Особый интерес вызывают семена молодого дерева кедр сибирского с ускоренным ростом. У семян данного дерева кедр сибирского выявлены семена, имеющие в одном орешке два самостоятельными эндосперма с зародышами (рис. 2 а, б).

Анализируя рост деревьев со смешанным развитием женских шишек саянской и байкальской популяций можно видеть, что они отличаются от большинства деревьев в насаждении более интенсивным ростом центрального и латерального побегов, мощным формированием кроны, длинной хвоей, интенсивным охвоением побегов и в целом большой массой ассимиляционного аппарата.

Для изученных деревьев редкой формы кедр сибирского байкальской популяции, свойственны усиленный рост, вторичный прирост, разрастание женских шишек и их семенных чешуй в год цветения частично или полностью, более крупные семена и зародыши по сравнению с контрольными деревьями. У дерева кедр сибирского байкальской популяции в возрасте 40 лет, выявлены такие аномалии, как ускоренный рост, образование в пучке более 5 хвоинок и наличие в семени - 2-х эндоспермов с зародышами. Все эти признаки характерны для гибридных растений, проявляющих в той или иной мере гетерозис роста.

Ряд исследователей (Минина, Ларионова 1976, 1979; Третьякова, 1990) считают такие деревья эволюционно продвинутыми представителями вида, аномальными особями, являющими собой пример факультативного индуцированного типа апомиксиса, т.е. бесполосеменного размножения. Есть другая точка зрения - такие редкие формы кедр А.И. Ирошников (1985) относит к мутантам. Как считает А.И. Ирошников, особый интерес представляют скороспелые формы, такие деревья перспективны для районов с коротким периодом вегетации, к тому же они удобны для механизированного сбора урожая, так как шишки легко отделяются от побегов.

Таблица 2 - Характеристика семян деревьев байкальской популяции кедр сибирского

Деревья	Кол-во семян в образце, шт.	% Полнозернист. семян	% Пустых семян	% Семян с полиэмбрионами	Жизнеспособность, %
Дер. 1-а (возраст 110 лет)	181	86,8	13,2	5	81
Дер. 3-контроль (возраст 106 лет)	298	90,3	9,7	3	56
Дер.х -а (возраст 40 лет)	310	96,0	4,0	5	79

Таблица 3 – Встречаемость (%) деревьев с различными размерами зародыша семян (в долях длины эмбрионального канала) в байкальской популяции кедр сибирского (без учета пустых семян)

Деревья	Зародыш 0,8-1,0	Зародыш 0,5-0,9	Зародыш 0,3-0,7	Зародыш 0,1-0,2
Дер.1-а (возраст 110 лет)	-	15,4	53,5	17,6
Дер.3-контроль (возраст 106 лет)	1,7	13,1	45,0	30,2
Дер. х - а (возраст 40 лет)	2,2	16,4	66,1	11,0

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Деревья кедра сибирского байкальской популяции произрастают совместно с рядом представителей реликтового неморального комплекса в районе рефугиума древней третичной флоры (Эпова, 1956), что дает основание считать редкие формы кедра неморальным реликтом (Мальшев, 1960; Карбаинов, 1982; Карбаинов, Кузнецова, 2009). Данное утверждение, требует дальнейших селекционно-генетических исследований.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Ирошников, А.И. Полиморфизм популяций кедра сибирского /А.И. Ирошников // Изменчивость древесных растений Сибири. – Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1974. - С. 73-103.
- Ирошников, А.И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедра сибирского / А.И. Ирошников // Кедровые леса Сибири. - Новосибирск: Наука, 1985. - С.8-40.
- Карбаинов, Ю.М. Реликтовая популяция кедра сибирского на юго-восточном побережье оз. Байкал /Ю.М. Карбаинов // Проблемы экологии Прибайкалья. – Иркутск, 1982.- Ч. 4.- С. 22.
- Карбаинов, Ю.М. Реликтовая популяция хвойных в байкальском заповеднике / Ю.М. Карбаинов, Г.В. Кузнецова.//Состояние и перспективы изучения охраняемых природных комплексов Прибайкалья. Материалы научной конференции, посвященной 40-летию Байкальского государственного природного биосферного заповедника. – Иркутск: Изд-во «Репроцентр А1», 2009. – С. 84-89.
- Мальшев, Л.И. О редких растениях Восточных Саян /Л.И. Мальшев //Ботанические материалы гербария Бот. инст-та АН СССР.- 1960. – Т.20.- С. 405-408.
- Минина, Е.Г. Аномалия женских шишек сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) как возможная форма апомиксиса /Е.Г. Минина, Н.А. Ларионова // Докл. АН СССР. - 1976. - Т.227.- №5. - С.1261-1263.
- Минина, Е.Г. Морфогенез и проявление пола у хвойных /Е.Г. Минина, Н.А. Ларионова. - М.: Наука, 1979. – 215 с.
- Третьякова, И.Н. Эмбриология хвойных /И.Н.Третьякова. - Новосибирск: Наука, 1990. – 155 с.
- Эпова, Н.А. Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана / Н.А. Эпова //Изв. Биол.-геогр. Науч. – иссл. Ин-та при Ирк. Гос. ун-те.- 1956. - Т. 16.- Вып.1-4. – С. 26-61.

Поступила в редакцию 30 января 2012 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

УДК 630*561.21+630*44+630*162

ДИНАМИКА РАДИАЛЬНОГО РОСТА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ НА ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТОЙ ПЕСЧАНОЙ ПОЧВЕ

С.Р. Кузьмин

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50/28; e-mail: skr_7@mail.ru

Представлены результаты исследований радиально роста деревьев 15 климатипов сосны обыкновенной, произрастающих в географических культурах на песчаной почве. Показано влияние болезней, вызванных ценангиевым некрозом на деградацию радиального прироста. Выявлены «морозобойные» повреждения годичных колец, проведена оценка комплексного воздействия погодных факторов и грибного заболевания на радиальный рост.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, географические культуры, устойчивость, патогены, ценангиевый некроз, погодные условия, морозобойные кольца

Results of radial growth study of 15 Scots pine climatypes, growing in provenance trial on sandy soil were shown. The result of cenangium dieback influence on radial increment decrease was shown. «Frost rings» were revealed. The assessment of complex influence of weather conditions and fungal disease on radial growth was conducted.

Key words: Scots pine, provenance trial, resistance, pathogens, cenangium dieback, weather conditions, frost rings

ВВЕДЕНИЕ

Исследование радиального роста сосны обыкновенной разного происхождения в сухих условиях дерново-подзолистой песчаной почвы в географических культурах позволяет выявить климатипы сосны, способные адаптироваться к стрессовым условиям. Условия сухих почв характеризуются наиболее неблагоприятными условиями для жизни растений, связанными с большим риском возникновения заболеваний, вызываемых грибами. Известно, что медленный рост культур сосны обыкновенной на песчаных почвах во многом определяется недостатком минерального питания, а его повышение приводит к значительному возрастанию прироста ствола по радиусу (Гаврилова, Кищенко, 2003). Супесчаные и песчаные почвы в различных климатических зонах имеют такие общие черты, как крайне низкая поглотительная способность, бедность элементного питания для растений, невысокая микробиологическая активность и влагоемкость, очень высокая водопроницаемость (Смирнова, Карпачевский, 2006). Тем не менее, у деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в данных условиях, могут быть определенные преимущества и перспективы использования. Механические свойства древесины выше в сосняках, произрастающих на песчаных и супесчаных почвах, а на высокоплодородных почвах из-за увеличения ширины годичных слоев уменьшается плотность и прочность древесины, поэтому эти факты необходимо учитывать при подборе участков для создания насаждений сосны целевого назначения

(Пчелин и др., 2003). Выявление климатипов сосны обыкновенной, способных расти лучше местного или на его уровне в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы, способствует разработке рекомендаций для решения вопросов селекции и восстановления лесов на территории Приангарья.

Цель работы – выявить особенности радиального роста у сосны разного происхождения, оценить влияние внешних факторов на его динамику в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы в географических культурах.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследований являются географические культуры сосны обыкновенной, созданные в 1977 году в Богучанском лесхозе Красноярского края (58°39' с.ш., 97°30' в.д.) по программе и методике ВНИИЛМ (Изучение..., 1972). Географические культуры создавались 3-х летними сеянцами на участках с разными почвенными условиями. Посадка культур проводилась под меч Колесова. Густота посадки определена из расчета 8000 шт./га. Расстояние между рядами - 1,5 м, расстояние между деревьями в одном ряду – 0,75 м. В географических культурах регулярно проводятся наблюдения за ростом, сохранностью, устойчивостью к патогенам сосны обыкновенной, изучаются морфо-анатомические признаки хвои, древесины и генеративных органов (Кузьмина и др., 2004; Kuzmina, Kuzmin, 2008; Кузьмин и др., 2008; 2009).

В данной работе приводятся результаты исследования деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в Приангарье на дерново-подзолистой песчаной почве. Проведено исследование роста по диаметру у 15 климатипов: богучанского (контроль), туруханского, енисейского и минусинского из Красноярского края, пинежского

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (№ 11-04-00246; 11-04-00033; 11-04-00063; 11-04-92226), федерального агентства по образованию (проект СФУ 1.7.09)

и плесецкого из Архангельской области, балгазынского из Тывы, кандалакшского и печенгского из Мурманской области; чемальского с Алтая, заудинского и кяхтинского из Бурятии, сузунского из Новосибирской области, усть-кутского и вихоревского из Иркутской области. У каждого климатипа исследовалось по 5 деревьев, с каждого дерева приростным буравом на высоте 20 см от поверхности почвы бралось по два керны с юго-восточной и северо-западной стороны.

Полученные данные усреднялись для каждого дерева. Для исследования отбирались деревья с одинаковой площадью питания (центральные ряды, без «окон») и с диаметрами, соответствующими средним значениям климатипов сосны. Ширина годичных колец измерялась, в соответствии с принятой методикой (Rinn, 1996) на полуавтоматической установке «LINTAB» (RINNTECH), с использованием стереомикроскопа «Leica MS5». Измерение ширины годичных колец проводилось с точностью до 0,01 мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика радиального прироста большинства исследуемых климатипов имеет общий характер, который выражается в наличии периода увеличения радиального прироста, с абсолютными максимумами средних значений в раннем возрасте (1987, 1988, 1990, 1993 гг.) - 13-19 лет. Затем отмечается период существенного спада радиального прироста на протяжении нескольких лет, с выраженным минимумом значений прироста в 1999 г. почти у всех климатипов. Далее идет постепенное восстановление радиальных приростов, в некоторых случаях достигающих уровня предыдущих максимумов. У одних климатипов средние значения прироста возрастают, но не доходят до значений первого пика, у других значения ширины годичных колец второго пика превышают значения первого. Причины появления резкого спада в годичном приросте приводятся ниже.

В 1997 гг. в географических культурах в возрасте 23 лет на участке с дерново-подзолистой песчаной почвой было диагностировано заболевание,

вызванное ценангиевым некрозом *Cenangium abietis* (Pers) Pehm. (Кузьмина, Кузьмин, 2009; Kuzmina, Kuzmin, 2009). У всех климатипов в этот период, за исключением устойчивого к этому заболеванию енисейского климатипа, было выявлено существенное падение радиального прироста (рис. 1). Вихоревский, кандалакшский и туруханский климатипы отличаются от остальных наибольшими средними значениями радиального прироста в 1999 году (год наименьшего прироста), они имеют прирост равный 0,82, 0,65 и 0,50 мм соответственно, эти значения превышают среднее для всех климатипов в этот год, равное 0,40 мм.

У деревьев климатипов сосны с сильной степенью повреждения хвои (более 50%) и последующей ее элиминацией отмечается нарушение деятельности камбия, приводящее к отсутствию клеток ксилемы (выпадение колец) в 1999 г., а у отдельных южных климатипов (кяхтинского и чемальского) в 2000 и 2001 гг. Выпадение годичных колец фиксировалось на древесном керне в одном радиусе или в двух противоположных. К климатипам, у которых отмечается выпадение годичного кольца, относятся: сузунский, кяхтинский, чемальский, балгазынский, заудинский и плесецкий.

Свидетельством того, что именно грибное заболевание привело к постепенной деградации радиального прироста с абсолютным минимумом значений в 1999 г. является сравнение погодных условий исследуемых лет, которое показывает, что погодные условия не могли так существенно изменить динамику радиального прироста без воздействия каких-либо других факторов.

В данных почвенных условиях большое значение имеет количество воды в течение вегетационного сезона, которое получают деревья. В этой связи, чем меньше количество осадков, тем хуже будут чувствовать себя деревья. На рис. 1. видно, что этап деградации радиального прироста начался в 1994 г. и усилился в 1999 г. Однако в 1994 году количество осадков мая (30,2 мм), а также с мая по август (151 мм) не является низким по сравнению с предыдущим 1993 годом, когда в мае выпало 31,9 мм, за весь период 149 мм (рис. 2).

Таблица - Средние значения радиального прироста климатипов сосны обыкновенной в географических культурах на дерново-подзолистой песчаной почве

Категория устойчивости к патогенам	Название климатипа	Радиальный прирост, мм	
		1987-2010 гг.	1997-2000 гг.
Устойчивые	Туруханский	1,14±0,08	0,67±0,05
	Кандалакшский	1,15±0,07	0,71±0,09
	Енисейский	1,43±0,07	1,30±0,08
	Богучанский	0,82±0,05	0,51±0,08
	Вихоревский	1,52±0,09	0,95±0,06
Неустойчивые	Чемальский	1,12±0,09	0,44±0,14
	Балгазынский	0,85±0,07	0,43±0,10
	Кяхтинский	0,92±0,08	0,40±0,10
	Сузунский	0,87±0,08	0,30±0,10

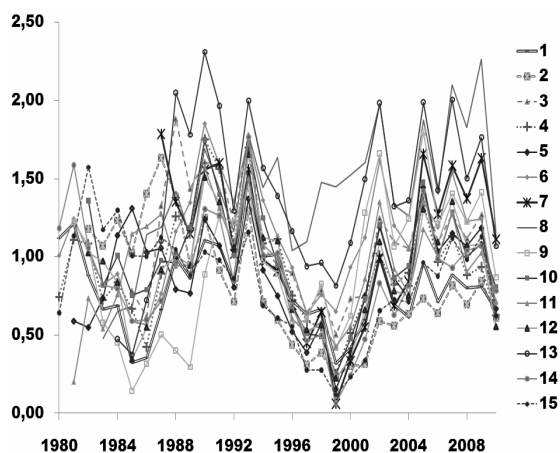


Рисунок 1 - Динамика средних значений ширины годичного кольца (мм, ось ординат) с 1980 по 2010 гг. (ось абсцисс) у климатипов сосны обыкновенной (1 – богучанский; 2 – пинежский; 3 – туруханский; 4 – плесецкий; 5 – балгазынский; 6 – кандалакшский; 7 – чемальский; 8 – енисейский; 9 – заудинский; 10 – усть-кутский; 11 – минусинский; 12 – кяхтинский; 13 – вихоревский; 14 – сузунский; 15 – печенгский)

В дальнейшем, в 1995 и 1996 гг., действительно отмечается уменьшение общего количества осадков с мая по август до 100 и 72 мм, но в 1997 и 1998 гг., оно снова возрастает, причем значительно – до 205 и 280, деревья реагируют заметным увеличением радиального прироста в 1998 году, но под воздействием грибного заболевания этот пик не приводит к возвращению до значений 1994 года.

Действительно, 1999 год можно отнести к одному из засушливых, особенно в начале вегетационного сезона (147 мм осадков с мая по август и 5,3 мм в мае), однако в последующие годы (2003, 2006, 2008, 2010 гг.) происходили подобные падения количества осадков и даже более существенные, но они не приводили к таким последствиям, как спад прироста в 1999 году.

Например, у трех из пяти деревьев сузунского климатипа нарушается формирование клеток в 1999 году. При этом одно из деревьев не имеет клеток ксилемы 1999 года в двух противоположных радиусах, у других отмечается отсутствие клеток этого же года только в одном радиусе. У кяхтинского климатипа выпадения отмечаются только в одном из пяти исследованных деревьев. Деревья кяхтинского климатипа имеют выпадения двух годичных колец в 1999 и 2000 гг., с несимметричным характером расположения. Наибольшее число случаев выпадения годичных колец отмечается у деревьев чемальского климатипа. Серия последовательных выпадений трех годичных колец (1999-2001 гг.) подряд обнаружена у одного из пяти деревьев, у других - отмечается выпадение двух или одного годичного кольца в одном или противоположных радиусах древесного ядра.

Меньше случаев выпадения годичного кольца 1999 года (у одного из пяти деревьев) выявлено у

деревьев балгазынского, заудинского и плесецкого климатипов. Так, у балгазынского климатипа выпадение кольца отмечается в двух радиусах ядра, у заудинского и плесецкого - только в одном.

Различия между некоторыми устойчивыми и неустойчивыми климатипами, которые были отмечены в предыдущих работах на географических культурах (Кузьмина, Кузьмин, 2009) по радиальному приросту в отдельные периоды представлены в таблице.

Устойчивые к патогенам деревья не имеют нарушений камбиального роста, связанных с отсутствием клеток ксилемы, у них отмечается только спад радиального прироста в связи с повреждением хвои средней и слабой тяжести. Среди устойчивых климатипов сосны выделяется енисейский, у деревьев которого не выявлено существенного спада радиального прироста в годы эпифитотии. Таким образом, у исследованных деревьев, имеющих слабую и среднюю степень повреждения ассимиляционного аппарата (устойчивые к фитопатогенам климатипы), не отмечается выпадения годичных колец. Этот показатель подтверждает, что повреждение грибными болезнями вегетативных органов, и в частности, хвои, сказывается на качестве древесины – формировании годичных колец, интенсивности и количестве делений клеток камбия.

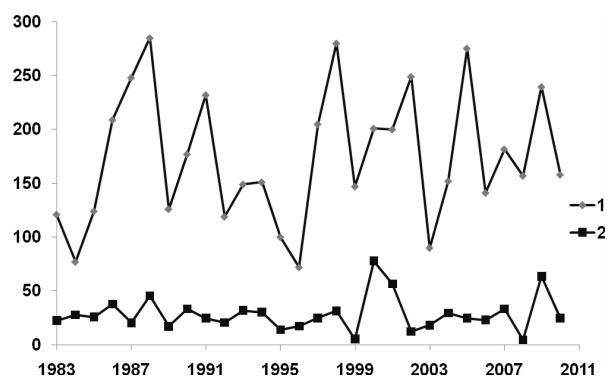


Рисунок 2 - Сумма осадков (мм) с мая по август (1) и отдельно в мае (2) с 1983 по 2010 гг. по данным Богучанской метеостанции

Местный богучанский климатип имеет низкое среднее значение радиального прироста и уступает по этому признаку остальным устойчивым климатипам, что свидетельствует о сухих и бедных гумусовым горизонтом почвенных условиях участка. Соседние по географическому происхождению вихоревский и енисейский климатипы на протяжении всего исследуемого периода жизни демонстрируют наибольшие значения радиальных приростов и наименьшую чувствительность к такому заболеванию, как ценангиевый некроз. Эти климатипы могут быть перспективными при выращивании в данных стрессовых почвенных условиях Приангарья.

У всех исследуемых климатипов в 1992 г. году было обнаружено «морозобойное» повреждение в

годовом кольце (рис. 3). Ряд морозобойных повреждений наблюдается и в предыдущие годы, но именно в 1992 это повреждение наиболее выражено, причем оно является последним за наблюдаемый период у исследуемых деревьев. М.А. Гурской и С.Г. Шиятовым (2006) приводятся данные о морозобойных повреждениях ели и лиственницы на полярном пределе распространения (66°40'-66°44' с.ш., 66°20'-66°20' в.д.). Они отмечают, что причиной морозобойных повреждений является довольно резкое падение температур в течение вегетационного сезона, не обязательно до отрицательных.

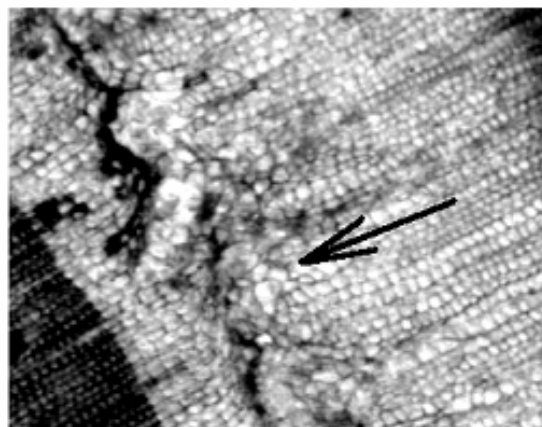
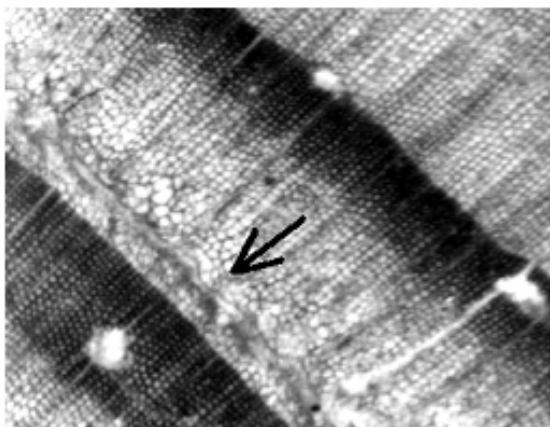


Рисунок 3 - «Морозобойные» повреждения годичных колец в 1992 г. у богучанского (слева) и енисейского (справа) климатипов

В условиях географических культур в Богучанском лесничестве таким погодным условием стало понижение температуры с 21 мая по 2 июня 1992 года с 22,6°С до 2,4°С, общее падение составило 20,2°С за 12 дней. На рисунке видно, что у дерева енисейского климатипа к этому времени уже сформировано около 10 клеток ксилемы, а у местного богучанского – в два-три раза меньше. На рисунке 1 видно, как сильно повлияло такое повреждение на радиальный прирост, который заметно снизился в 1992 г. Однако комплексное воздействие погодных условий и грибного заболевания приводит к более существенной деградации прироста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Причиной деградации радиального прироста, сопровождающейся выпадением годичных колец и появлением морозобойных повреждений, является комплексное воздействие грибного заболевания и погодных условий. В условиях дерново-подзолистой песчаной почвы лимитирующим фактором являются осадки, поэтому реакция деревьев в засушливые сезоны ярко проявляется в существенном уменьшении радиального прироста.

В условиях географических культур в Приангарье енисейский климатип сосны является перспективным, так как он имеет устойчивый тренд на увеличение прироста, что связано с его хорошей адаптацией к почвенным и климатическим условиям.

Характерно такое повреждение для молодых деревьев. Авторы подчеркивают, что проблеме морозобойных повреждений мало уделяется внимание в литературе.

Таким образом, появлению подобных повреждений в более южных условиях Приангарья у сосны обыкновенной, вероятно, способствуют именно почвенные условия места произрастания географических культур, которые при определенных погодных условиях привели к формированию последнего ярко выраженного «морозобойного кольца» в 18-летнем возрасте.

Выявленная особенность генетико-адаптационной реакции енисейского климатипа по радиальному росту обусловлена сходными экологическими условиями его места происхождения и пункта испытания. Кроме енисейского климатипа, в перспективные можно выделить вихоревский, так как его деревья отличаются высокими показателями радиального роста на протяжении всего исследуемого периода. Южные климатипы, в особенности чемальский, более чувствительны по сравнению с остальными к грибным заболеваниям и погодным условиям, их деревья имеют серийные выпадения годичных колец.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Гаврилова, О.И. Влияние минеральных удобрений на рост культур сосны обыкновенной на песчаных почвах южной Карелии / О.И. Гаврилова, И.Т. Кищенко // Лесной журнал. – 2003. – № 6. – С. 7-15.
- Гурская, М.А. Распределение морозобойных повреждений в древесине хвойных деревьев / М.А. Гурская, С.Г. Шиятов // Экология. – 2006. – № 1. – С. 9-15.
- Изучение имеющихся и создание новых географических культур. – Пушкино: ВНИИЛМ, 1972. – 52 с.
- Кузьмин, С.Р. Особенности трахеид древесины у климатипов *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae) в географических культурах / С.Р. Кузьмин, Е.А. Ваганов, Н.А. Кузьмина, Л.И. Милютин // Ботанический журнал. – 2008. – Т. 93. – № 1. – С. 10-21.
- Кузьмин, С.Р. Плотность устьиц хвои у сосны обыкновенной разного происхождения в

- географических культурах Приангарья / С.Р. Кузьмин, Е.А. Ваганов, Н.А.Кузьмина, Л.И. Милютин, П.П. Силкин // Лесоведение. – 2009. - № 2. – С. 35-40.
- Кузьмина, Н.А. Селекция сосны обыкновенной по устойчивости к грибным патогенам в географических культурах / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин // Хвойные бореальной зоны. – 2009. – Т. XXVI. – № 1. – С. 76-81.
- Кузьмина, Н.А. Дифференциация сосны обыкновенной по росту и выживаемости в географических культурах Приангарья / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин, Л.И. Милютин // Хвойные бореальной зоны. – 2004. – Вып. 2. – С. 48-56.
- Пчелин, В.И. Влияние типа лесорастительных условий на качество древесины сосны обыкновенной в насаждениях среднего Поволжья / В.И. Пчелин, А.Х. Гозизулин, Е.И. Патрикеев // Лесной журнал. – 2003. – № 1. – С. 62-66.
- Смирнова, Л.Ф. Почвы сосновых насаждений на песках / Л.Ф. Смирнова, Л.О. Карпачевский // Лесоведение. – 2006. – № 3. – С. 31-41.
- Kuzmina, N.A. Intraspecific response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to pathogens in a provenance trial in Middle Siberia / N.A. Kuzmina, S.R. Kuzmin // Eurasian Journal of Forest Research. – 2008. – V. 11. – № 2. – P. 51-59.
- Rinn, F. TSAP V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation /F. Rinn. Germany, Heidelberg, 1996. – 263 p.

Поступила в редакцию 30 января 2012 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

УДК 630*165.52

АНАЛИЗ ЛЕСОСЕМЕННОГО РАЙОНИРОВАНИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50, стр. 28; e-mail: kuz@ksc.krasn.ru

На основе исследований географических культур разработаны и показаны предложения по уточнению лесосеменного районирования сосны обыкновенной в Средней Сибири.

Ключевые слова: лесосеменное районирование, сосна обыкновенная, географические культуры, климатип, стволовая продуктивность

On the base of provenance trial study the recommendations of more precise definition of forest-seed zoning of Scots pine in Central Siberia were developed and shown.

Key words: forest-seed zoning, Scots pine, provenance trial, climatype, stem productivity

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время в практике лесного хозяйства развивается такая отрасль, как плантационное лесоразведение. Плантации создаются на больших площадях и требуют финансовых повышенных затрат, поэтому к посевному и посадочному материалу требования повышаются. Посадочный и посевной материал должен быть проверенным, высокопродуктивным, устойчивым к патогенам и обеспечивать получение необходимых продуктов. Одним из основных способов установления генетической ценности селекционного материала является испытание семенного потомства в географических и испытательных культурах. Исследование роста и устойчивости сосны обыкновенной в географических культурах позволяет выявить перспективные климатипы, рекомендовать их в сорта-популяции, разработать предложения по использованию лучших климатипов в плантационном лесовыращивании и скорректировать лесосеменное районирование вида в регионе (Изучение ..., 1972).

Лесосеменное районирование является одним из основных резервов повышения продуктивности и устойчивости искусственных насаждений. Задачей лесосеменного районирования является рациональное использование географической изменчивости древесных видов для выращивания высокопродуктивных и устойчивых лесных насаждений. Правильный выбор географического происхождения для выращивания в конкретных лесорастительных условиях позволяет повысить продуктивность культур на 20-30 %.

В России лесосеменное районирование основных лесообразующих видов разработано по заданию Государственного комитета СССР по лесному хозяйству и введено в действие приказом с 1 июля 1982 года (Лесосеменное районирование ..., 1982). Введение в действие лесосеменного районирования

являлось важнейшей составной частью общей программы генетического улучшения лесов страны. Проект сводного лесосеменного районирования сосны в европейской части СССР подготовлен Е.П. Проказиным, и Б.Н. Куракиным (ВНИИЛМ), по сосне в Азиатской части страны - А.И. Ирошниковым (Институт леса и древесины). Лесосеменное районирование является обязательным как для государственных предприятий, так и для других предприятий, осуществляющих ведение лесного хозяйства. Основной единицей лесосеменного районирования является лесосеменной район со сравнительно однородными природными условиями и генетическим составом популяций с ярко выраженными лесохозяйственными особенностями. В некоторых случаях лесосеменной район подразделяется на подрайоны. В пределах ареала сосны обыкновенной лесосеменные районы неравноценны между собой по площади, представленности отдельных лесных формаций, лесокультурному фонду и перспективам развития семенной базы.

В последние годы в связи с накопленной новой информацией о результатах исследования географических культур, созданных в 70-х годах, правила перемещения семян основных древесных видов требуют уточнений. Географические культуры сосны обыкновенной последней серии содержат большие генетические коллекции популяций, результаты их исследований значительно расширяют информацию о географической изменчивости вида, ее закономерностях, позволяют выявить сорта-популяции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Географические культуры, созданные в Средней Сибири в Богучанском лесничестве Красноярского края из 84 климатических экотипов (40 % из них представляют сибирские сосновые популяции), являются уникальной генетической коллекцией для объективной оценки географической изменчивости наследственных свойств сосны обыкновенной. Ре-

зультаты исследования селекционных показателей сосны обыкновенной в географических культурах, достигших II класса возраста, являются научной основой для разработки рекомендаций по уточнению (предварительному) лесосеменного районирования вида в регионе. Окончательная оценка географических культур будет проводиться по достижению 1/2 возраста спелости географических культур.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате многолетних наблюдений за ростом и устойчивостью географических культур, выявлены климатипы, превосходящие по основным селекционным показателям местную сосну. На дерново-подзолистой песчаной почве лучшими климатипами сосны являются: енисейский, северо-енисейский, проспихинский, ниже-енисейский, ачинский Красноярского края, мамский, усть-кутский, катангский, вихоревский, зиминский Иркутской области, олекминский Якутия, пудожский, сортовальский Карелия, корткеросский Коми, кандалакшский Мурманской, заводоуковский Тюменской, болотнинский Новосибирской, колпашевский Томской, гурьевский Кемеровской областей. Преимущество по росту в высоту и диаметру у лучших климатипов перед местной сосной составляет от 20 до 40 % (Кузьмина, Кузьмин, 2009).

На темно-серой лесной суглинистой почве перспективными климатипами по стволовой продуктивности и устойчивости к внешним факторам среды являются: ниже-енисейский и канский Красноярского края, катангский, усть-кутский, мамский Иркутской области, нерчинский Читинской области, тотемский Вологодской области, чупинский, пудожский, сортовальский из Республики Карелия, корткеросский из республики Коми, слободской Кировской области, тавдинский и ревдинский Свердловской области, гурьевский Кемеровской области, боровлянский Алтайского края.

Среди отобранных климатипов только у семи выявлена широкая норма генетической реакции на изменение экологических факторов в условиях географических культур. На дерново-подзолистой песчаной и темно-серой лесной суглинистой почвах они показали высокую устойчивость и стволовую продуктивность. К этим климатипам относятся: – ниже-енисейский Красноярского края, мамский, усть-кутский и катангский Иркутской области, пудожский, сортовальский из Карелии, корткеросский из Республики Коми. Различия с материнским насаждением у них достигают двух классов бонитета, превышения по запасу древесины по отношению к местному климатипу достигают 15 %. Отобранные климатипы сосны имеют хорошую устойчивость к грибным болезням, доля прямоствольных деревьев у них составляет более 85 %.

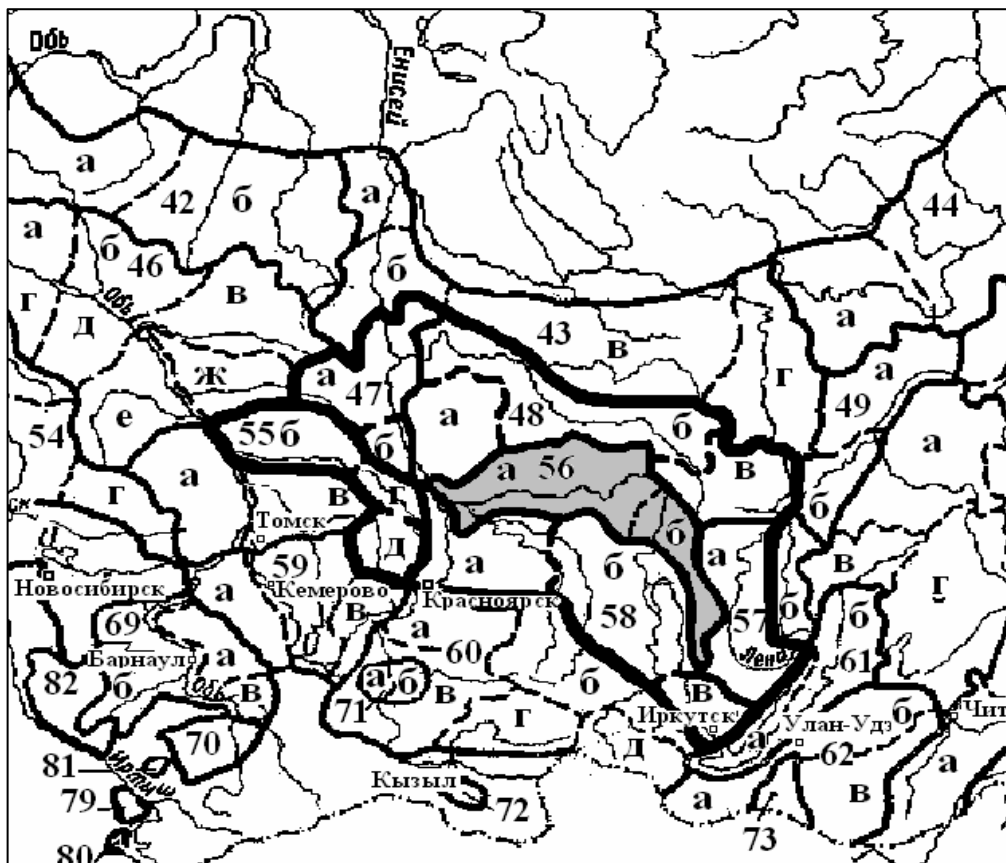


Рисунок 1 - Уточнение лесосеменного районирования сосны обыкновенной в Средней Сибири (Фрагмент карты - схемы лесосеменного районирования сосны обыкновенной)

В Средней Сибири по действующему лесосеменному районированию сосны обыкновенной существует 10 лесосеменных районов (номера и название): 43 - Нижне-Енисейский (подрайоны: а - Туруханский, б - Елогуйский, в - Чуна-Илимпейский); 47 - Средне-Енисейский (подрайоны: а - Сымский, б - Касский); 48 - Тунгусский (подрайоны: а - Енисейский кряж, б - Подкаменно-Тунгусский); 55 - Томский (подрайоны: г - Верхнекетский, д - Кемчугский); 56 - Ангаро-Илимский (подрайоны: а - Нижнеангарский); 58 - Южно-Ангарский (подрайоны: а - Канско-Бирюсинский); 59 - Салаиро-Кузнецкий (подрайоны: в - Верхнечуйский); 60 - Саянский (подрайоны: а - Манско-Канский, в - Западно-Саянский); 71 - Минусинский (- подрайоны: а - Минусинский, б - Нижнеойский); 72 - Центрально-Тувинский (рис.1).

На основании результатов исследований стволовой продуктивности и устойчивости климатипов сосны к внешним факторам среды в географических культурах предлагаем расширить территорию Ангаро-Илимского - 56 лесосеменного района, в котором находится пункт испытания, присоединив к нему следующие лесосеменные районы: Средне-Енисейский - 47 с двумя подрайонами (а, б), Тунгусский - 48 с тремя подрайонами (а, б, в), Верхне-Ленский - 57 с одним подрайоном (а), Южно-Ангарский - 58 с тремя подрайонами (а, б, в), Томский - 55 с тремя подрайонами (б, г, д).

В случае хронического отсутствия урожая семян, поставщиками семян для создания плантаций и лесных культур целевого назначения на дерново-подзолистых песчаных и темно-серых лесных суглинистых почвах в регионе могут быть следующие лесосеменные районы (л. р.), подрайоны и предприятия (лесничества): Южнокарельский - 5 л.р., Пудожское и Сортовальское лесничества Республи-

ки Карелия; Верхнедвинской - 6 л.р., подрайон (б), Корткеросское лесничество Республики Коми; Приленский - 49 л.р., подрайон (б), Мамское лесничество Иркутской области; Салаиро-Кузнецкий - 59 л.р., подрайон (а), Гурьевское лесничество Кемеровской области.

Дополнительно для создания продуктивных и устойчивых культур и плантаций на дерново-подзолистых песчаных почвах в регионе поставщиками семян могут быть следующие лесосеменные районы и лесничества (л-ва): Салаиро-Кузнецкий - 59 л.р., подрайон (а), Болотнинское л-во Новосибирской области; Витимо-Олекминское - 51 л.р., подрайон (б), Олекминское л-во Республика Якутия. Исключительно на темно-серой лесной суглинистой почве, в случае долгого отсутствия семян в регионе, допускается использовать семена из следующих лесосеменных районов и лесничеств: Верхнедвинской - 6 л.р., подрайон (в), Тотемское л-во Вологодской области; Средне-Зауральский - 53 л.р., подрайон (б), Тавдинское и Ревдинское л-во Свердловской области; Верхнее-Обский - 69 л.р., подрайон (а), Боровлянское л-во Алтайского края.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Изучение имеющихся и создание новых географических культур // Программа и методика работ. М.: ВНИИЛМ, 1972.- 52 с.
- Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород в СССР.- М., 1982. - 368 с.
- Кузьмина, Н.А. Селекция сосны обыкновенной по устойчивости к грибным патогенам в географических культурах /Кузьмина, Н.А., Кузьмин С.Р. //Хвойные бореальной зоны. - 2009. - Том 26.- №1. - С. 76-81.

Поступила в редакцию 27 января 2012 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

УДК 575.174.015.3:582.475.2

ОРГАНОГЕНЕЗ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*

В.Г. Лебедев, К.А. Шестибратов

Филиал Учреждения Российской академии наук Института биоорганической химии
им. академиков М.М.Шемякина и Ю.А.Овчинникова
142290 Московская обл., г. Пушкино, пр-т Науки, д.6, e-mail: vglebedev@mail.ru

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является одной из основных хвойных пород лесов boreальной зоны. Повысить продуктивность лесных насаждений можно с помощью лесных плантаций плюсовых деревьев, заложенных посадочным материалом клонального происхождения. Мы провели оценку влияния различных факторов на регенерацию и укоренение побегов сосны обыкновенной *in vitro*. Оптимизация состава питательных сред, освещенности, типа ауксина и концентрации сахарозы позволила довести частоту образования побегов до 96 %, а укоренения – до 58 %. Полученные результаты могут быть использованы для разработки технологии клонального микроразмножения ценных генотипов *P.sylvestris*.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, *in vitro*, витрификация, регенерация побегов, освещенность, укоренение

Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) is one of the most widely distributed conifers in the boreal forests. For establishment of forest plantations the superior (plus) trees must be clonally propagated. We investigated influence of various factors, such as basal nutrient media, light intensity, sucrose, auxins on shoot regeneration and rooting of Scots pine *in vitro*. Obtained results may be used for development of clonal micropropagation protocol for valuable genotypes of *P.sylvestris*.

Key words: Scots pine, *in vitro*, vitrification, shoot regeneration, light intensity, rooting

ВВЕДЕНИЕ

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является одной из основных лесообразующих хвойных пород Северного полушария. В России она занимает около 1/6 площади всех лесов и имеет большое экономическое значение, так как ее древесина используется в самых различных отраслях промышленности и строительства. Однако продуктивность северных российских лесов относительно невысока и составляет от 0,4 до 2 м³/га в год (Чибисов, 2000). Эффективность лесонасаждений можно повысить путем создания лесных плантаций с ценными генотипами, обладающими повышенной продуктивностью и дающими древесину высокого качества. Посадочный материал для таких плантаций нельзя получать путем семенного размножения, так как при этом ценные признаки у хвойных пород наследуются с частотой всего 10-20 % (Долголиков, Попивший, 1992).

Эту проблему можно решить с помощью технологии культивирования растений *in vitro*, которая обладает рядом преимуществ по сравнению с традиционными способами вегетативного размножения: имеет высокий коэффициент размножения, не зависит от времени года, не требует больших площадей. Однако хвойные растения являются наиболее сложными объектами в культуре *in vitro*, и поэтому разработка эффективной системы клонального микроразмножения для некоторых видов до сих пор является актуальной задачей. Сосна обыкновенная считается особенно трудной для культивирования *in vitro* даже среди других представителей рода *Pinus* (Hohtola, 1988). Исследования на эту тему ведутся с начала 1980-х годов, но публикаций в целом немного. Известно о работах по органогенезу из семян (Haggman et al., 1996) или почек

взрослых деревьев (Andersone and Ievinsh, 2002), а также по соматическому эмбриогенезу (Lelu-Walter et al., 2008). Авторы сообщали о значительном влиянии генотипа, побурении тканей, приводящему к некрозу, низкой частоте укоренения. Цель нашего исследования заключалась в оценке влияния различных факторов на регенерацию и укоренение побегов из семенных эксплантов сосны обыкновенной в условиях *in vitro*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В работе использовали семена сосны обыкновенной, любезно предоставленные В.Е. Падутовым (Институт леса НАН Беларуси, г. Гомель). Проростки получали проращиванием на фильтровальной бумаге. У них оставляли 5-7 мм гипокотыля, после чего стерилизовали 4 мин в 0,2 % растворе Hg(NO₃)₂ и помещали на среду без регуляторов роста, содержащую минеральные соли PM1 (Shchestratov et al., 2003), 30 г/л сахарозы, 200 мг/л PVP и 2,5 г/л Gelrite gellan gum (Sigma, USA). На этой среде экспланты выдерживали 7-8 дней для отбраковки инфицированных и ослабленных растений, после чего использовали в экспериментах.

Для регенерации побегов экспланты культивировали два пассажа по 6-7 недель каждый: вначале на 5 мг/л 6-БАП или кинетина, затем на среде без регуляторов роста. Для оценки влияния минерального состава питательной среды использовали среды MS (Murashige and Skoog, 1962), PM1, QL (Quoirin and Lepoivre, 1977), AE (von Arnold and Eriksson, 1981), MCM (Bornman, 1983), DCR (Gupta and Durzan, 1985) и SH (Schenk and Hildebrandt, 1972).

Укоренение проводили на средах с различными концентрациями НУК или ИМК, результаты учи-

тывали через 12 недель. Все среды содержали 30 г/л сахарозы (если не указано иное), 200 мг/л PVP (кроме сред для укоренения) и 2,5 г/л Gelrite. pH сред доводили до 5,6-5,8 1 Н КОН и автоклавировали в течение 20 минут при 121 °С. Регуляторы роста и витамины стерилизовали фильтрованием (Millipore, 0,22 мкм) и добавляли в среду после автоклавирования. Растения выращивали при температуре 23±1 °С и 16 час. световом дне.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для оценки влияния минерального состава сред экспланты сосны обыкновенной культивировали на семи различных средах с добавлением 5 мг/л 6-БАП в течение 1,5 месяцев с целью закладки почек, после чего для элонгации побегов пересаживали на аналогичную среду, но без регуляторов роста (б/г). Поведение эксплантов значительно отличалось в разных вариантах. В первом пассаже состав среды оказал существенное влияние на все показатели, кроме количества побегов на эксплант (табл. 1).

На средах MS и АЕ отмечалась сильная витрификация эксплантов – 48 и 68 %, соответственно. Среда МСМ способствовала проявлению некроза у почти четверти всех эксплантов. Побегообразование на разных средах была довольно схожим и существенным образом выделялась только среда SH, на которой к тому же хвоинки были светлее, чем в остальных вариантах. После второго пассажа много некроза наблюдалось на средах MS и АЕ – экспланты, витрифицированные в течение первого пассажа, погибли при последующем культивировании. Как и в первом пассаже, сильный некроз был отмечен на среде МСМ.

Побегообразование и количество побегов на эксплант во втором пассаже были максимальными на среде MS – 93 % и 5,0, соответственно. Побегов длиннее 7-8 мм, которые можно было отделить от исходного экспланта и культивировать индивидуально, мы учитывали отдельно и их доля в разных вариантах различалась несущественно. У эксплантов, находившихся на среде DCR, наблюдалось покраснение кончиков хвоинок.

Витрификация, особый тип физиологического отклонения в культуре *in vitro*, значительно снижает качество растительного материала. К сожалению, в работах других авторов практически отсутствуют данные по уровню витрификации и некроза эксплантов сосен *in vitro* на различных средах.

Результаты исследований влияния минерального состава на побегообразование у видов *Pinus* различаются довольно значительно. Например, в работах с *P. kesiya* и *P. pinea* мультипликация лучше всего шла на средах MS и 1/2 MS, соответственно (Nandwani et al., 2001; Sul and Korban, 2004). В экспериментах с *P. halepensis* и *P. wallichiana* оптимальной средой для индукции побегов оказалась среда DCR, которая превосходила среду SH (Lambardi et al., 1993; Mathur and Nadgauda, 1999), что противоречит нашим результатам. Скорее всего, это свидетельствует о том, что разные виды нуждаются в разном количестве и соотношении минеральных элементов питания. Кроме того, эта потребность может различаться в зависимости от стадии развития. Из наших результатов можно сделать вывод, что на стадии закладки почек оптимальным вариантом для сосны обыкновенной оказалась среда SH, а на стадии их элонгации – среда MS, несмотря на сильную витрификацию эксплантов.

Таблица 1 - Влияние минерального состава среды на органогенез эксплантов *P. sylvestris*

Среда	1-й пассаж (закладка почек – 5 мг/л БАП)				2-й пассаж (элонгация побегов – б/г)			
	витрификация, %	некроз, %	побегообразование, %	кол-во побегов на эксплантов	некроз, %	побегообразование, %	кол-во побегов на эксплантов	доля побегов для срезки, %
MS	47,8 аб	8,0 аб	45,7 бв	2,8	65,0 а	92,9 а	5,0	61,5
PM1	14,9 в	2,1 бв	51,1 бв	2,2	7,5 б	75,7 аб	2,4	58,2
QL	11,1 вг	2,2 бв	71,1 аб	2,7	5,3 б	88,9 аб	3,4	54,5
АЕ	67,5 а	13,0 аб	47,5 бв	2,7	78,1 а	57,1 б	1,8	42,9
МСМ	0,0 г	23,9 а	65,7 абв	2,7	18,8 б	84,6 аб	3,2	52,1
DCR	26,7 бв	2,2 бв	62,2 абв	2,1	12,5 б	68,6 аб	3,0	49,3
SH	11,8 вг	0,0 в	80,4 а	2,9	2,5 б	84,6 аб	3,7	61,5

Здесь и далее - величины, достоверно различающиеся между собой ($P < 0,05$), обозначены разными буквами

Таблица 2 - Влияние минерального состава среды и присутствия 6-БАП на разных пассажах на органогенез *P. sylvestris*

Вариант	Среда	1-й пассаж			2-й пассаж		
		витрификация, %	побегообразование, %	кол-во побегов на эксплант	побегообразование, %	кол-во побегов на эксплант	доля побегов для срезки, %
б/г → 6-БАП	PM1	4,7	-	-	71,7 б	2,1	0,0 б
	SH	6,9	-	-	95,7 а	2,5	0,0 б
6-БАП → б/г	PM1	16,7	27,7	1,5	50,0 бв	2,6	51,2 а
	SH	9,5	26,0	1,6	47,5 в	2,2	56,1 а



Рисунок 1 - Образование побегов на explантах сосны обыкновенной на среде с 5 мг/л 6-БАП

С целью проверки эффективности среды SH на двух вышеупомянутых стадиях был проведен эксперимент, в котором сравнили варианты чередования среды с цитокинином (5 мг/л 6-БАП) и среды без регуляторов роста (б/г). Помимо среды SH использовали среду PM1, которая показала свою эффективность в предыдущем эксперименте, а также в работе с *P. radiata* (Schestibratov et al., 2003). Витрификация explантов на среде без регуляторов роста была ниже, хотя разница не получила статистического подтверждения (табл. 2).

Это подтверждает известный факт, что цитокинины, особенно в высоких дозах, способствуют проявлению витрификации. Минеральный состав среды не оказал существенного влияния на побегообразование, если 6-БАП присутствовал в среде в 1-м пассаже. Однако если его добавляли во 2-м пассаже, то стимуляция органогенеза была лучше на среде SH. Эксперимент показал, что эффективнее вначале стимулировать закладку почек (6-БАП в первом пассаже), а затем их элонгировать на безгормональной среде, так как в этом варианте около половины всех побегов имели достаточный размер для раздельного культивирования в дальнейшем (рис. 1). В противном случае (1-й пассаж без регуляторов роста) количество побегов был существенно выше, но все они не превышали в длину 5 мм.

Так как среда MS наряду с высоким побегообразованием стимулировала витрификацию explантов сосны обыкновенной, в следующем эксперименте мы попытались уменьшить этот нежелательный эффект.

Для этого 6-БАП был заменен на кинетин в той же концентрации и изменена интенсивность освещения по сравнению с обычной (50 микромоляр/м²/с). Кинетин, обладая более мягким цитокининовым действием, чем 6-БАП, тем не менее успешно использовался для индукции побегов *P. roxburghii* (Kalia et al., 2007). Что касается интенсивности освещения, насколько нам известно, ранее такие эксперименты на видах *Pinus* не проводились. Мы культивировали explанты в течение двух пассажей под освещением 12,5, 25, 50 и 100 микромоляр/м²/с. Во всех вариантах, за исключением максимальной освещенности, витрификация на среде MS была значительно выше по сравнению со средой PM 1 - 40-63 % и 17-23 %, соответственно (табл. 3).

Некроз explантов в обоих пассажах также был намного выше на среде MS. Таким образом, среда MS оказалась непригодной для культивирования explантов сосны обыкновенной, несмотря на повышенное побегообразование на этой среде для обоих цитокининов. Следует отметить, что кинетин оказался очень слабым стимулятором регенерации побегов – в незначительной степени она присутствовала только при освещенности 50 и 100 микромоляр/м²/с. Интенсивность освещения повлияла также и на внешний вид explантов, в частности, их размеры увеличивались при усилении освещенности от 12,5 до 50 микромоляр/м²/с. На 100 микромоляр/м²/с растения выглядели более огрубевшими, появился некроз семядолей, хвоинки посветлели, их кончики покраснели, однако к положительному эффекту можно отнести снижение витрификации explантов. Во втором пассаже на максимальной освещенности признаки некроза хвоинок и покраснения их кончиков еще более усилились, что свидетельствует о ее избыточности для культивирования сосны обыкновенной *in vitro*. В других работах также отмечалось преимущество умеренного освещения на различных этапах клонального микроразмножения.

Таблица 3 - Влияние освещенности и минерального состава среды на культивирование explантов *P. sylvestris*

Цитокинин, мг/л	Освещенность, микромоляр/м ² /с	Среда	1-й пассаж (с цитокинином)		2-й пассаж (б/г)	
			витрифика- ция, %	некроз, %	побего- образование, %	некроз, %
5 БАП	50	PM1	22,7 бвгд	1,4 вг	25,4 б	18,8 вгд
		MS	55,2 аб	6,9 бвг	40,3 а	74,5 а
5 кинетин	12,5	PM1	17,1 вгд	2,8 бвг	0,0 г	0,0 е
		MS	62,5 а	11,1 абв	0,0 г	68,2 аб
	25	PM1	20,0 бвгд	2,8 бвг	0,0 г	12,5 гд
		MS	40,6 абв	11,1 абв	0,0 г	31,3 вгд
	50	PM1	20,0 бвгд	2,8 бвг	0,0 г	6,3 д
		MS	40,0 абвг	16,7 аб	3,3 в	46,7 абв
	100	PM1	8,3 гд	0,0 г	8,3 в	38,1 бвг
		MS	4,2 д	33,3 а	16,7 б	47,1 абв

Например, в диапазоне освещенности 15-90 микромоляр/м²/с показатели размножения и укоренения были существенно лучше на 30 микромоляр/м²/с у *Withania somnifera* (Lee et al., 2007) и *Alocasia amazonica* (Jo et al., 2008). О побледнении окраски эксплантов абрикоса при высокой освещенности сообщали Perez-Tornero et al. (2001). Посветление хвоинок сосны при высокой освещенности может быть связано с разрушением хлорофилла. Jo et al. (2008) показали, что содержание хлоропластных пигментов (хлорофилла а и b, каротиноидов) у растений при 90 микромоляр/м²/с было в 4-5 раз ниже, чем при 30 микромоляр/м²/с.

Почти двухкратное падение содержания хлорофилла наблюдалось у растений винограда, которые акклиматизировали при 90 микромоляр/м²/с по сравнению с 40 микромоляр/м²/с (Amancio et al., 1999). Ранее также сообщалось, что интенсивность света может влиять на витрификацию. Например, увеличение освещенности с 55 до 110 микромоляр/м²/с снизило витрификацию двух сортов абрикоса в 3-5 раз (Perez-Tornero et al., 2001). Авторы связывают это с улучшением транспирации, чему способствует повышенная температура листьев при высокой освещенности. Однако представляется, что витрификация в большей степени зависит от других факторов культуры *in vitro*. Например, витрификация побегов подвоя яблони при повышении освещенности снизилась только на среде с 0,5 мг/л 6-БАП, тогда как на среде с 1,5 мг/л она, наоборот, возросла (Шорников и др., 2009).

Таблица 4 - Влияние минерального состава среды и типа ауксина на укоренение побегов *P. sylvestris* (сахароза - 30 г/л)

Среда	Ауксин, мг/л	Укоренение, %	Кол-во корней на побег
PM1	0,5 НУК	0,0 в	-
	0,5 ИМК	0,0 в	-
1/2 SH	0,5 НУК	13,3 б	3,0
	0,5 ИМК	0,0 в	-
1/2 DCR	0,5 НУК	46,7 а	2,9
	0,5 ИМК	0,0 в	-

Ряд экспериментов был проведен по укоренению побегов сосны обыкновенной *in vitro*. В частности, сравнивали три варианта состава среды: PM1 и уменьшенные вдвое концентрации солей сред SH и DCR, а также два ауксина, НУК и ИМК, в концентрации 0,5 мг/л (табл. 4).

Между вариантами наблюдались существенные различия – укоренения не было на среде PM1 и в вариантах с ИМК. Побеги укоренялись только на 0,5 мг/л НУК (рис. 2). Стоит отметить, что на среде 1/2 DCR частота укоренения было в 3,5 раза выше, чем на 1/2 SH, но различий в количестве корней на побег практически не было. Концентрация 0,5 мг/л НУК была выбрана для укоренения побегов *P. sylvestris* и в работе Haggman et al. (1996). Наши результаты вполне согласуются с другими работами по различным видам сосен в культуре *in vitro*.

На разных видах было показано преимущество НУК над другими ауксинами. Так, укоренение *P.*

roxburghii на 0,5-1,5 мг/л НУК составило 35-71 %, тогда как на таких же концентрациях ИМК и ИУК – 26-58 % и 19-39 %, соответственно (Kalia et al., 2007). В широком диапазоне концентраций, которые проверяли для укоренения микропобегов *P. massoniana*, 0,05-1 мг/л НУК и по 0,5-4 мг/л ИМК или ИУК, лучшие результаты также были показаны на средах с НУК, затем на ИМК и потом на ИУК (Zhu et al., 2010). Однако, в отличие от нашей работы, эти виды все же укоренялись на среде с ИМК, хотя и с меньшей частотой. Nandwani et al. (2001) оценивали укоренение *P. kesiya* после нахождения побегов на 3 или 10 мг/л НУК или ИМК в течение 24 или 120 ч. Только длительная выдержка на 10 мг/л ИМК способствовала образованию корней с частотой 42 %, а во всех остальных вариантах с ИМК укоренения не происходило, хотя все варианты с НУК дали укоренение в диапазоне 33-67 %. Следовательно, НУК и среда 1/2 DCR гораздо больше подходят для укоренения сосны обыкновенной, и в последующих экспериментах мы использовали только эти варианты. В работе Haggman et al. (1996) укоренение разных генотипов сосны обыкновенной на 0,5 мг/л НУК составило в среднем всего 6%, что подтверждает сложность культивирования этого вида в условиях *in vitro*.

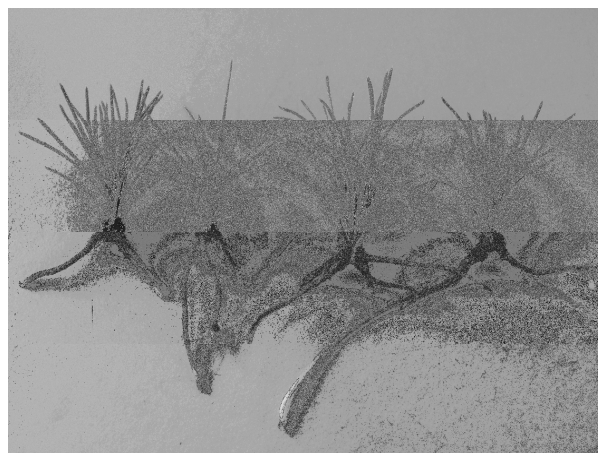


Рисунок 2 - Укоренение побегов сосны обыкновенной на среде с 0,5 мг/л НУК

Известно, что помещение растений в темноту, а также пересадка растений на безгормональную среду может стимулировать укоренение (Monteuuis and Bon, 2000). Для проверки этих утверждений на *P. sylvestris* был проведен эксперимент, в котором оценивали эффект одно- или двухнедельной экспозиции побегов в темноте или на среде с 0,5 мг/л НУК. Несмотря на колебания в частоте укоренения, статистический анализ не выявил преимуществ какого-либо варианта, хотя при нахождении на среде с НУК в течение одной недели и выдержке в темноте в течение двух недель результаты были несколько выше (табл. 5).

Существенно большее влияние тестируемые факторы оказали на количество корней на побег - корней было меньше при постоянной экспозиции на свету и при 2-х недельной выдержке на НУК. В целом же, не было обнаружено значительного пре-

имущества какого-либо варианта. По-видимому, эффект экспозиции находится в зависимости от в темноте (Monteuuis and Bon, 2000), но у березы выдерживание в темноте привело к снижению укоренения (Wynne and McDonald, 2002).

Таблица 5 - Влияние экспозиции в темноте и на НУК на укоренение побегов *P. sylvestris* (среда – 1/2 DCR, сахара – 30 г/л)

Экспозиция в темноте	Экспозиция на 0,5 мг/л НУК	Укоренение, %	Кол-во корней на побег
Без темноты	1 неделя	25,0	1,4 б
	2 недели постоянно (12 нед.)	12,5	1,3 б
Темнота 1 нед.	1 неделя	21,9	2,3 аб
	2 недели постоянно (12 нед.)	15,6	3,6 а
Темнота 2 нед.	1 неделя	6,3	1,5 аб
	2 недели постоянно (12 нед.)	15,6	3,6 а
Темнота 2 нед.	1 неделя	28,1	2,2 аб
	2 недели постоянно (12 нед.)	21,9	1,4 б
		15,6	1,8 аб

Таблица 6 - Влияние концентрации сахарозы и НУК на укоренение побегов *P. sylvestris* (среда – 1/2 DCR)

Сахароза, г/л	НУК, мг/л	Укоренение, %	Кол-во корней на побег
10	0,5	33,3 аб	2,1
	1	58,3 а	1,6
30	0,5	34,2 аб	2,0
	1	45,8 аб	1,5
50	0,5	16,7 б	1,3
	1	33,3 аб	1,8

Далее была проведена оценка влияния на укоренение концентрации сахарозы и НУК. Помимо стандартной концентрации 30 г/л сахарозы использовали также 10 и 50 г/л и включили вариант с содержанием 1 мг/л НУК. Повышение концентрации НУК положительно сказалось на укоренении, хотя на каждой концентрации сахарозы эти различия были статистически недостоверными (табл. 6).

Укоренение на 10 и 30 г/л сахарозы статистически не отличались, а на 50 г/л наблюдалось снижение укоренения. Различий в количестве корней на побег не наблюдалось во всех вариантах. Оптимальная концентрация НУК в среде для разных видов сосен была различной: *P. roxburghii* лучше всего укоренялась на 1 мг/л (Kalia et al., 2007), а *P. massoniana* – на 0,2 мг/л (Zhu et al., 2010). Что касается влияния сахарозы на укоренение, то обычно считается, что снижение концентрации углеводов в среде стимулирует ризогенез. Однако укоренение хурмы существенно не отличалось в диапазоне 17-70 г/л сахарозы (Kagami, 1999), а подвой яблони лучше всего укоренялся на 30 г/л сахарозы (Bahmani et al., 2009). У нас некоторое повышение укоренения на 10 г/л сахарозы наблюдалось в варианте с 1 мг/л НУК.

Проведенные исследования позволили определить ряд факторов, оказывающих значительное

ряда других факторов. Например, у акации укоренение и количество корней было значительно выше влияние на органогенез *P. sylvestris* в культуре *in vitro*. Удовлетворительные результаты по индукции побегообразования были получены на среде SH с добавлением 5 мг/л 6-БАП. Укоренение побегов было достигнуто на среде 1/2 DCR, содержащей НУК. Вместе с тем, было обнаружено, что требования культуры *in vitro* сосны обыкновенной довольно сильно различаются на разных стадиях, и необходима тщательная оптимизация условий на разных этапах клонального микроразмножения. По-видимому, этим объясняется сложность культивирования хвойных пород в условиях *in vitro*.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Долголиков, В.И. Положительные стороны и недостатки клоновой селекции ели / В.И. Долголиков, И.И. Попивший // Лесоведение. -1992.- № 2.- С. 11-18.
- Чибисов, Г.А. Леса Европейского Севера: экологические проблемы / Г.А.Чибисов // Лесоводственно-экономические вопросы воспроизводства лесных ресурсов Европейского Севера : сб. науч. тр. Федер. службы лес. хоз-ва России. – Архангельск : СевНИИЛХ, 2000. – С. 7-13.
- Шорников, Д.Г. Влияние условий культивирования на эффективность побегообразования клонового подвоя 54-118 и уровень витрификации тканей в культуре *in vitro* / Д.Г. Шорников, А.В. Верзилин, О.М. Акимова, Е.В. Шорникова // Вестник Мичуринского государственного аграрного университета.- 2009.- № 2. - С. 9-13.
- Amancio, S. Improvement of acclimatization of micropropagated grapevine: Photosynthetic competence and carbon allocation / S. Amancio, J.P. Rebordao, M.M. Chaves // Plant Cell Tiss. Organ Cult.- 1999.- V. 58.- P. 31-37.
- Andersone, U. Changes of morphogenic competence in mature *Pinus sylvestris* L. buds *in vitro* / U. Andersone, G. Ievinsh // Ann. Bot.- 2002.- V. 90.- P. 293-298.
- Bornman, C.H. Possibilities and constraints in regeneration of trees from cotyledonary needles of *Picea abies in vitro* / C.H. Bornman // Physiol. Plant.- 1983.- V. 57.- P. 5-16.
- Gupta, P.K. Shoot multiplication from mature trees of Douglas-fir (*Pseudotsuga manziesii*) and sugar pine (*Pinus lambertiana*) / P.K. Gupta, D.J. Durzan // Plant Cell Rep.- 1985.- V. 4.- P. 177-179.
- Haggman, H.M. Early flowering Scots pines through tissue culture for accelerating tree breeding / H.M. Haggman, T.S. Aronen, A.-M. Stomp // Theor. Appl. Genet.- 1996.- V. 93. - P. 840-848.
- Hohtola, A. Seasonal changes in explant viability and contamination of tissue cultures from mature Scots pine / A. Hohtola // Plant Cell Tissue Organ Cult.- 1988.- V. 15.- P. 211-222.
- Jo, E.-F. Effect of photoperiod and light intensity on *in vitro* propagation of *Alocasia amazonica* / E.-F. Jo, R.K. Tewari, E.-J. Hahn, K.-Y. Paek // Plant Biotech. Rep.- 2008.- V. 2.- P. 207-212.
- Kagami, H. Effect of sugars on rooting of shoots of Japanese persimmon propagated *in vitro* / H. Kagami // Plant Biotech.- 1999.- V. 16.- P. 371-374.
- Kalia, R.K. Plantlet regeneration from fascicular buds of seedling shoot apices of *Pinus roxburghii* Sarg / R.K. Kalia, S. Arya, S. Kalia, I.D. Arya // Biologia Plant.- 2007.- V. 51.- P. 653-659.
- Lambardi, M. Optimization of *in vitro* bud induction and plantlet formation from mature embryos of

- Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) / M. Lambardi, K.K. Sharma, A.T.A. Thorpe // In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant.- 1993.- V. 29.- P. 189-199.
- Lee, S.-H. Photon flux density and light quality induce changes in growth, stomatal development, photosynthesis and transpiration of *Withania Somnifera* (L.) Dunal. Plantlets / S.-H. Lee, R.K. Tewari, E.-J. Hahn, K.-Y. Paek // Plant Cell Tiss. Organ Cult.- 2007.- V. 90.- P. 141-151.
- Lelu-Walter, M.-A. Clonal plant production from self- and cross-pollinated seed families of *Pinus sylvestris* (L.) through somatic embryogenesis / M.-A. Lelu-Walter, M. Bernier-Cardou, K. Klimaszewska // Plant Cell Tiss. Organ Cult.- 2008.- V. 92.- P. 31-45.
- Mathur, G. In vitro plantlet regeneration from mature zygotic embryos of *Pinus wallichiana* A.B. Jacks / G. Mathur, R. Nadgauda // Plant Cell Rep.- 1999.- V. 19.- P. 74-80.
- Monteuuis, O. Influence of auxins and darkness on in vitro rooting of micropropagated shoots from mature and juvenile *Acacia mangium* / O. Monteuuis, M.-C. Bon // Plant Cell Tiss. Organ Cult.- 2000.- V. 63.- P. 173-177.
- Murashige, T. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture / T. Murashige, F.A. Skoog // Physiol. Plant.- 1962.- V. 15.- P. 473-497.
- Nandwani, D. Micropropagation of *Pinus kesiya* Royle ex Gord (Khasi pine) / D. Nandwani, S. Kumaria, P. Tandon // Gartenbauwissenschaft.- 2001.- V. 66.- P. 68-71.
- Perez-Tornero, O. Control of hyperhydricity in micropropagated apricot cultivars / O. Perez-Tornero, J. Egea, E. Olmos, L. Burgos // In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant.- 2001.- V. 37.- P. 250-254.
- Quoirin, M. Improved medium for in vitro culture of *Prunus* sp. / M. Quoirin, P. Lepoivre // Acta Hort.- 1977.- V. 78.- P. 437-442.
- Schenk, R.U. Medium and techniques for induction and growth of monocotyledonous and dicotyledonous plant cell cultures / R.U. Schenk, A.C. Hildebrandt // Can. J. Bot.- 1972.- V. 50.- P. 199-204.
- Schestibratov, K.A. Plantlet regeneration from subculturable nodular callus of *Pinus radiata* / K.A. Schestibratov, R.V. Mikhailov, S.V. Dolgov // Plant Cell Tiss. Organ. Cult.- 2003.- V. 72.- P. 139-146.
- Sul, III-W. Effects of salt formulations, carbon sources, cytokinins, and auxin on shoot organogenesis from cotyledons of *Pinus pinea* L. / III-W. Sul, S.S. Korban // Plant Growth Regul.- 2004.- V. 43.- P. 197-205.
- von Arnold, S. In vitro studies on adventitious shoot formation in *Pinus contorta* / S. von Arnold, T. Eriksson // Can. J. Bot.- 1981.- V. 59.- P. 870-874.
- Wynne, J. Adventitious root formation in woody plant tissue: the influence of light and indole-3-butyric acid (IBA) on adventitious root induction in *Betula pendula* / J. Wynne, M.S. McDonald // In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant.- 2002.- V. 38.- P. 210-212.
- Zhu, L.-H. Micropropagation of *Pinus massoniana* and mycorrhiza formation in vitro / L.-H. Zhu, X.-Q. Wu, H.-Y. Qu et al. // Plant Cell Tiss. Organ. Cult.- 2010.- V. 102.- P. 121-128.

Поступила в редакцию 29 декабря 2011 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

УДК 630.232

ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ПЛЮСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ КЕДРА СИБИРСКОГО НА ПЛАНТАЦИИ ЗАПАДНО-САЯНСКОГО ОПЫТНОГО ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

Р.Н. Матвеева, О.Ф. Буторова, В.С. Филимохин

Сибирский государственный технологический университет
660049 Красноярск, ул. Мира, 82, E-mail: lhf@sibstu.kts.ru

Приведены особенности роста и семеношения полусибов плюсовых деревьев кедров сибирского на опытной плантации Западно-Саянского опытного лесного хозяйства. Отселектированы экземпляры, характеризующиеся интенсивным ростом, ранним семеношением.

Ключевые слова: кедр сибирский, полусибовы, плюсовые деревья, плантация, Сибирь

Features of growth and crop of plus trees halvesibs of *Pinus sibirica* on a experience plantation of the West Sayan Experience forestry are resulted. The copies are characterized by intensive growth, early crop are selected.

Keywords: *Pinus sibirica*, halvesibs, plus trees, a plantation, Siberia

ВВЕДЕНИЕ

В организации лесного семеноводства большое значение имеет создание плантаций кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), отличающихся повышенной семенной или стволовой продуктивностью. В этом направлении актуальны работы, связанные с изучением изменчивости, проведением отбора маточных растений, созданием лесосеменных плантаций на селекционной основе (Титов, 2004; Данченко, Бех, 2010 и др.). С.Н. Горошкевич (1996) считает, что лучшими объектами для оценки семенного потомства плюсовых деревьев на ранних этапах онтогенеза являются плантационные культуры с редким размещением деревьев и близким к исходному уровню генетического полиморфизма. Разнообразие природных условий в пределах ареала обуславливает значительную дифференциацию генофонда основных лесобразующих пород, в частности, кедров сибирского, и, соответственно, разный лесоводственный эффект при использовании семенного потомства.

Создание орехопродуктивных кедровых плантаций принципиально отличается необходимостью селекции на семенную продуктивность, включая раннее репродуктивное развитие, высокую урожайность. Размножение отселектированных экземпляров позволит получить сортовой посадочный материал.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

На территории Западно-Саянского опытного лесного хозяйства (Танзубейское участковое лесничество Красноярского края) создана опытная плантация кедров сибирского, где собрана коллекция

семенного потомства плюсовых деревьев, отобранных по стволовой и семенной продуктивности.

Возраст плюсовых деревьев кедров сибирского, с которых были заготовлены семена для создания лесосеменных плантаций, был равен 220-260 лет.

Процент превышения в сравнении со средними в насаждении составил по высоте до 25 %, диаметру ствола – до 69 %. Наибольшим превышением по высоте отличались деревья 13/13, 132/96; по диаметру ствола - 114/78, 132/96, 140/104. Плюсовые деревья, выделенные по семенной продуктивности, отличались высокой многолетней удельной энергией семеношения, определенной как отношение среднего числа шишек на дереве за последние десять лет к диаметру ствола.

Высокоурожайными были деревья 90/54, 109/73, происходящие из Новосибирской и 55-19, 56/20 из Иркутской областей. Сравнительно крупные шишки (средняя длина 7,6-8,3 см) с количеством семян в шишке 103-122 шт. формировались на деревьях № 92/56, 96/60, 100/64, 101/65 из Новосибирской области.

Полусибовы плюсовых деревьев были высажены на участке в 1991-1993 гг., который находится в оптимальных условиях произрастания для кедров сибирского (горно-таежно-черновой подрайон Северосаянского лесосеменного района). Схема размещения растений – 8 x 8 м.

Были изучены особенности роста и начала семеношения полусибов в 21-25-летнем возрасте. Для решения поставленных задач были использованы общепринятые в лесном хозяйстве методики (Молчанов, Смирнов 1967; Родин, Ремезов, Базилевич, 1968; Земляной, Некрасова, 1980; Хиров, 1980 и др.). При селекционной оценке каждого дерева были определены высота, диаметр кроны, ствола на высоте 1,3 м, приросты центрального побега за последние три года, наличие макростробилов и шишек, размеры и масса шишек в воздушно-сухом состоянии.

Для обработки экспериментального материала использованы корреляционный, регрессионный

анализы (Доспехов, 1985; Кузьмичев и др., 1994). Мету изменчивости показателей определяли по М.Л. Дворецкому (1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В 21-летнем возрасте средняя высота сравниваемых деревьев в семьях варьировала от 2,2 до 5,9 м. Различия семей по средней высоте составили до 21,9 %. Максимальную высоту имеют семьи плюсовых деревьев 128/92, 131/95. Наибольшее варьирование показателя (21,5 %) отмечено в семье 123/87.

Средний диаметр ствола растений разных семей колебался от 4,6 до 5,2 см. Коэффициент варьирования по диаметру ствола составил 21,2-56,3 %, что указывает на большой уровень изменчивости показателя внутри семей. Наибольший диаметр ствола отмечен в семье 146/110, что на 13,0 % превышает минимальное значение (семьи 133/97 и 131/95).

Диаметр кроны деревьев в семьях составил 1,6-1,9 м. Сопоставление деревьев разных семей по длине хвои показало различие между крайними значениями до 19,0 %. Длиннохвойные экземпляры (12,0 см) преобладают у полусибов семей 123/87, 147/111 при умеренном и значительном уровнях варьирования данного показателя.

Средние показатели прироста сравниваемых семей в 19-21-летнем возрасте составляют 32,3-37,4 см. Были выделены полусибы, имеющие в данном возрасте ежегодный прирост за этот период, равный 45,0-53,3 см.

Наибольшая высота отмечена у полусиба № 15-25 семьи плюсового дерева 131/95, превышающая среднее значение в группе на 52,9 %. Самое большое превышение по диаметру ствола (на 104,1 %) отмечено у дерева 4-20-8 семьи 146/110. У данного полусиба больше и диаметр кроны, который превышает среднее значение в 1,6 раза.

Известно, что размеры хвои имеют немаловажное значение в процессах метаболизма растений, оказывая существенное влияние на их экологическую эффективность и декоративные качества. При средней длине хвои 9,2 см имеются полусибы, превышающие среднее значение на 20-31 %. У экземпляров № 15-9, 15-11 хвоя волнистая.

В данном возрасте микростробилы у полусибов не образовались. Макростробилы на центральном побеге сформировались только у полусиба 15-30 семьи 147/111.

В 22-летней возрастной группе вариация высоты составила 9,0-18,5 %, диаметра кроны – 14,1-23,1 % (табл. 1).

Средний диаметр кроны в 22-летних семьях варьировал от 1,9 до 2,2 м. Существенных различий между семьями не наблюдается. Наибольшая высота (на 27,0 % больше среднего значения) отмечена у полусиба 4-1-20 семьи 83/47. Также у этого дерева диаметр ствола на 65,6 % превышает среднее значение.

По длине хвои различие между крайними значениями семей незначительное – до 11,4 % ($t_{\phi}=0,27-0,79$). Тем не менее, можно выделить полусибы семей 92/56, 148/112, у которых длина хвои достигает 12,0 см при средних значениях 9,2-9,4 см. Внутрисемейное варьирование показателя находится на умеренном и значительном уровнях (10,3-18,2 %). С голубым оттенком хвои имеются два экземпляра: 4-1-12 (семья 83/47) и 61-14 (семья 92/56).

Проанализированы приросты центрального побега за последние три года (табл. 2). Наибольший суммарный прирост центрального побега за последние три года отмечен в семье 148/112, превышающая минимальное значение (семья 83/47) на 28,7 %. У полусиба 17-16 семьи 92/56 в 22-летнем возрасте было отмечено образование шести макростробилов с расположением по 1-2 шт. на побегах. Этот экземпляр отнесен к растениям раннего репродуктивного развития.

Таблица 1 - Показатели 22-летних семей, м

Номер семьи (плюсового дерева)	Высота				Диаметр кроны			
	Хср.	$\pm m$	V, %	t_{ϕ} при $t_{05}=2,04$	Хср.	$\pm m$	V, %	t_{ϕ}
83/47	3,6	0,27	18,5	1,67	1,9	0,17	23,1	1,60
92/56	3,7	0,20	15,9	1,63	2,0	0,10	15,2	0,98
148/112	4,1	0,14	9,0	-	2,2	0,12	14,1	-
Среднее значение	3,8				2,0			

Таблица 2 - Прирост побега деревьев в 22-летних семьях, см

Номер семьи (плюсового дерева)	Прирост в возрасте, лет			Прирост за три года	
	20	21	22	суммарный	средний
83/47	36,3	34,5	30,3	101,2	33,7
92/56	40,9	36,8	33,6	111,2	37,1
93/57	37,5	40,0	36,5	114,0	38,0
148/112	47,4	42,7	38,6	128,7	42,9
149/113	35,0	33,3	31,7	100,0	33,3
Среднее значение	40,7	37,7	34,1	112,5	37,5

Таблица 3 - Показатели деревьев 23-летних семей, м

Номер семьи (плюсового дерева)	Высота				Диаметр кроны			
	Хср.	± m	V, %	t _ф при t ₀₅ =2,04	Хср.	± m	V, %	t _ф
55/19	3,0	0,23	24,2	3,23	1,5	0,14	30,9	3,05
56/20	3,4	0,28	21,9	1,81	1,8	0,12	17,9	1,81
96/60	3,7	0,16	15,4	1,21	1,9	0,11	20,6	1,25
97/61	3,8	0,19	17,0	0,64	2,2	0,20	30,1	-
98/62	3,6	0,34	18,9	0,99	1,7	0,16	18,6	2,05
101/65	3,8	0,18	14,9	0,43	2,0	0,09	13,7	0,89
102/66	3,8	0,24	12,6	0,68	1,7	0,16	18,6	1,95
107/71	3,4	0,19	18,0	2,07	1,7	0,09	16,1	2,49
108/72	3,8	0,16	13,0	0,65	1,9	0,14	22,5	1,26
114/78	3,4	0,16	17,0	2,11	2,0	0,12	20,6	0,84
132/96	4,0	0,17	16,0	-	2,0	0,15	27,0	0,71
143/107	4,0	0,21	15,7	0,0	2,2	0,17	23,7	0,00
144/108	3,9	0,17	17,1	0,29	2,1	0,12	22,3	0,34
Среднее значение	3,7	0,06	17,9	1,54	1,9	0,04	25,1	1,35

В семьях 23-летних полусибов средняя высота варьирует от 3,0 до 4,0 м при значительном и большом уровнях изменчивости (табл. 3).

Наибольшая высота полусибов отмечена в семьях плюсовых деревьев 132/96, 143/107, наименьшая - в семьях 55/19, 56/20, 107/71 и 114/78. Средний диаметр ствола на высоте 1,3 м колебался от 4,8 до 7,0 см. В потомстве семи плюсовых деревьев (96/60, 97/61, 101/65, 102/66, 132/96, 143/107, 144/108) диаметр ствола превышал данный показатель остальных семей на 10,9-45,8 %. Варьирование показателя составило 13,7-54,6 % при уровне изменчивости от значительного до очень большого.

Наибольшее развитие кроны отмечено у растений в семьях 97/61, 132/96, 143/107 при максимальных значениях у некоторых полусибов до 3,0-3,4 м. Достоверно меньшие размеры кроны были у деревьев семей 55/19, 98/62, 107/71, что подтверждается t-критерием. Варьирование показателя находится на значительном и большом уровнях. Большой уровень изменчивости (30,1 - 30,9 %) отмечен в семьях 55/19, 97/61.

Изменчивость длины хвои полусибов 23-летнего возраста в пределах семей характеризуется умеренным и значительным уровнями. Длина хвои варьирует от 6,0 до 13,0 см. Коэффициент изменчивости показателя составил 9,9-19,3 %. К семьям, включающим деревья с короткой хвоей, отнесены: 55/19, 102/66, 144/108, достоверно отличающиеся от семьи 132/96, в которой средняя длина хвои по-

лусибов составила 9,8 см. Хвоя с голубым оттенком отмечена у полусиба 4-2-11 в семье 56/20.

Средний прирост в 21-летнем возрасте составил 42,4 см, в 22-23-летнем - 37,8 и 35,0 см, соответственно. Наибольший годичный прирост у 21-летних растений составил 65 см. При средней длине хвои 9,0 см имеются длиннохвойные экземпляры в восьми семьях. Наибольшей длиной хвои (13 см) отличается полусиб 4-2-9 в семье 132/96. Дерево 17-12 имеет хвою извилистой формы.

В 22-летнем возрасте макростробилы образовались у трех полусибов, в 23-летнем - у шести. У полусиба 7-13 семьи 143/107 макростробилы сформировались в 22- и 23-летнем возрасте по 12 и 20 шт., соответственно. У других полусибов, вступивших в репродуктивную стадию, макростробилов было по 1-10 шт. Шишки в количестве 4-12 шт. образовались на двух деревьях (7-13, 60-30). При этом на дереве № 7-13 семьи 143/107 шишки были как в 22-летнем, так и 23-летнем возрасте. Шишки отличались размерами и массой (табл. 4).

Среди 23-летних полусибов наибольшее превышение над средним значением имели показатели шишек полусиба № 60-30. Отмечена очень высокая связь между произведением длины и ширины шишек с их массой ($r=0,97$). Полусибы в 24-летних семьях достигли средней высоты 3,3 м (141/105) - 4,2 м (140/104). Наибольшее варьирование высоты (20,3 %) отмечено в семье 100/64, наименьшее (9,0 %) - в семье 140/104 (табл. 5).

Таблица 4 - Размеры и масса шишек у полусибов 22-23-летнего возраста

Номер полусиба	Длина		Ширина		Масса	
	см	% к Хср.	см	% к Хср.	г	% к Хср.
22-летние						
7-13	5,7	111,8	5,0	106,4	58,1	123,8
23-летние						
7-13	3,5	68,6	3,9	83,0	22,7	48,4
60-30	6,2	121,6	5,2	110,6	63,7	135,8
Среднее значение	5,1	100,0	4,7	100,0	46,9	100,0

Таблица 5 - Показатели 24-летних полусибов, м

Номер семьи (плюсового дерева)	Высота				Диаметр кроны			
	Хср.	± m	V, %	t_{Φ} при $t_{05}=2,04$	Хср.	± m	V, %	t_{Φ}
100/64	3,8	0,31	20,3	1,23	2,0	0,20	24,4	0,95
106/70	3,8	0,13	12,2	1,83	2,1	0,12	19,8	1,14
140/104	4,2	0,15	9,0	-	2,3	0,17	18,0	-
141/105	3,3	0,12	12,5	4,50	1,9	0,11	20,0	2,08
124/88	3,4	0,31	20,1	2,36	1,5			
Среднее значение 24-летних полусибов	3,6	0,09	17,5	3,30	1,9			

Таблица 6 - Размеры и масса шишек 23-24-летних семей полусибов

Номер семьи	Длина		Ширина		Масса	
	см	% к Хср.	см	% к Хср.	г	% к Хср.
23-летние						
88/52	4,2	79,7	4,3	89,6	40,1	75,8
124/88	5,0	94,1	4,6	96,7	45,3	85,6
140/104	6,7	126,9	5,4	112,0	73,3	138,7
Среднее значение в 23-летнем возрасте	5,3	100,2	4,8	99,4	52,9	100,0
24-летние						
88/52	3,9	81,3	4,3	97,7	25,4	65,6
106/70	5,4	112,5	4,4	100,0	47,2	122,0
140/104	5,5	114,6	4,7	106,8	52,4	135,4
141/105	4,3	89,6	4,0	90,9	29,7	76,7
Среднее значение в 24-летнем возрасте	4,8	100,0	4,4	100,0	38,7	100,0

Семья 140/104 достоверно превышает по высоте полусибов семей 141/105, 124/88 ($t_{\Phi}=2,36-4,50 > 2,04$).

Средний диаметр ствола на высоте 1,3 м у 24-летних семей варьировал от 4,6 до 8,0 см. Наибольший диаметр ствола отмечен у полусибов семьи 140/104, что на 73,9 % больше минимального значения (семья 124/88). Коэффициент варьирования показателя составил 19,7-50,7 %.

Средний диаметр кроны деревьев 24-летних семей варьирует от 1,5 до 2,3 м. Наибольшим диаметром кроны отличаются семьи 140/104, 106/70 и 100/64. Различия подтверждены статистически. Наибольшее варьирование (29,1 %) отмечено у полусибов семьи 100/64.

Средняя длина хвои составила 8,4-10,3 см. Варьирование длины хвои в пределах семей равно 17,1-23,2 %, то есть уровни изменчивости значительный и большой. У полусиба № 4-4-21 семьи 88/52 хвоя имеет голубой оттенок.

Средние значения годичных приростов у 22-24-летних полусибов колебались от 29,4 до 52,5 см.

Макростробилы и шишки в 23-24-летнем возрасте имелись у полусибов пяти семей. В 23-летнем возрасте 16 % деревьев образовали по 1-21 шт. макростробилов, максимальное их количество отмечено у полусиба 61-11 семьи 88/52. У 24-летних полусибов макростробилы были у 14 % растений в пяти семьях. Их количество варьировало от 3 до 10 шт. Максимальное количество макростробилов было также у полусиба 61-11.

Шишки в количестве 1-12 шт. сформировались у пяти и семи полусибов в 23- и 24-летнем возрасте, соответственно. Наибольшая длина и масса шишек отмечены в семье 140/104, превышающие средние значения на 14,6–38,7 % (табл. 6).

Установлена очень высокая связь между произведением длины и ширины шишек с их массой ($r=0,93$), что позволяет определить массу шишек в полевых условиях без проведения взвешивания по уравнению:

$$y = 0,550x^{1,390} \quad (R = 0,94).$$

Были изучены показатели 25-летних полусибов, произрастающих в тех же лесорастительных условиях (табл. 7).

Наблюдения за ростом 25-летних полусибов показали, что наибольшая средняя высота была в семьях 89/53 и 90/54, хотя достоверность различий по высоте с другими семьями статистически подтверждается только с семьей 13/13, высота которой на 16,6 % меньше высоты полусибов лучшей семьи. Коэффициент варьирования внутри семей составляет от 14,4 до 20,1 %, что указывает на значительный уровень изменчивости.

Средний диаметр ствола 25-летних полусибов составил 7,1 см. Наибольший диаметр ствола отмечен в семьях 89/53, 103/67, 90/54 и 86/50. Достоверно от максимального значения отличаются семьи полусибов 13/13 и 17/17, имеющие наименьший диаметр. Варьирование показателя составило 26,4-39,2 %. Наибольший уровень варьирования (39,2 %) отмечен в семье 86/50.

Таблица 7 - Показатели 25-летних семей, м

Номер семьи (плюсового дерева)	Высота				Диаметр кроны			
	Хср.	± m	V, %	t _φ при t ₀₅ =2,04	Хср.	± m	V, %	t _φ
13/13	3,6	0,14	15,9	2,40	1,8	0,12	28,2	3,03
17/17	3,8	0,19	15,6	1,50	2,0	0,15	22,8	1,68
18/18	4,1	0,18	14,4	0,35	2,1	0,14	21,8	1,23
86/50	3,9	0,17	18,7	1,02	2,0	0,14	28,5	1,69
89/53	4,2	0,21	19,1	-	2,4	0,16	25,7	-
90/54	4,2	0,23	19,6	0,00	2,2	0,17	28,6	0,87
99/63	4,0	0,17	20,1	0,61	2,1	0,14	32,4	1,54
103/67	3,9	0,17	17,6	1,11	2,1	0,10	19,3	1,60
109/73	3,9	0,14	15,1	1,01	2,0	0,10	20,9	1,84
110/74	4,0	0,13	15,0	0,79	2,0	0,09	20,5	1,90
Среднее значение 25-летних полусибов	4,0	0,05	17,4	1,08	2,1	0,04	25,6	1,93

Диаметр кроны полусибов находится в пределах 0,7-3,3 м. Показатель варьирования внутри семей значительный и большой (19,3-32,4 %). Наибольший уровень изменчивости отмечен у полусибов семьи 99/63, наименьший - у 103/67. Различия между семьями недостоверно (t_φ=0,87-1,90), кроме полусибов семьи 13/13, диаметр кроны которых на 33,3 % меньше, чем у полусибов семьи 89/53.

Средняя длина хвои полусибов в 25-летних семьях изменялась от 8,8 до 9,9 см, достигая у некоторых экземпляров до 13,6 см. Наибольшую среднюю длину хвои (9,9 см) имеют полусибы семей 89/53 и 110/74, наименьшая длина - у деревьев семьи 13/13. Варьирование показателя составило 12,4-19,7 %. У растений 10-14 (семья 103/67), 10-24 (семья 86/50) хвоя имеет голубой оттенок.

Средние значения годового прироста за последние три года варьируют от 32,8 до 42,8 см, достигая максимального значения в семье 18/18. Длиннохвойные экземпляры выделены в семи семьях из десяти. Полусибы № 10-34, 25-20 имеют длинную повислую хвою.

В 24-летнем возрасте у 11 % у деревьев восьми семей из десяти образовались макростробилы. Наибольшее количество макростробилов (22 шт.) отмечено у полусиба 10-24 семьи 86/50, с расположением по 1-3 стробилов на побеге; четыре полусиба образовали по 10-12 макростробилов: 10-10, 61/10 (семья 86/50), 10-13 (семья 99/63), 33-30 (семья 110/74).

В 24-летнем возрасте процент деревьев с макростробилами увеличился до 16 % при количестве макростробилов от 1 до 20 шт. На 12 деревьях (7-35, 7-16, 7-25, 60-35 и др.) отмечено образование макростробилов в 24- и 25-летнем возрасте. Шишки сформировались у 8 и 9 % деревьев в возрасте 24 и 25 лет. В 24-летнем возрасте деревья образовали по 1-8 шт. шишек, в 25-летнем - по 1-22 шт. Наибольшее количество шишек было у дерева 10-24 семьи 86/50. Максимальное количество шишек на побеге (3 шт.) отмечено у 10 полусибов.

Крупные шишки (в сравнении со средним значением) в 24-летнем возрасте сформировались у

полусибов семьи 89/53, в 25-летнем - семьи 17/17 (табл. 8).

Установлена также высокая (тесная) связь между произведением длины и ширины шишек 25-летних полусибов с их массой (r=0,89). Связь данных показателей характеризуется линейным уравнением следующего вида:

$$y = 2,188x - 7,551 (R^2 = 0,79),$$

где y - масса шишек, г; x - произведение длины и ширины шишек, см².

Поскольку плюсовые деревья были отобраны по двум направлениям: на быстроту роста (стволовая продуктивность) и семеношение (семенная продуктивность), был проведен анализ роста их потомств в зависимости от принципа отбора. В таблице 9 приведена высота полусибов плюсовых деревьев разных селекционных категорий.

Установлено, что в данном возрасте (23-25 лет) высота полусибов плюсовых деревьев, отобранных по разному принципу, не имеет существенных различий (t_φ<t₀₅). Уровень вариации высоты полусибов от плюсовых деревьев, отобранных по семенной и стволовой продуктивности, значительный.

Проанализирован диаметр ствола у полусибов в вариантах, отличающихся принципом отбора маточных деревьев (таблица 10).

Достоверные различия по диаметру ствола наблюдаются у полусибов 25-летнего возраста, показатель больше у деревьев, отобранных по семенной продуктивности. Вариация признака у полусибов, отобранных по семенной продуктивности, составила 33,6-39,1 %, по стволовой продуктивности - 29,7-36,2 %.

Средний диаметр кроны 24-, 25-летних полусибов плюсовых деревьев, отобранных по семенной продуктивности, равен 2,0-2,1 м, по стволовой - 1,9-2,0 м без достоверных различий между сравниваемыми вариантами.

При сравнении средних значений длины хвои полусибов плюсовых деревьев, отобранных по стволовой и семенной продуктивности существенных различий не выявлено.

Таблица 8 - Размеры и масса шишек 24-25-летних семей полусибов

Номер семьи (плюсового дерева)	Длина		Ширина		Масса	
	см	% к Хср.	см	% к Хср.	г	% к Хср.
24-летние						
18/18	5,9	96,7	5,0	98,0	57,9	93,2
86/50	5,5	90,2	5,1	100,0	57,7	93,0
89/53	7,6	124,6	5,6	109,8	95,0	153,0
90/54	6,2	101,6	4,9	96,1	54,2	87,3
99/63	5,9	96,7	5,1	99,0	49,9	80,3
109/73	6,1	100,0	5,0	98,0	58,8	94,7
110/74	5,7	93,4	5,2	102,0	61,4	98,9
Среднее значение в 24-летнем возрасте	6,1	100,0	5,1	100,0	63,0	101,4
25-летние						
13/13	4,5	82,7	3,8	86,4	34,4	79,0
17/17	6,5	120,4	5,3	120,5	65,6	150,3
86/50	4,6	85,8	4,2	95,5	39,1	89,6
89/53	5,9	108,9	4,8	110,0	48,7	111,7
99/63	5,3	97,8	4,0	90,5	28,0	64,2
109/73	5,6	103,1	3,9	89,4	43,4	99,5
110/74	5,3	97,4	4,5	102,7	46,1	105,7
Среднее значение в 25-летнем возрасте	5,4	100,0	4,4	100,0	43,6	100,0

Таблица 9 - Высота полусибов разного возраста от плюсовых деревьев, отобранных по семенной или стволовой продуктивности, м

Возраст, лет	Принцип отбора (продуктивность)	Хср.	± m	V, %	t _ф при t ₀₅ =1,98
23	семенная	3,6	0,07	18,2	1,95
	стволовая	3,8	0,09	17,0	
24	семенная	3,7	0,13	17,4	1,00
	стволовая	3,5	0,12	17,3	
25	семенная	4,0	0,06	17,7	1,95
	стволовая	3,8	0,10	16,0	
23-25	семенная	3,8	0,05	18,5	1,18
	стволовая	3,7	0,06	16,9	

Таблица 10 - Диаметр ствола у полусибов разных вариантов, см

Возраст, лет	Принцип отбора (продуктивность)	Хср	± m	V, %	t _ф при t ₀₅ =1,98
23	семенная	5,9	0,22	33,6	1,25
	стволовая	6,4	0,27	29,7	
24	семенная	6,5	0,50	39,1	0,98
	стволовая	5,9	0,42	36,2	
25	семенная	7,4	0,22	33,6	3,82
	стволовая	6,0	0,29	29,7	
23-25	семенная	6,8	0,16	35,8	2,73
	стволовая	6,1	0,18	31,1	

Была установлена связь высоты и диаметра ствола ($r=0,82$) у 23-25-летних полусибов. Зависимость между показателями аппроксимируется степенным уравнением:

$$y = 1,725x^{0,425} \quad (R^2=0,705).$$

Связь между диаметрами ствола и кроны высокая ($r=0,80$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наблюдения за ростом и семеношением полусибов плюсовых деревьев, отобранных в Колыванском лесхозе Новосибирской области и в Слюдянском лесхозе Иркутской области, позволили установить интенсивность роста полусибов разных семей и провести отбор деревьев по высоте, диаметру ствола, кроны, среднему годичному приросту центрального побега за последние три года, длине хвои. Единичное вступление в фазу семеношения отмечено с 21-летнего возраста. Максимальное количество шишек (22 шт.) образовало дерево 10-24 семьи 86/50. Наибольшие размеры и масса шишек отмечены у полусибов семьи 89/53. При сравнении полусибов плюсовых деревьев, отобранных по стволу и семенной продуктивности, выявлено, что диаметр ствола 25-летних полусибов, отобранных по семенной продуктивности, превышает диаметр ствола полусибов по стволу продуктивности. При сравнении остальных показателей у полусибов плюсовых деревьев принцип отбора в анализируемых возрастах не оказал существенного влияния.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Горошкевич, С.Н. Репродуктивная дифференциация популяций и принципы отбора кедровых сосен на семенную продуктивность / С.Н. Горошкевич // Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока. - Хабаровск, 1996. - С. 85-86.
- Данченко, А.М. Кедровые леса Западной Сибири / А.М. Данченко, И.А. Бех.- Томск: ТГУ, 2010.- 424 с.
- Дворецкий, М.Л. Пособие по вариационной статистике / М.Л. Дворецкий. - М.: Лесн. пром-ть, 1971. - 104 с.
- Земляной, А.И. Методика отбора плюсовых деревьев кедров сибирского по семенной продуктивности / А.И. Земляной, Т.П. Некрасова. - М.: Гослесхоз, 1980. - 22 с.
- Кузьмичев, В.В. Математическая статистика / В.В. Кузьмичев, Н.В. Павлов, А.С. Смольянов. - Красноярск: СТИ, 1994. - 80 с.
- Молчанов, А.А. Методика изучения прироста древесных растений / А.А. Молчанов, В.В. Смирнов. - М.: Наука, 1967. - 100 с.
- Родин, Л.Е. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах / Л.Е. Родин, Н.П. Ремезов, Н.Л. Базилевич. - Л.: Наука, 1968. - 143 с.
- Титов, Е.В. Плантационное лесовыращивание кедровых сосен / Е.В. Титов.- Воронеж: ВГЛТА, 2004.- 165 с.
- Хиров, А.А. О прививках кедров на сосну / А.А. Хиров.- Лесное хозяйство. - 1980. - № 10. - С. 42.

Поступила в редакцию 22 декабря 2011 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

УДК 630x165.3 :630*17:582.475.4 (571.5)

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА КАРЛИКОВЫХ СОСЕН НА ЮГЕ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

О.С. Машкина¹, И.В. Тихонова², Е.Н. Муратова², Л.С. Мурая¹

¹ГОУ ВПО "Воронежский Государственный университет"

394006 Воронеж, Университетская пл., 1, E-mail: olga_mashkina@yahoo.com

²Учреждение Российской академии наук Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50/28, E-mail: selection@ksc.krasn.ru

В работе представлены результаты цитогенетического анализа семенного потомства контрастных по росту деревьев сосны обыкновенной в лесостепных борах Южной Сибири: карликовых, полукарликовых и высокорослых. Установлена более высокая частота и более широкий спектр патологий митоза на стадиях мета-, ана- и телофазы у деревьев южно-сибирских остепненных боров (особенно у карликов) по сравнению с сосной, произрастающей в Воронежской лесостепи. Отмечено существенное влияние генотипа материнского дерева, а также климатических условий на величину цитогенетической изменчивости проростков семян. Возникновение хромосомных перестроек (мостов, кольцевых хромосом и др.), геномных нарушений (миксоплоидии, приводящей к изменению дозы генов в клетках с различным уровнем плоидности), функциональных сбоев (появление остаточных ядрышек) свидетельствуют о повышении уровня генетической и эпигенетической изменчивости семенного потомства сосны в неблагоприятных условиях произрастания, что может иметь адаптивное значение.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, граница ареала, низкорослость, патологии митоза, частота микроядер

It is shown the results of cytogenetic analysis of seed progeny of Scots pine trees contrasting on growth in the forest-steppe zone of Southern Siberia (dwarf, semi-dwarf, high growth). A high frequency and spectrum of pathologies in the stages of mitosis (metaphase, anaphase, and telophase) of the pine trees in South Siberian forest compared with Scots pine forests in Voronezh was established. A significant effect of the parent tree genotype, as well as climatic conditions on the value of cytogenetic variability of seedlings was marked. The highest frequency of genomic and chromosomal mutations was observed in the years characterized by the most adverse conditions of moisture during embryogenesis.

Key words: Scots pine, border area, dwarfism, mitosis pathology, micronuclei frequency

ВВЕДЕНИЕ

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является одним из основных видов - лесообразователей на территории России и имеет важное хозяйственное и природоохранное значение. Благодаря большой экологической пластичности она способна расти в разнообразных почвенно-климатических условиях. На южной границе ареала, в лесостепной зоне, условия произрастания сосны варьируют от благоприятных до экстремальных. Вероятно, поэтому южные островные боры отличаются большим формовым разнообразием (Правдин, 1964; Ирошников, 1978; Сунцов, 1984; Санников и др., 2002; Тихонова, 2003). Условия лесостепей Хакасии и Забайкалья на юге Сибири близки к пределу климатической нормы вида и отличаются довольно засушливым резко континентальным климатом. Остепненно-разнотравные сосняки здесь приурочены, как правило, к тенистым склонам, либо к неровностям рельефа.

Так как разнообразие растительного покрова в экстремальной среде является одним из ведущих факторов устойчивости экосистем, изучение формового разнообразия лесных насаждений в сухой лесостепи приобретает особую актуальность. В

этой связи особый интерес представляют карликовые формы сосны, встречающиеся только в крайне неблагоприятных, пограничных для вида условиях. В частности, достаточно перспективным в исследовании механизмов адаптации и генетических процессов, лежащих в основе приспособления древесных к неблагоприятным условиям произрастания, является цитогенетический анализ, что показали результаты исследования последних десятилетий (Буторина, 1989; Муратова, 1991; Муратова, Седельникова, 2004; Машкина и др., 2009).

Целью данного исследования было проведение сравнительного анализа хромосомных нарушений семенного потомства различных по типу роста (карликовых, полукарликовых и типичных высокорослых) деревьев сосны обыкновенной для выявления их цитогенетической реакции на засушливые условия произрастания в Хакасии и Забайкалье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали популяции, произрастающие в контрастных почвенно-климатических условиях: в Ширинском бору (в Хакасии), в Нижнечикойском бору (в Забайкалье) и Усманском бору (в Воронежской области). Первые два сосновых массива растут в условиях резко континентального климата с холодной зимой и жарким засушливым летом на маломощных горных дерново-перегнойных и дерново-подзолистых почвах. Для Ширинской степи характерно большое число ветреных дней: около 30-

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ №11-04-92226-Монг_а и № 11-04-98008-р_сибирь_а

40 дней в году скорость ветра в приземном слое достигает 15-32 м/с, что повышает испаряемость влаги с почв и транспирацию растений. Среднегодовая температура воздуха по среднемноголетним данным $-0,4^{\circ}\text{C}$; амплитуда средних месячных температур воздуха летом $40-41^{\circ}\text{C}$, средняя сумма осадков за год – 320 мм с колебаниями в разные годы от 192 до 462 мм (Агроклиматические ресурсы ..., 1974). Условия Усманского бора можно считать оптимальными для сосны обыкновенной. Климат умеренно континентальный. Среднегодовая температура воздуха составляет $6,5^{\circ}\text{C}$; средняя сумма осадков за год – 578 мм с колебаниями в разные годы от 435 до 867 мм (Лавров и др., 1989).

В Ширинском бору деревья в возрасте 80-130 лет имеют высоту 12-17 м, классы бонитета IV-Va и ниже. В Нижнечикойском бору возраст деревьев составляет 44-115 лет, высота 11-15 м, классы бонитета IV-V. В Усманском бору, при среднем возрасте насаждений 80 лет, деревья достигают высоты 20-30 м, классы бонитета I - II (Вересин, 1971). По данным цитогенетического анализа, участок Усманского бора (с. Ступино), расположенный в границах Воронежского государственного биосферного заповедника (ВБГЗ), рассматривается как эталон экологически безопасной территории (Буторина и др., 2007) и может быть использован в качестве контроля.

Материалом для исследования послужило семенное потомство сосны обыкновенной от свободного опыления различающихся по росту групп деревьев: карликовых (4 дерева, Ширинский бор), полукарликовых (11 деревьев, Нижнечикойский бор) и высокорослых (3 дерева из Ширинского бора, 8 – из Нижнечикойского бора и 10 – из Усманского бора). Материал для исследования собирали в течение 1978-1986, 2006-2010 гг.

Возраст карликовых деревьев из Ширинского бора составил для k_1 -37 лет, k_2 -90 лет, k_3 -202 года и k_4 -168 лет, возраст полукарликовых сосен из Нижнечикойского бора – 115-135 лет. Рядом с карликами и полукарликами соседствуют отдельные нормально рослые сосны. Возраст взятых для сравнения высокорослых деревьев колеблется от 44 до 115 лет. Все карлики значительно уступают в росте одновозрастным типичным соснам (менее $\frac{1}{2}$ от популяционного среднего одного класса возраста), характеризуются меньшими приростами побегов, более короткой хвоей, большей изменчивостью по протяженности и форме кроны. Полукарликовые деревья отстают в росте от типичных деревьев на 20-40 %. Деревья относили к той или иной группе согласно классификации А.В. Сунцова (1984).

Для цитогенетического анализа использовали меристематические ткани кончиков корешков проросших семян, достигших длины 0,5 – 1,5 см, которые фиксировали в утренние часы (с 8.00 до 9.00) в спиртово-уксусной смеси (3 части 96 %-ного этилового спирта и одна часть ледяной уксусной кислоты). Для накопления митозов и сокращения (для подсчета числа) хромосом перед фиксацией проводили предварительную обработку кончиков кореш-

ков 1 % водным раствором колхицина в течение 5-6 ч. (начиная с 8.00 утра). Давленные препараты, окрашенные ацетогематоксилином, изготавливали по методике Топильской и др. (1975) в нашей модификации. Просмотр микропрепаратов осуществлялся на микроскопах МБИ-6 и Микмед-2 при увеличении $40 \times 1,5 \times 10$. Для каждого образца (дерева) просматривали корешки от 10-ти проростков. По возможности, анализировали все делящиеся клетки (не менее 100 – 200) корневой меристемы с каждого препарата. Для подсчета числа хромосом анализировали не менее 30 метафазных пластинок. Микрофотосъемку проводили с использованием цифрового видеоокуляра DCM500 (USB 2.0; WEBBERS MYScore 500 M).

Частоту и спектр (типы) патологий митоза (ПМ) учитывали в метафазе, анафазе и телофазе митоза клеток корневой меристемы. Частота патологий митоза вычислялась как отношение числа клеток с патологиями в мета-, ана-, телофазе митоза к общему числу просмотренных делящихся клеток (на тех же стадиях), в %. Спектр патологических митозов представлен как процентное отношение каждого вида патологий к общему числу патологических митозов. Учитывали наличие и частоту встречаемости клеток с микроядрами (в 600 – 800 интерфазных клетках) поскольку этот показатель может отражать уровень нерепарированных повреждений хромосом (Буторина, 2001; Захаров, 1995).

Статистическая обработка полученных экспериментальных данных осуществлялась с использованием статистического пакета программ Stadia. Процедура группировки данных и их обработка изложены в работе А.П. Кулаичева (2006). Сравнение выборок по частоте нарушений митоза и частоте микроядер проводилось с использованием непараметрических критериев: X-критерия рангов Ван-дер-Вардена, так как данные признаки не подчиняются нормальному распределению. Проверку нормальности распределения осуществляли с использованием критерия χ^2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Лабораторная всхожесть семян из южно-сибирских популяций сосны, определенная на 14-й день проращивания, существенно не различалась между группами карликовых и типичных по росту деревьев. Однако в целом она была значительно ниже (в 1,8 – 2 раза) по сравнению с деревьями из Усманского бора (табл. 1), что может быть связано с неблагоприятными условиями произрастания деревьев в Ширинском бору. При этом, наиболее высокая варибельность показателя наблюдалась у группы карликовых деревьев (пределы варьирования признака – 15,8 - 91,0 %, коэффициент вариации – 54,3 %).

В Нижнечикойской популяции отмечена та же особенность. Более низкое качество семян, и даже полную стерильность карликовых деревьев из Балгазынского бора (в Туве) отмечал также А.В. Сунцов (1984).

Таблица 1 - Лабораторная всхожесть семян деревьев (%), контрастных по росту, из различных мест произрастания (годы сбора семян 2006, 2009 и 2010)

Показатели	Ширинский бор		Усманский бор (высокорослые деревья)
	карлики	высокорослые деревья	
Лабораторная всхожесть, %	39,4 ± 4,20	47,9 ± 4,30	88,3 ± 2,90*
Пределы варьирования признака, min – max	15,8 - 91,0	20,0 – 82,9	50,8 – 95,9
Коэффициент вариации	54,3	44,6	12,3

*Примечание: различия между выборками деревьев из Ширинского и Усманского боров достоверны при $P < 0,001$

Наиболее высокая цитогенетическая изменчивость отмечена в потомстве карликовых деревьев. В среднем, частота ПМ у них была в 2 раза выше (5,5 %) по сравнению с высокорослыми деревьями из Ширинского бора (2,8 %) и в 7 раз - по сравнению с деревьями из Усманского бора (0,8 %). Отмечено значительное варьирование частоты ПМ у деревьев из Ширинского бора: от 0 (нормальный митоз) до 18,7 % у семенного потомства карликовых деревьев и от 0 до 11,2 % - у высокорослых. В потомстве высокорослых деревьев из Усманского бора пределы варьирования были наименьшими и составили от 0 до 2,8 %.

В потомстве полукарликовых деревьев нижне-чичкойской популяции частота патологий митоза также была достаточно высокой и в среднем за разные годы составила $4,4 \pm 0,5$ % (с варьированием от 0 до 10,7 %), а у высокорослых – $2,9 \pm 0,9$ % (с варьированием от 0 до 10,3 %). В целом, частота ПМ в этой популяции также была достоверно выше, чем у деревьев Усманского бора (при $P < 0,001$). Различия между потомством карликовых и полукарликовых деревьев южно-сибирских популяций по этому показателю оказались несущественными.

Частота патологий митоза в семенном потомстве деревьев южно-сибирской популяции варьирует в зависимости от материнского дерева и погодных условий во время опыления и развития семян (табл. 2). Т. е. в пределах выборок деревьев наблюдается значительная межсемейная дифференциация между потомством разных деревьев, по-видимому, обусловленная генотипическими различиями материнских деревьев.

Так, в группе карликовых сосен наиболее высокий уровень ПМ отмечен у карлика *к4* (с максимальным значением 14,7 % в 2006 г. при внутрисемейном варьировании от 9,4 до 18,7 %), что в 3 раза выше пределов нормальных значений уровня спонтанного мутирования в средней полосе России – до 5% (Буторина, 2000, 2007; Дорошев, 2004). У карлика *к1* частота ПМ в том же 2006 году была также достаточно высокой и составила 6,6 % при внутрисемейном варьировании от 0,5 до 15,4 %. Интересно, что у этих двух карликов нарушения в митозе отмечены для всех без исключения проанализированных проростков за все годы исследований. У карлика *к3*, например, при средней за три года исследования (2006, 2009 и 2010) частоте ПМ, равной 3,9 %, нормальный митоз (здесь и далее – «частота ПМ не отличается от спонтанного уровня») наблюдался у 5-ти из 13 проростков (38,5 %), а у высокорослого дерева *х12* при сходной средней (за эти же

три года) частоте ПМ (3,4 %), нормальный митоз отмечен у 8-ми из 16 проростков (50 %). При этом, сохранение отмеченных различий между потомством карликов по частоте ПМ не только в разные годы, но и в пределах одного года, по-видимому, свидетельствует о генотипических различиях материнских деревьев и их различной чувствительности к неблагоприятным условиям произрастания.

В Нижнечичкойской популяции наряду с повышенной частотой встречаемости хромосомных перестроек в группе полукарликов встречаются отдельные деревья, семенное потомство которых отличается невысокой частотой хромосомных нарушений (два дерева) – 1,5 % (дер. №2) и 0,01 % (дер. №11), а также нормально рослые деревья с достаточно высоким числом ПМ (три дерева) – от 9,5 (у дер. №7) до 10,3 % (у дер. №8).

Кроме того, частота ПМ в потомстве карликовых, полукарликовых и высокорослых деревьев существенно варьирует по годам, в зависимости от погодных условий во время опыления и развития семян. Так, наблюдения за тремя полукарликовыми деревьями Нижнечичкойского бора в течение 5 лет показали, что наиболее высокая частота проростков с геномными и хромосомными мутациями (до 70 % семян с 1 дерева) наблюдается в годы, наиболее неблагоприятные по условиям увлажнения (длительная засуха) в период эмбриогенеза (1978, 1979 гг. с суммарным годовым количеством осадков, соответственно, 210 и 168 мм) по сравнению с более благоприятными годами (1983 и 1985 гг., когда за год выпало 298 и 303 мм осадков). То же отмечено и для сосны в Ширинском бору. В то же время нельзя исключать, что повышенная частота ПМ в образцах из Ширинского бора более раннего срока сбора (2006 гг.) может быть связана с накоплением в них хромосомных нарушений в процессе хранения семян (до их проращивания в 2009 г.) в связи с накоплением мутагенных метаболитов.

Всего было выявлено 12 типов патологий митоза (рис. 1):

- 1 тип - фрагментация хромосом в метафазе и анафазе митоза;
- 2 тип - отставание хромосом в метакинезе;
- 3 тип – отставание или забегание хромосом в анафазе;
- 4 тип – обособление группы хромосом в метафазе;
- 5 тип - обособление группы хромосом в анафазе, многополюсный митоз;
- 6 тип – неравномерное распределение хромосом в анафазе, асимметричный митоз;

7 тип – мосты в анафазе и телофазе;
 8 тип – агглютинация (склеивание) хромосом в метафазе и анафазе;
 9 тип – сложные (множественные) нарушения в анафазе и ана-телофазе: мосты + забегание хромосом, фрагментация + забегание хромосом, мосты + отстаивание хромосом, мосты + микроядра и др.
 10 тип – микроядра в телофазе, ана-телофазе;
 11 тип – остаточные ядрышки в метафазе;
 12 тип – кольцевые хромосомы.

Таблица 2 - Частота встречаемости патологических митозов и микроядер в семенном потомстве деревьев сосны обыкновенной

№ дерева	Год сбора семян	Патологии митоза, % $\bar{X} \pm S\bar{X}$	Пределы варьирования min-max, %	Микроядра, % $\bar{X} \pm S\bar{X}$	Пределы варьирования min – max, %
карлики (Ширинский бор, Хакасия)					
к1	2006	6,6 ± 1,1 ¹	1,8 – 15,4	1,3 ± 0,3	0,4 – 4,0
	2010	3,4 ± 0,8 ²	0,5 – 12,7	1,8 ± 0,6	0,1 – 8,2
Среднее за 2 года		4,6 ± 0,8	0,5 – 15,4	1,6 ± 0,4	0,1 – 8,2
к2	2006	2,4 ± 0,2	1,7 – 3,3	0,8 ± 0,1	0,5 – 1,0
	2006	11,5 ± 0,6 ³	8,7 – 13,7	0,5 ± 0,05 ³	0,3 – 0,7
к3	2009	2,4 ± 0,4 ⁴	0,0 – 4,0	0,04 ± 0,02 ⁴	0,0 – 0,2
	2010	0,7 ± 0,3 ⁵	0,0 – 2,4	0,6 ± 0,1	0,2 – 1,8
Среднее за 3 года		3,9 ± 0,7	0,0 – 13,7	0,4 ± 0,1	0,0 – 1,8
К4	2006	14,7 ± 0,8	9,4 – 18,7	2,1 ± 0,3	0,5 – 4,0
	2010	5,4 ± 0,6 ⁴	1,4 – 11,4	0,5 ± 0,1	0,1 – 1,6
Среднее за 2 года		8,3 ± 0,9	1,4 – 18,7	1,0 ± 0,2	0,1 – 4,0
Среднее за весь период наблюдений		5,5 ± 0,7	0,0 – 18,7	1,0 ± 0,2	0,0 – 8,2
высокорослые (Ширинский бор, Хакасия)					
2	2010	1,8 ± 0,2	0,9 – 3,4	0,4 ± 0,05	0,1 – 0,8
	2006	7,3 ± 0,6 ³	1,4 – 11,2	1,5 ± 0,2 ³	0,6 – 2,4
х12	2009	0,3 ± 0,1 ⁴	0,0 – 2,0	0,1 ± 0,02 ⁴	0,0 – 0,2
	2010	3,7 ± 0,2 ⁵	1,9 – 6,3	0,8 ± 0,1 ⁵	0,1 – 1,6
Среднее за 3 года		3,5 ± 0,4	0,0 – 11,2	0,7 ± 0,1	0,0 – 2,4
25	2006	4,3 ± 1,1 ³	0,0 – 10,8	1,3 ± 0,2 ³	0,5 – 2,0
	2010	1,4 ± 0,2 ⁴	0,3 – 3,0	0,3 ± 0,05 ⁴	0,1 – 0,8
Среднее за 2 года		2,3 ± 0,4	0,0 – 10,8	0,6 ± 0,1	0,1 – 2,0
Среднее за весь период наблюдений		2,8 ± 0,4***	0,0 – 11,2	0,6 ± 0,10*	0,0 – 2,4
высокорослые (Усманский бор)					
Среднее для 10 деревьев	2006	1,1 ± 0,3	0,0 – 2,5	0,01 ± 0,01	0,0 – 0,09
	2007	1,3 ± 0,2	0,0 – 2,8	0,001 ± 0,001	0,0 – 0,01
	2008	1,4 ± 0,2	0,4 – 2,7	0,001 ± 0,001	0,0 – 0,01
	2009	0,1 ± 0,1	0,0 – 0,9	0,0	0,0
	2010	0,2 ± 0,04	0,1 – 1,5	0,004 ± 0,004	0,0 – 0,03
Среднее за весь Период наблюдений		0,8 ± 0,1***	0,0 – 2,8	0,003 ± 0,002	0,0 – 0,09

Примечание: различия между 1 и 2 достоверны при P < 0,05; различия между 3,4 и 5 достоверны при P < 0,001; различия с группой карликовых деревьев достоверны при: ** P < 0,01, *** P < 0,001

Различия между изученными образцами выявлены не только по частоте, но и по спектру нарушений митоза (рис. 2). Наиболее широкий спектр ПМ, включающий 11 типов, выявлен в потомстве карликовых деревьев, тогда как у типичных рослых деревьев из Ширинского бора встречалось всего 7 типов, а у рослых их Усманского бора – 3 типа (т.е. набор ПМ был в 3,5 раза меньше, чем у карликов). Спектр ПМ у проростков семян сосны из Ширинского бора был представлен как патологиями, связанными с повреждением хромосом (фрагменты

хромосом в метафазе и анафазе; мосты в анафазе и телофазе; отстаивание хромосом в метакинезе и анафазе-телофазе; забегание хромосом в анафазе, большая часть из которых способна дать начало микроядрам), так и нарушениями веретена деления (обособление группы хромосом, многополюсный митоз). Еще один тип патологий - кольцевые хромосомы, был обнаружен у проростков семян большинства деревьев Нижнечикойского бора (нормы и полукарликов): центрические, дицентрические, ацентрические, двойные и надетые кольца.

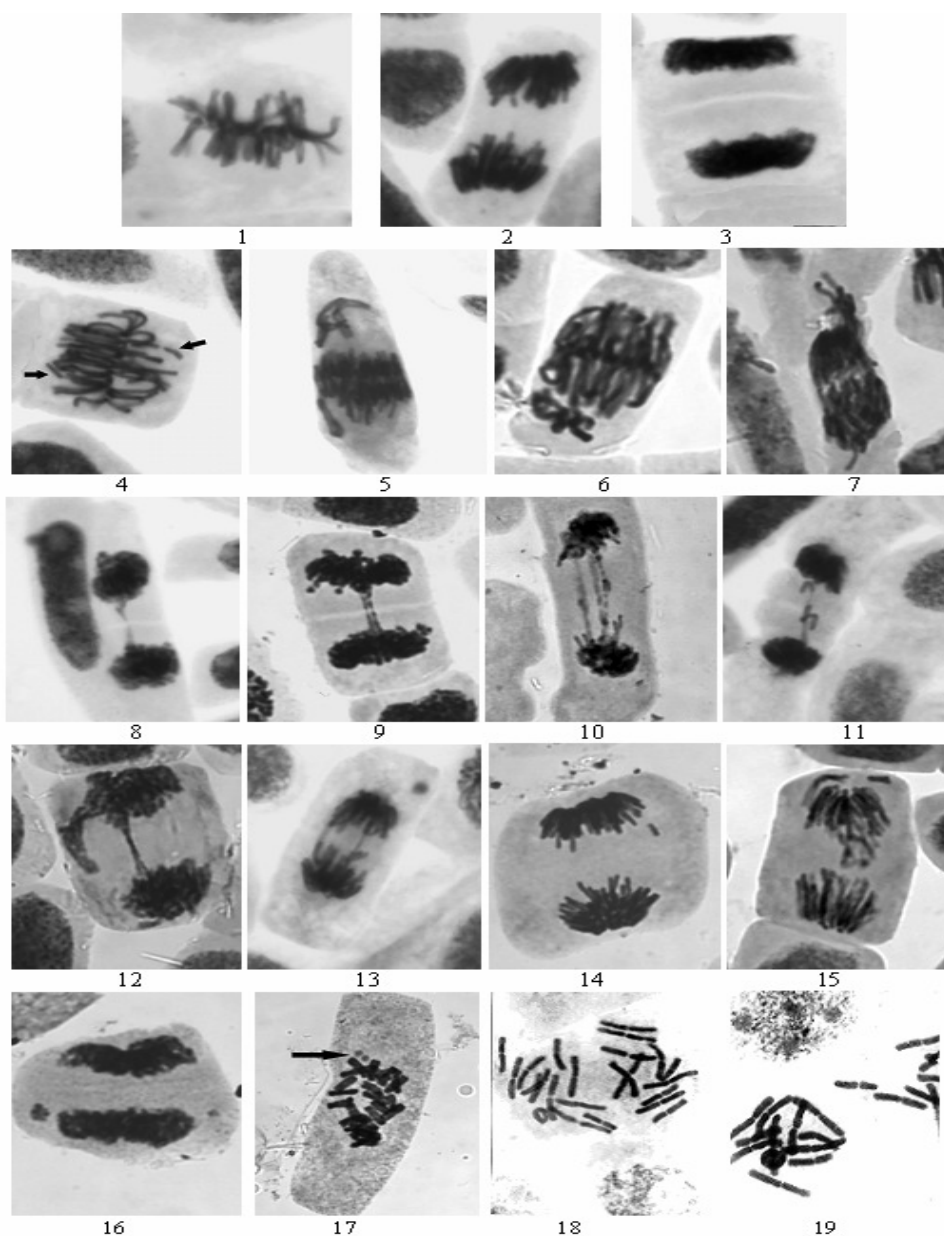


Рисунок 1 - Типы патологий митоза в корневой меристеме различных деревьев сосны обыкновенной из Ширинского бора: 1 - 3 – нормальное прохождение митоза в клетках корневой меристемы сосны обыкновенной (1- метафаза, 2 – анафаза, 3 – телофаза); 4 - фрагментация хромосом в метафазе; 5 и 6 – отставание хромосом в метакинезе и обособление хромосом; 7 – обособление группы хромосом + частичная агглютинация хромосом в анафазе; 8-13 – мосты в анафазе и ана-телофазе (одинарный - 8, двойной - 9, множественные - 10, мост + отставание хромосом - 11, двойной мост+обособление группы хромосом – 12, мосты+микроядро - 13); 14 - фрагментация хромосом в анафазе; 15 - отставание+забегание+фрагментация хромосом в анафазе; 16 - микроядро в телофазе; 17 – оставшиеся ядрышки в метафазе; 18-19 – кольцевые хромосомы. Увел. $10^{\times} \times 40^{\times} \times 1,5^{\times}$

Подобные структурные мутации описаны у хвойных в природных популяциях (в частности, на границах ареала вида), в условиях антропогенного стресса (техногенное и радиоактивное загрязнение) (Муратова, Седельникова, 2004). Основными причинами, вызвавшими данные нарушения в клетках проростков семян из Нижнечикойского бора, могут быть как неблагоприятные погодные условия в период эмбриогенеза, так и повышенный радиоактивный фон, отмеченный для Южного Забайкалья (Никифорова, 1969). Большой частью это короткоживущие хромосомные aberrации, исчезающие в процессе дальнейшего деления и дифференцировки клеток. Надетые кольца наблюдаются при сомати-

ческом кроссинговере. Образование дицентрика свидетельствует о наличии асимметричной транслокации в клетке. Перераспределение генетического материала между хромосомами может привести к дополнительному резерву изменчивости, увеличению диапазона нормы реакции организма.

Обнаруженные нарушения также могут привести к неравномерному распределению хромосом между дочерними клетками, потере генетического материала, возникновению анеуплоидии и нарастающую гетерогенности клеточных популяций. Так, в потомстве карлика *k4* наряду с типичными клетками, содержащими диплоидный набор хромосом

($2n=2x=24$), встречались клетки с гипоанеуплоидным ($2n-(1...8)=(23-16)$) набором хромосом, т.е. наблюдалась миксоплоидия соматической ткани (рис. 3). По мнению ряда исследователей, миксоплоидия наблюдается при изменении, и особенно,

при резком ухудшении условий произрастания: повышенной или пониженной температуре, засолении почвы, ранении растения, старении тканей и др. (Андрощук, 1978; Сапунов, 1980; Седельникова и др., 2010; Кунах, 2011).

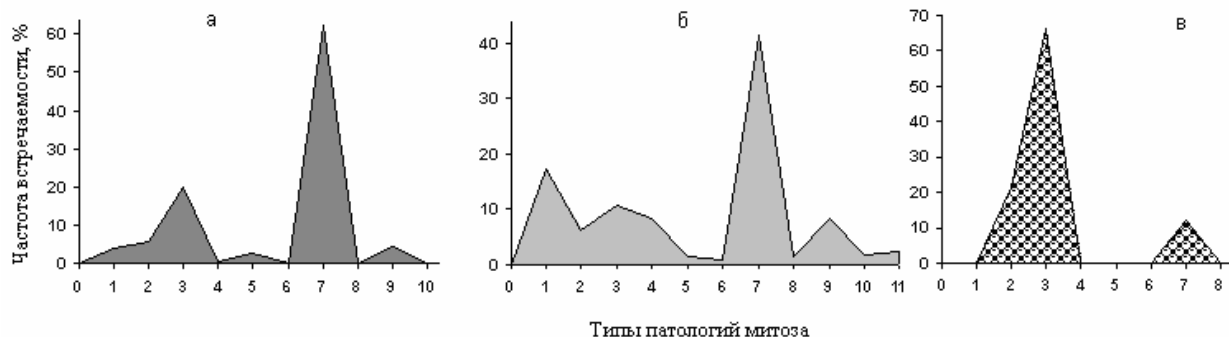


Рисунок 2 - Спектр патологий митоза в потомстве деревьев сосны обыкновенной контрастных по росту: высокорослых (а) и карликов (б) из Ширинского бора и нормально рослых (в) из Усманского бора. Типы патологий митоза: 1 - фрагментация хромосом в метафазе и анафазе митоза; 2 - отставание хромосом в метакинезе; 3 – отставание или забегание хромосом в анафазе; 4 – обособление группы хромосом в метафазе; 5 - обособление группы хромосом в анафазе, многополюсный митоз; 6 – неравномерное распределение хромосом в анафазе, асимметричный митоз; 7 – простые и сложные мосты в анафазе и телофазе; 8 – агглютинация (склеивание) хромосом в метафазе и анафазе; 9 – сложные (множественные) нарушения в анафазе и ана-телофазе; 10 – микроядра в телофазе, ана-телофазе; 11 – остаточные ядрышки в метафазе

Анеуплоидные клетки появляются при нарушении гомеостаза, наследственных дефектах системы репарации и гормонального баланса (Вахтин, 1980; Сапунов, 1980). В то же время, в нижнечикойской популяции было отмечено, что если в хромосомном наборе имелась дицентрическая хромосома, то число хромосом уменьшалось до 23, если одновременно в наборе имелось 2 дицентрика – оставалось 22 хромосомы, а при одновременном присутствии ди- и трицентрической хромосом в наборе оставалась только 21 хромосома.

Преобладающим типом аномалий в клетках проростков семя карликов и рослых деревьев, собранных в Ширинском бору, являются простые и сложные мосты (7 тип), которые составили 41,5 – 62,4 %. Их преобладание в общем спектре свидетельствует о повышении уровня мутационного процесса (хромосомных перестроек) на анализируемой территории. С другой стороны, присутствие мостов, по мнению некоторых авторов (Акопян, 1967; Симаков, 1983), отражает возрастание репарационных способностей объектов и возможную их адаптацию к стрессовому воздействию. В группе карликов существенную долю в общем спектре занимает фрагментация хромосом в метафазе и анафазе митоза (1 тип, 17,2 % против 4,1 % в группе высокорослых деревьев), что также свидетельствует о произошедших структурных хромосомных aberrациях. Значительное количество приходится и на долю сложных (множественных) нарушений: мосты + забегание хромосом, фрагментация + забегание хромосом, мосты + отставание хромосом, мосты + микроядра и др. (9 тип, 8,4 % против 4,5 % у нормально рослых). Присутствие в анафазе одиночных фрагментов свидетельствует о делециях хроматидного типа, парных – хромосомного. Мос-

ты с фрагментами образуются при асимметричных транслокациях (Муратова, Седельникова, 2004; Калашник, 2008).

Среди ПМ в группе карликов отмечены и несовместимые с жизнью нарушения митоза, отсутствующие в потомстве высокорослых деревьев, - агглютинация (склеивание) хромосом в метафазе и анафазе митоза (8 тип, 1,3 %).

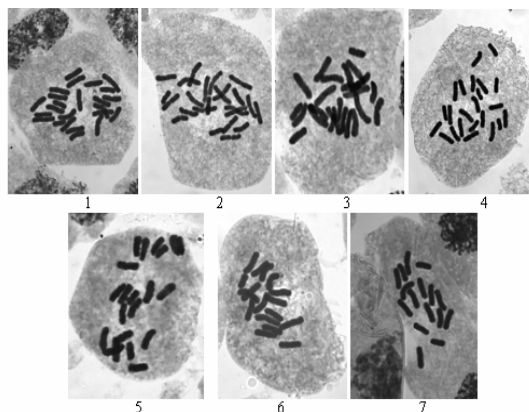


Рисунок 3 - Метафазные пластинки клеток корневой меристемы проростков в потомстве карлика №4 с: 1-3 - диплоидным набором хромосом: $2n=2x=24$ (модальное число хромосом) и 4-7 - гипоанеуплоидным набором хромосом: $2n-1=23$ (4), $2n-3=21$ (5), $2n-7=17$ (6), $2n-8=16$ (7). Увеличение $10^x \times 40^x \times 1.5^x$

В потомстве карлика №1 были выявлены проростки с остаточными ядрышками в метафазе (рис. 1). Присутствие остаточных ядрышек в метафазе митоза рассматривают как проявление эпигенетической изменчивости (Буторина, 2008), поскольку изменение генетического материала при этом не происходит, но наблюдаемый пуффинг конденси-

рованных хромосом является проявлением активности генов рибосомальных цистронов, обычно ингибированных на этой стадии. Это приводит к синтезу дополнительных белков, обеспечивающих существование клетки в стрессовых условиях (Муратова и др., 2009). Остаточные ядрышки описаны в клетках животных и растений при лучевом воздействии, вирусной инфекции, под влиянием химических препаратов (Буторина, 2002; Муратова и др., 2009; Седелникова, Пименов, 2007). Их появление рассматривают как механизм адаптации клеток к воздействию экстремальных факторов (Калаев и др., 2006; Муратова и др., 2009; Butorina et al., 1997). Таким образом, в потомстве карликовых деревьев отмечены специфические нарушения митоза (как совместимые, так и не совместимые с жизнью), отсутствующие в группе высокорослых деревьев.

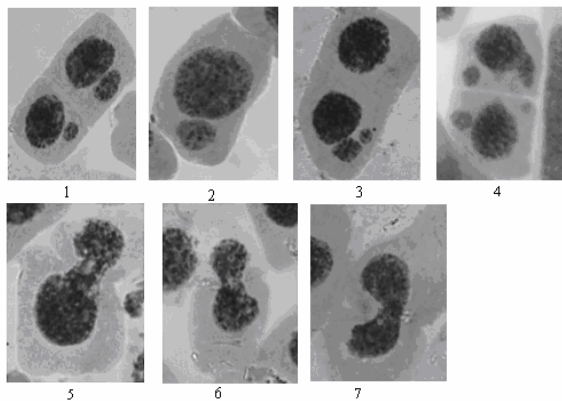


Рисунок 4 - Микроядра в клетках корневой меристемы проростков семян сосны обыкновенной, произрастающей в Ширинской лесостепи (1- 4) и амитозоподобное деление (5 -7) в семенном потомстве карликовых деревьев №3 и 4 Ширинского бора. Увеличение $10^x \times 40^x \times 1.5^x$

Спектр ПМ у проростков семян сосны из Усманского бора представлен отставаниями хромосом в метакинезе (21,3 %) и анафазе (17,8 %) митоза, мостами в ана-телофазе (12,3 %). Преобладающим типом нарушений (48,6 %) является забегание хромосом в анафазе, связанное с повреждением хромосом в области кинетохора, либо с частичным нарушением нитей веретена деления. Такие патологии могли быть следствием спонтанного мутационного процесса в результате флуктуации погодных факторов или действия вторичных метаболитов, образующихся в ходе нормальных метаболических процессов в организме, которые в большинстве случаев исправляются репарационными системами клетки.

Результаты микроядерного теста представлены в табл. 2 и на рис. 4. Микроядра отмечены в потомстве обеих групп деревьев из Ширинского бора, что свидетельствует о наличии нерепарированных повреждений хромосомного материала и может привести к цитогенетической нестабильности клеточных популяций (Ильинских и др., 1992). Однако частота их появления была различной. Наиболее высокая частота микроядер была выявлена у карликов к4 (2,1 % при внутрисемейном варьировании от

0,5 до 4 %) и №1 (1,6 % при внутрисемейном варьировании 0,1-8,2 %). У этих же карликов отмечена и наиболее высокая частота ПМ за все исследуемые годы. Причем, микроядра присутствуют у всех без исключения проанализированных проростков. Более того, у отдельных проростков этих же карликов количество микроядер доходило до 3-4 и выше на клетку, и было сходно с цитологическими картинами апоптоза – как проявления генетической программы самоликвидации отдельных патологически измененных нежизнеспособных клеток. В среднем группы карликовых и высокорослых деревьев статистически не различались по частоте встречаемости интерфазных клеток с микроядрами, но существенно различались с группой высокорослых деревьев из Усманского бора (соответственно – 1 %; 0,6 % и 0,003 %, т.е. в 200 – 300 раз выше).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований было установлено, что в семенном потомстве сосны обыкновенной, произрастающей в остепненных борах Сибири на южной границе ареала вида, происходит существенное изменение цитогенетических показателей: наблюдается увеличение частоты и спектра патологий митоза, расширение пределов варьирования частоты ПМ и присутствие микроядер по сравнению с потомством сосны обыкновенной из средней полосы России в Воронежской лесостепи. Это может быть связано с действием комплекса неблагоприятных факторов среды на южной границе ареала вида, в том числе экстремально высокими температурами, засухой и бедностью каменистых почв.

Полученные данные свидетельствуют о том, что все группы изученных деревьев, контрастные по росту (карлики, полукарлики и высокорослые), произрастающие в экстремальных условиях обитания, нередко находятся в состоянии экологического стресса. В потомстве всех изученных деревьев южно-сибирских популяций выявлено относительно высокое количество микроядер в клетках корневой меристемы, свидетельствующих о наличии нерепарированных повреждений хромосом. Наиболее высокая цитогенетическая изменчивость была отмечена в потомстве карликовых деревьев. В то же время, группа карликовых деревьев неоднородна по изучаемым признакам. Наиболее высокий уровень и широкий спектр ПМ и, соответственно, интенсивность мутационного процесса в клеточных популяциях организма и степень повреждения генетического материала отмечены в семенном потомстве двух карликов. У этих карликов нарушения в митозе обнаружены во всех без исключения проанализированных проростках за все годы исследования. Два других карлика мало отличаются от высокорослых деревьев по частоте и спектру нарушений митоза, их потомство расщепляется по степени нарушения протекания митозов (от нормального до аномального).

Однако и среди высокорослых встречаются деревья, семенное потомство которых характеризуется достаточно высокой частотой ПМ. Это свидетельствует о том, что частота и спектр ПМ в значительной степени зависят как от разнообразия условий произрастания деревьев в популяциях, так, по видимому, и от генотипических особенностей материнских деревьев, не всегда проявляющихся на морфологическом уровне разной ростовой активностью. Возникновение различных хромосомных перестроек (простых и сложных мостов, кольцевых хромосом различного типа и др.), геномных нарушений (миксоплоидии, приводящей к изменению дозы генов в клетках с различным уровнем плоидности), функциональных сбоев (появление остаточных ядрышек) свидетельствуют о повышении уровня генетической и эпигенетической изменчивости семенного потомства сосны в неблагоприятных условиях произрастания, что может иметь адаптивное значение.

Установлено, что частота патологий митоза (ПМ) варьирует в зависимости от погодных условий года во время опыления и развития семян. Наиболее высокая частота проростков с геномными и хромосомными мутациями наблюдается в наиболее неблагоприятные по условиям увлажнения годы, характеризующиеся длительной засухой в период эмбриогенеза.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Агроклиматические ресурсы Красноярского края и Тувинской АССР.- Л.: Гидрометеиздат, 1974. - 210 с.
- Акопян, Э.М. Влияние различных типов ионизирующих излучений на возникновение хромосомных aberrаций у гороха. Пострадиационное восстановление/ Э.М. Акопян // Генетика.- 1967.-Т. 3.- № 5.- С. 45-51.
- Алов, И.А. Патология митоза (формы патологии, классификация, количественная характеристика)/И.А. Алов // Вестник АМН СССР.- 1965.-№ 11.- С. 58-66.
- Андрощук, А.Ф. Частота спонтанных хромосомных aberrаций у видов тысячелистника / А.Ф. Андрощук // Цитология и генетика.- 1978.- Т. 12.- № 1.- С. 15-20.
- Буторина, А. К. Факторы эволюции кариотипов древесных / А.К. Буторина // Успехи современной биологии.- 1989.- Т. 108.- Вып. 3 (6).- С. 342-357.
- Буторина, А.К. Цитогенетическая характеристика семенного потомства некоторых видов древесных растений в условиях антропогенного загрязнения г.Воронежа / А.К. Буторина В.Н. и др. // Цитология.- 2000.- Т.42.- №2.- С.196-200.
- Буторина, А.К. Цитогенетическая изменчивость в популяциях сосны обыкновенной / А.К. Буторина В.Н. и др. // Экология.- 2001.- № 3.- С. 216-220.
- Буторина, А.К. Цитогенетический мониторинг аутохтонных лесов Усманского и Хреновского боров / А.К. Буторина О.Н. и др. // Известия РАН: Серия биологическая.- 2007.- № 4.- С. 508-512.
- Буторина, А.К. Ритмы суточной митотической активности у золотистой фасоли *Vigna radiate* (L.) R. Wilczek / А.К. Буторина, До Ныи Тиен. // Цитология.- 2008.- Т. 50.- №8.- С. 729-733.
- Вахтин, Ю.Б. Генетическая теория клеточных популяций/Ю.Б. Вахтин.- Л.: Наука, 1980.-168с.
- Вересин, М.М. Леса воронежские. Происхождение, облик и будущее наших лесных ландшафтов / М.М. Вересин. - Воронеж: Центрально-Черноземн. кн. изд-во, 1971.- 223 с.
- Дорошев, С.А. Влияние антропогенных стрессоров на изменчивость цитогенетических показателей у сосны обыкновенной / С.А. Дорошев. Автореф. дисс...к. б. н. - Воронеж, 2004.- 23 с.
- Захаров, И.К. Мутации и мутационный процесс в природных популяциях *Drosophila melanogaster* / И.К. Захаров. Автореф. дисс...д. б. н.- Новосибирск, 1995.- 48 с.
- Ильинских, Н.Н. Микроядерный анализ и цитогенетическая нестабильность /Н.Н. Ильинских и др.- Томск: Изд-во ТГУ, 1992.- 272 с.
- Ирошников, А.И. О генотипическом составе популяций сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала / А.И. Ирошников //Селекция хвойных пород Сибири.- Красноярск: ИЛИД СОАН СССР, 1978.-С. 76-95.
- Калаев, В.Н. Оценка антропогенного загрязнения районов г. Старый Оскол по цитогенетическим показателям семенного потомства березы повислой / В.Н. Калаев А.К., Буторина, О.Ю. Шелухина // Экологическая генетика.- 2006.- Т. IV.- №2.- С. 9 - 21.
- Калашник, Н.А. Хромосомные нарушения как индикаторы степени техногенного воздействия на хвойные насаждения / Н.А. Калашник // Экология.- 2008.- №4.- С. 276-286.
- Кулаичев, А.П. Методы и средства комплексного анализа данных / А.П. Кулаичев //Учебное пособие.- М.: ФОРУМ-ИНФРА-М, 2006.- 512 с.
- Кунах, В.А. Пластичность генома соматических клеток и адаптивность растений / В.А. Кунах // Молекулярная и прикладная генетика.- 2011.- Т. 12.- С. 8 - 14.
- Лавров, Л.С. Воронежский заповедник / Л.С. Лавров, В.А. Семенов, В.В. Трегубов // Заповедники СССР. Заповедники Европейской части РСФСР. II.- М.: Мысль, 1989.- С. 164-188.
- Машкина, О. С. Цитогенетические реакции семенного потомства сосны обыкновенной на комбинированное антропогенное загрязнение в районе Новолипецкого металлургического комбината / О.С. Машкина и др. // Экологическая генетика.- 2009.- Т. 7.- № 3.- С. 17-29.
- Муратова, Е.Н. Хромосомные мутации у сосны обыкновенной в Южном Забайкалье / Е.Н. Муратова // Изв. АН СССР. Сер. биологическая.- 1991.- № 5.- С. 689-699.
- Муратова, Е.Н. Геномные и хромосомные мутации у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в экстремальных условиях произрастания / Е.Н. Муратова, Т.С. Седельникова //Хвойные бореальной зоны.- 2004.- С. 128-140.
- Муратова, Е.Н. Цитологическое изучение листовницы сибирской в антропогенно нарушенных районах г. Красноярска и его окрестностей / Е.Н. Муратова, Т.В. Карпюк, О.С. Владимирова и др. // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения.- 2009.- № 9.- С. 99-108.
- Никифорова, Е.М. Некоторые закономерности миграции урана в природных водах Южного Забайкалья / Е.М. Никифорова // Микроэлементы в ландшафтах Советского Союза. - М.: Изд-во МГУ, 1969.- С. 184-194.
- Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная / Л.Ф. Правдин - М.: Наука, 1964.- 189 с.
- Пятыгин, С.С. Стресс у растений: физиологический подход / С.С. Пятыгин // Журнал общей биологии.- 2008.- Т.69.- №4.- С. 294-298.

- Санников, С. Н. Генофеногеографический анализ популяций *Pinus sylvestris* L. на трансекте от северной до южной границы ареала / С. Н. Санников, И.В. Петрова, В.Л. Семериков // Экология.- 2002.- № 2.- С. 97-102.
- Сапунов, В.Б. О роли эндокринной системы в процессе возникновения мутаций / В.Б. Сапунов // Журнал общей биологии.- 1980.- Т. 16.- № 2.- С. 192-197.
- Седельникова, Т.С. Хромосомные мутации у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на Таймыре / Т.С. Седельникова, А.В. Пименов // Известия РАН. Сер. биологическая.- 2007.- № 2.- С. 244-247.
- Седельникова, Т.С. Изменчивость хромосомных чисел голосеменных растений / Т.С. Седельникова, Е.Н. Муратова, А.В. Пименов // Успехи современной биологии.- 2010.- Т. 130.- №6. – С. 557 – 568.
- Симаков, Е.А. О пострadiационном восстановлении цитогенетических повреждений в проростках семян разных форм картофеля / Е.А. Симаков // Радиобиология.- 1983.- Т. 23.- Вып. 5.- С. 703-706.
- Сунцов, А.В. Цитогенетика и эмбриология сосны обыкновенной в изолированных популяциях Центральной Тувы / А.В. Сунцов. Автореф. дис...к.б. н. Красноярск, 1984.- 16 с.
- Тихонова, И.В. Островная популяция *Pinus sylvestris* L. в Ширинской степи / И.В. Тихонова // Бот. журнал.- 2003.- Т. 8.- № 10.- С. 60-67.
- Топильская, Л.А. Изучение соматических и мейотических хромосом смородины / Л.А. Топильская и др. // Бюлл. научн. информации ЦГЛ им. Мичурина.- 1975.- Вып. 22.- С. 58-61.
- Butorina, A.K. The First detected case of Amitosis in Pine / A.K. Butorina, N. Evstratov // Forest Genetics.- 1996.- V. 3.- № 3.- P. 137-139.
- Butorina, A.K. The effects of irradiation from the Chernobyl nuclear power plant accident on the cytogenetic behaviour and anatomy of Trees / A.K. Butorina, N. E. Kosichenko, Y.N. Isakov, I.M. Pozhidaeva // Cytogenetic studies of forest trees and shrub species. Zagreb: Croatian forests. INC, 1997.- P. 211—239.

Поступила в редакцию 12 января 2012 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

УДК 630*283.1

СОХРАНЕНИЕ ГЕНОФОНДА *VACCINIUM AXILLARE* NAKAI В НИЖНЕМ ПРИАМУРЬЕ (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

А.А. Нечаев, В.С. Грек, В.А. Морин

Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства (ДальНИИЛХ)
680020 Хабаровск, ул. Волочаевская, 71, E-mail: dvniihl@gmail.com

В статье приводятся результаты работ по инвентаризации памятников природы краевого значения в Нижнем Приамурье на территории Ульчского района Хабаровского края. В двух из них найдена черника пазушная (*Vaccinium axillare* Nakai) – ценное пищевое, лекарственное и эндемичное растение. Даны краткие сведения по фитоценологии, распространению, продуктивности, ресурсам и охране черники.

Ключевые слова: памятник природы, инвентаризация, черника пазушная, фитоценология, продуктивность, ресурсы, охрана

The article shows the material of inventory of nature sanctuary of the Ulchsky region of Khabarovsky krai. In two of them bilberry (*Vaccinium axillare* Nakai) was found – valuable food, medical and endemic plant. It gives a short revue of the phytocoenology, distribution, productivity, resources and preservation of bilberry.

Key words: nature sanctuary, inventory, *Vaccinium axillare*, phytocoenology, productivity, resources, preservation

ВВЕДЕНИЕ

В Хабаровском крае, согласно Постановления главы администрации Хабаровского края № 7 от 20.01.1997 г. «Об особо охраняемых природных территориях Хабаровского края», выявлено и взято под охрану в качестве памятников природы (ПП) и близких к ним категорий (дендрологические парки и ботанические сады, лечебно-оздоровительные местности и курорты, зеленые зоны, городские парки) краевого и местного значения 214 уникальных, редких или типичных природных объектов, 160 из них расположены на территории гослесфонда и ответственность за их сохранность и целевое использование лежит на лесной службе. Среди этих объектов имеются лесные, ботанические, геологические, зоологические, водные, санитарно-оздоровительные, спортивно-оздоровительные, комплексные, научно-коллекционные. В ближайшие годы количество ПП планируется увеличить. Однако, кроме утвержденного списка ПП с минимальными их характеристиками (наименование, месторасположение, площадь, объект охраны), больше никакой информации о них нет. Для значительной части ПП отсутствуют полноценные экологические паспорта, включающие описание границ, схемы, фотографии, данные их современного состояния (природные условия, особенности среды, факторы экзогенного воздействия, характеристика биогенных компонентов), предложения по их охране и допустимым видам использования.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В результате инвентаризации и паспортизации 63 ПП и близких к ним категорий, проведенных авторами в Хабаровском крае в летние периоды 1997 г., 1999-2000 гг., 2002-2009 гг., выявились многочисленные несоответствия натурных характеристик этих природных объектов с теми мини-

мальными характеристиками, которые приведены в Постановлении главы администрации Хабаровского края. Часть этих ПП по разным причинам потеряла свою значимость, как особо охраняемые природные территории (ООПТ), либо не были достаточно обоснованы и аргументированы при первоначальном выделении (в том числе в ранге их статуса или категории). Многие ценные и уникальные ПП находятся под угрозой деградации и исчезновения. Почти по каждому ПП выявились несоответствия по следующим характеристикам: наименование, месторасположение, площадь (в т.ч. охранной зоны), объект охраны. В целях подтверждения наличия природоохранного статуса природных объектов, соответствия их вышеуказанному Постановлению, уточнения названий, месторасположений, установления их границ, площадей, включая охранную зону, и режима особой охраны территории необходима инвентаризация всех ООПТ Хабаровского края. Инвентаризация необходима с целью приведения в известность существующих природных объектов для дальнейшей их паспортизации, составления государственного кадастра и осуществления мониторинга ООПТ.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В Ульчском районе, согласно Постановления главы администрации Хабаровского края, объявлены ПП краевого значения 5 природных объектов (здесь и далее названия и другие характеристики ПП приводятся строго в соответствии с имеющейся документацией – постановлениями, паспортами, проектами):

1. «Месторождение минерально-термальных вод «Аннинские воды». В окрестностях села Сусанино. Площадь 0,25 га. Объект охраны – минерально-термальные воды.

2. «Халано-Кудюмское урочище». В районе села Булава. Кварталы 1-20 Кизинского лесничества. Площадь 1512,0 га. Объект охраны - места обитания и размножения диких копытных животных.

3. «Елово-пихтовый лес». Кварталы 95, 96 Богородского лесничества. Площадь 45,0 га. Объект охраны – елово-пихтовый лес.

4. «Елово-пихтовый лес – естественное возобновление». Кварталы 64-69, 74-78 Кизинского лесничества. Площадь 500,0 га. Объект охраны – елово-пихтовый лес.

5. «Роца кедр корейского». Кварталы 41-44, 88 Быстринского комплексного леспромхоза. Площадь 600,0 га. Объект охраны – кедр корейский.

В июне-сентябре 2004 г. в рамках проведения работ по инвентаризации ПП краевого значения в Ульчском районе Хабаровского края обследованы 5 природоохранных объектов, перечисленных выше. По ПП изучены литература, материалы лесоустройства, землеустройства, природоохранных организаций, в том числе лесохозяйственные, картографические, таксационные, гидрологические, гидрогеологические; проведены поиск и нахождение объектов в натуре, определение границ и площади ООПТ (в том числе охранной зоны), проведены лесоведственные, таксационные, геоботанические, геоморфологические описания, фотографирование объектов.

Инвентаризация каждого природного объекта проводилась по следующей схеме:

1. Наличие сведений и документации по ООПТ (наименование, месторасположение, площадь, границы, объект охраны, паспорт).

2. Дата выезда, фамилии и инициалы специалистов, проводивших обследование ООПТ.

3. Мнение местных специалистов (экологов, лесников, охотников, местных жителей) о ценности природного объекта.

4. Краткая природная характеристика ООПТ (геоморфология, расположение, рельеф, растительность, наличие редких и эндемичных видов).

5. Объект охраны.

6. Состояние природного объекта (антропогенное воздействие, пожары, туризм).

7. Предложения по подтверждению, уточнению или изменению сведений об ООПТ (категория, статус, наименование, месторасположение, площадь, границы, объект охраны).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ, ВЫВОДЫ

В результате инвентаризации ПП краевого значения в Ульчском районе в двух из них – «Елово-пихтовый лес» и «Елово-пихтовый лес - естественное возобновление», расположенных, соответственно, в Ульчском и Кизинском лесхозах (с 2007 г. лесничествах), обнаружена черника пазушная (*Vaccinium axillare* Nakai).

Черника пазушная – ценное пищевое, лекарственное и декоративное растение, эндемичный вид

семейства вересковых. Ягоды представляют большой интерес для промысловых сборов. Черника пазушная встречается в низовьях Амура, на побережье Татарского пролива, Сахалине, Южных Курилах и в Японии (Хоккайдо и Хонсю). Из других видов черник на российском Дальнем Востоке растут: черника обыкновенная – *V. myrtillus* L. (Приамурье, Приохотье), черника Смолла – *V. smallii* A. Gray (Сахалин, Южные Курилы), черника Ятабе – *V. yatabei* Makino (Южный Сахалин, Южные Курилы) и черника овальнолистная – *V. ovalifolium* Smith (Командоры). Черника пазушная иногда отождествляется с черникой овальнолистной, от которой отличается: более крупными на верхушке приостренными листьями, сверху тускловатозелеными, снизу более светлыми; венчиком бледно-зеленым; столбиком, выступающим из венчика; более крупными черными ягодами с сизым налетом; цветением до распускания листьев.

Черника пазушная растет в подлеске горных еловых, пихтово-еловых, каменноберезовых, листовенных, смешанных лесов, среди кедрового стланика (*Pinus pumila*). Часто образует густые заросли в разреженных лесах (с полнотой до 0,4-0,6) или на лесных прогалинах, опушках, в условиях хорошего дренажа и среднего увлажнения. Наиболее продуктивные черничники развиваются на старых вырубках и гарях среди горных пихтово-еловых лесов. В древостоях с полнотой 0,6 и выше черника малопродуктивна и для промыслового сбора не представляет интереса. Ягодная продуктивность черники пазушной чаще характеризуется средними и высокими показателями – от 50 до 800 (в среднем 300) кг/га. Биологический запас ее ориентировочно оценивается в 50 тыс. т, в т.ч. 10 тыс. т в производственном фонде, среднегодовой возможный сбор 6 тыс. т. Среднегодовой фактический сбор составляет 300 т, степень освоения от возможного сбора в производственном фонде составляет 5%. В Хабаровском крае основные места заготовок – в Николаевском и Ульчском районах. В связи с экстенсивным освоением территории гослесфонда Хабаровского края, в результате рубок и последующих лесных пожаров ареал этого эндемичного и реликтового вида сокращается. Поэтому сохранившиеся в малоизмененном состоянии пихтово-еловые леса с черникой пазушной в Ульчском районе вовремя взяты под охрану в качестве ПП краевого значения.

«Елово-пихтовый лес» (кварталы 95, 96 Богородского лесничества, площадью в 45 га, с объектом охраны – елово-пихтовый лес) утвержден Постановлением главы администрации Хабаровского края в качестве ПП краевого значения. На ПП (названный «Ценные елово-пихтовые леса», площадью в 1308 га, кварталы 95, 96 Богородского лесничества Ульчского лесхоза) составлен краткий паспорт с охранным обязательством, который находится в отделе охраны окружающей среды и природных ресурсов администрации Ульчского района (с. Богородское) и в Ульчском лесхозе (с. Богородское),

взявших на себя обязательство по его охране. Работники лесхоза регулярно проводят патрулирование в районе ПП, особенно в пожароопасный период и период сбора ягод.

ПП находится в 42 км на юго-восток от с. Богородское, вблизи и вдоль автодороги Богородское – Лазарев, в верховьях реки Прямая Кенжа, впадающей в р. Амур, в водоохранной зоне. Расположен на территории гослесфонда полностью в пределах двух соседних кварталов: 95 (площадь 478 га) и 96 (площадь 830 га). Суммарная площадь ПП 1308 га. Граница ПП: по периметру внешней границы кварталов 95 и 96. Рельеф территории низкогорный, средние абсолютные высоты в районе природного объекта 400-600 м над уровнем моря, максимальные – 700-800 м (на периферии). Преобладают северо-восточные и юго-западные экспозиции склонов, крутизна склонов 18-25° (30°). Борты долины расчленены ручьями.

В растительном покрове господствуют пихтово-еловые леса (ельники) с участием березы шерстистой (*Betula lanata*). Состав древостоя 6ЕЗП1Бк, полнота 0,6-0,7, запас 150-200 (250) м³/га. Преобладающий тип леса – горный пихтово-еловый лес (ельник) зеленомошный с черникой пазушной. В древесном ярусе доминирует ель аянская (*Picea ajanensis*) и пихта почкочешуйная (*Abies nephrolepis*) с участием березы шерстистой. В кустарниковом ярусе преобладает черника пазушная. Из числа других ценных и эндемичных видов, в том числе ягодных кустарников и кустарничков, на территории ПП встречаются: черника обыкновенная, брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea*), красника выдающаяся (*V. praestans*), спирея березолистная (*Spiraea betulifolia*), рябина бузинолистная (*Sorbus sambucifolia*), вейгела Миддендорфа (*Weigela middendorffiana*), ольха кустарниковая (*Duschekia fruticosa*), кедровый стланик. Из трав наиболее характерны: дерен канадский (*Chamaepericlymenum canadense*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), линнея северная (*Linnaea borealis*), плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*), п. годичный (*L. annotinum*), п. уплощенный (*L. complanatum*), щитовник амурский (*Leptorumohra amurensis*), щ. буковый (*Phegopteris connectilis*), щ. Линнея (*Gymnocarpium dryopteris*), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*) и другие виды. В напочвенном покрове преобладают зеленые мхи.

Состояние природного объекта удовлетворительное. Следы антропогенного воздействия или пожаров не отмечены. В трех выделах (3, 7, 10) 95 квартала, отмеченных как «пустыри» с единичными деревьями ели и пихты, идет хорошее естественное возобновление хвойных, состояние черники пазушной благополучное. ПП расположен в 300-500 м от автодороги Богородское – Лазарево и мало доступен для местного населения с целью сбора ягод черники.

В результате инвентаризации ООПТ наметились следующие подтверждения, уточнения или изменения к Постановлению главы администрации Хабаровского края.

1. Категория и статус ООПТ подтверждается: ПП краевого значения.

2. Наименование ПП предлагается изменить: «Пихтово-еловый лес с черникой пазушной». Кстати, научно более правильно называть «пихтово-еловые» леса (а не «слово-пихтовые»).

3. Месторасположение ООПТ предлагается уточнить: верховье р. Прямая Кенжа, кварталы 95, 96 Богородского лесничества (ныне участкового лесничества) Ульчского лесхоза (ныне лесничества).

4. Площадь ПП предлагается изменить: 1308 га (т. е. суммарная площадь двух соседних кварталов – 95 и 96). Граница ПП: по периметру внешней границы двух кварталов – 95 и 96.

5. Объект охраны ПП предлагается уточнить: пихтово-еловый лес с черникой пазушной.

«Елово-пихтовый лес – естественное возобновление» (кварталы 64-69, 74-78 Кизинского лесничества, площадью в 500 га с объектом охраны – елово-пихтовый лес) утвержден Постановлением главы администрации Хабаровского края в качестве ПП краевого значения. На ПП (названный «Естественное возобновление елово-пихтового леса после рубки», площадью в 15224 га, кварталы 62-69, 74-78, 48, 87-93, 97-102, 114-116 Кизинского лесничества Кизинского лесхоза) составлен краткий паспорт (от 26.02.1997 г.) с охранным обязательством, который находится в отделе охраны окружающей среды и природных ресурсов администрации Ульчского района (с. Богородское) и в Кизинском лесхозе (с. Мариинский Рейд), взявших на себя обязательство по его охране. Кроме того, имеется также Постановление главы администрации Ульчского района Хабаровского края № 61 от 27.02.1997 г. «О памятнике природы «Кизинский» (в дополнение решения Малого Совета Ульчского районного Совета народных депутатов № 54 от 17.03.1993 г. «Об утверждении перечня особо охраняемых территорий Ульчского района») с приложением к нему положения о ПП «Кизинский», краткого паспорта на ПП и схемы его расположения. Площадь ПП «Кизинский» (согласно этого Постановления) 15224 га, кварталы 62-69, 74-78, 48, 87-93, 97-102, 114-116 Кизинского лесничества Кизинского лесхоза, объект охраны – естественное возобновление елово-пихтовых лесов после рубок и места обитания дикуши, редкого вида, занесенного в «Красную книгу». Более поздних постановлений или решений краевых органов по этому ПП краевого значения нет.

В результате инвентаризации подтверждено наличие первоначального охранного природного объекта (естественное возобновление пихтово-еловых лесов после рубок) только в кварталах 64-69 и 75-78. По мнению специалистов и работников Кизинского лесхоза, выделенный природный объект в пределах этих кварталов следует сохранить в ранге памятника природы краевого значения. На ПП проведены полевые работы по инвентаризации. В конторе Кизинского лесхоза собраны лесоустроительные, таксационные и картографические материалы.

Остальные перечисленные выше кварталы в плане указанного объекта охраны интереса не представляют. Выделение ПП с целью охраны мест обитания дикуши нуждается, на наш взгляд, в дополнительных научных изысканиях и исследованиях.

ПП находится в 35 км на восток от с. Мариинское и представляет собой низкогорный лесной массив на водоразделе притоков рек Кади, Сиговая и Малая Сиговая (бассейн озер Кади и Малое Кизи). Общая площадь ПП – 5591 га, представляет собой часть лесного фонда Кизинского лесничества Кизинского лесхоза (кварталы 64-69, 75-78). Граница памятника природы – по периметру внешней границы периферических кварталов (64, 65, 66, 67, 69, 75, 76, 77, 78). Рельеф территории низкогорный, средние абсолютные высоты природного объекта 200-300 м над уровнем моря (в центральной части), максимальные – 400-500 м (на периферии в северной части), максимальная высота – 586 м (гора Каменная – на северной границе памятника природы). Залесенные склоны имеют различную крутизну (10^0 - 40^0) и экспозицию (преобладают восточные и западные румбы).

На территории природного объекта в 1960-1965 гг. проведены рубки главного пользования по узко-пасечной технологии с сохранением подроста. Технология внедрена под руководством директора Кизинского лесхоза Н.Ф. Морозова и к.с.-х.н. В.Т. Чумина (ДальНИИЛХ). В настоящее время пихтово-еловые молодняки (уже 40-50 летние) благополучно сохранились на всей территории ПП. Лесопокрытая площадь занимает 5440 га, что составляет 97,5 % от общей площади. Собственно пихтово-еловые леса занимают 87,8 %, в том числе ельники – 4645 га, пихтарники – 131 га. Еще 12,2 % (662 га) занимают насаждения с преобладанием лиственницы, 2 га – заросли кедрового стланика. В составе древостоя основного яруса пихтово-елового леса кроме ели аянской, пихты почкочешуйной и лиственницы даурской (*Larix dahurica*) встречаются также береза плосколистная (*Betula platyphylla*), береза шерстистая, по долинам ручьев – ива росистая (*Salix rorida*), ольха волосистая (*Alnus hirsuta*), рябина сибирская (*Sorbus sibirica*). Возраст древостоя 40-50 лет, полнота 0,7-0,9. В подлеске встречается кедровый стланик, рябина бузинолистная, оль-

ха кустарниковая, ива козья (*Salix caprea*), спирея березолистная, черника пазушная, малина Мацумуры, сахалинская (*Rubus matsumuranus*). Травяно-кустарничковый ярус составляют: брусника, голубика (*Vaccinium uliginosum*), красника, багульник подбел (*Ledum hypoleucum*), щитовник Линнея, щ. амурский, плаун булавовидный, п. можжевельниковый (*Lycopodium juniperoides*), п. годичный, п. уплощенный, дерен канадский, вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*), линнея северная, майник двулистный, осока шаровидная (*Carex globularis*) и другие виды. В напочвенном покрове преобладают зеленые мхи. В местах с преобладанием черники пазушной и брусники формируются черничники и брусничники, представляющие интерес для промысловых заготовок ягод.

Состояние ПП удовлетворительное. Территория насыщена лесными и грунтовыми дорогами, на севере и на востоке к ней примыкает федеральная трасса. Следы сильных пожаров не обнаружены. Местное население часто посещает природный объект с целью охоты и сбора ягод (черники, брусники), грибов.

В результате инвентаризации ООПТ наметились следующие подтверждения, уточнения или изменения к Постановлению главы администрации Хабаровского края № 7 от 20.01.1997 г.

1. Категория и статус ООПТ подтверждается: ПП краевого значения.

2. Наименование ПП предлагается изменить: «Естественное возобновление пихтово-еловых лесов после рубок».

3. Месторасположение ПП предлагается уточнить: в 35 км на восток от с. Мариинское, кварталы 64-69, 75-78 Кизинского лесничества (ныне участка лесничества) Кизинского лесхоза (ныне лесничества).

4. Площадь ПП предлагается изменить: 5591 га (т.е. суммарная площадь кварталов 64-69, 75-78). Граница памятника природы: по периметру внешней границы периферических кварталов 64, 65, 66, 67, 69, 75, 76, 77, 78.

5. Объект охраны ПП предлагается уточнить: места эталонного естественного возобновления пихтово-еловых лесов после рубок.

Поступила в редакцию 27 января 2012 г.

Принята к печати 01 марта 2012 г.

УДК 630*165.51

СИБИРСКИЕ КЛИМАТИПЫ СОСНЫ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ: ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПО РОСТУ И ЦВЕТУ МИКРОСТРОБИЛОВ

Т.Н. Новикова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: institute@forest.akadem.ru

Исследована интенсивность мужского цветения и структура потомств сибирских климатипов сосны по цвету микростробилов в географических культурах Западного Забайкалья. Наблюдается положительная корреляционная связь встречаемости «желтопыльниковых» форм с теплообеспеченностью в районах произрастания материнских насаждений

Ключевые слова: сосна обыкновенная, географические культуры, климатипы, изменчивость, микростробилов

Structure of progenies Siberian climatypes of Scots pine in colors microstrobils in provenances trial in the West Trans-Baikal region has been investigated. Positive correlation with indexes of *f. sulfuranthera* and indexes of providing with warmth in regions location of the native populations of Scots pine observed.

Key words: Scots pine, provenances trial, climatypes, variability, microstrobils

ВВЕДЕНИЕ

Сосна обыкновенная является представителем однодомных раздельнополых древесных растений: особи данного вида имеют мужские и женские генеративные структуры или располагают потенциалом их образования в процессе онтогенеза. Для сосны характерно также проявление двудомности (Некрасова, 1959; Правдин, 1964; Мамаев, 1972 и др.). Морфометрические признаки женских и мужских генеративных органов наиболее часто привлекаются для изучения внутривидовой структуры древесных растений и таксономических построений. При этом, наряду с количественными признаками изучаются (как наиболее стабильные) качественные признаки генеративных структур, к их числу относится окраска микростробилов, которая в сосновых насаждениях варьирует от желтого до малинового цвета, что послужило основанием для выделения двух форм - *f. sulfuranthera* и *f. erythranthera*.

В пределах ареала структура популяций по данному признаку может быть однородной или изменяться в зависимости от эколого-географического происхождения сосны, то есть микростробилов особей в популяциях могут иметь как одинаковую, так и различающуюся в различных соотношениях окраску.

Существует предположение (Некрасова, 1959, 1960; Козубов, 1962; Жаркова, 1974; Черепнин, 1980) о том, что «краснопыльниковая» форма сосны по сравнению с «желтопыльниковой» наиболее адаптирована к жестким для вида условиям существования.

Географические культуры в этой связи служат моделью для изучения процессов адаптации сосны и эволюции климатипов и популяций на фоне региональных или глобальных изменений климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Географические культуры в Западном Забайкалье (Заудинский лесхоз, Бурятия) были созданы в 1979 году Институтом леса и древесины СО АН СССР (В.Л. Черепнин, Т.Н. Новикова). Создание этих культур и их изучение проводились по единой методике закладки государственной сети географических культур основных лесообразующих видов. Климат в районе исследований засушливый, резко континентальный.

Таблица 1 - Характеристика района выращивания географических культур сосны

Координаты		Период вегетации, дни	Осадки за год, мм	Континентальность, %
с.ш.	в.д.			
51°50'	107°40'	149	241	90

Для создания географических посевов использовались семена сосновых насаждений из наиболее распространенных для конкретных районов типов леса и классов бонитета. Измерение показателей линейного и радиального роста производилось по общепринятой в лесной таксации методике. Интенсивность цветения климатипов определялась по доле участия деревьев с хорошо развитым мужским генеративным ярусом по отношению к общему их числу, затем в пределах каждого климатипа были выделены формы деревьев, различающиеся по цвету микростробилов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ № 11-04-00033 и № 11-04-92226-Монг_a



Рисунок - Карта-схема мест происхождения сосновых насаждений

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе представлены результаты изучения показателей роста культур, а также интенсивности мужского цветения и структуры потомств по окраске микростробиллов на примере 12 климатипов сосны, выращенных в условиях резко континентального засушливого климата Западного Забайкалья (Рис.).

Для анализа, изучаемые климатипы были разделены на 3 группы. Первая группа (58°39' - 66°00' с.ш.) – Туруханский, Северо-Енисейский, Богучанский, Нижне-Енисейский климатипы, в разной степени удалены к северу и представляют в Средней Сибири районы с низкой теплообеспеченностью и избыточным увлажнением.

Вторая группа климатипов (Канский, Ачинский, Ермаковский, Даурский) представляет близкие к оптимальным по тепло- и влагообеспеченности местообитания сосны, расположенные в центральных и южных районах Средней Сибири (53°00' - 56°17' с.ш.). Третья группа (51°00' - 53°45') представляет сосну из южных районов Сибири (Балгазынский, Минусинский, Заудинский, Кяхтинский климатипы). Заудинский климатип является контролем по отношению к вышеперечисленным климатипам, его расположение на карте обозначено квадратом и совпадает с пунктом проведения эксперимента.

В первой группе представлены подвиды сосны сибирская (*P. s. ssp. sibirica* Ldb.) и сосна северная

или лапландская (*P. s. ssp. lapponica* Fries). Вторую группу представляет подвид сосна сибирская (*P. s. ssp. sibirica* Ldb.), третью – подвиды сосна кулундинская (*P. s. ssp. kulundensis* Sukaczew) и сосна сибирская (*P. s. ssp. sibirica* Ldb.). Климатические параметры мест происхождения материнских насаждений значительно различаются (табл. 1), в связи с широкой географической амплитудой мест заготовки семян (от 51° до 66° с.ш. и от 88° до 110° в.д.), используемых для создания географических культур.

На примере 12 климатипов обнаружено, что линейный рост сосны 32-летнего возраста варьирует в значительных пределах от 4,9 до 8,6 м, при этом минимальный показатель высоты характерен для сосны Туруханского климатипа, произрастающей у северной границы ареала в Средней Сибири (табл. 2). Максимальная высота (8,6 м) характерна для потомства Ермаковского климатипа из оптимальных условий на юге Красноярского края. Высота климатипов из лесостепных районов Южной Сибири варьирует в пределах 7,1-7,6 м.

Диаметры деревьев исследуемых климатипов так же значительно изменяются - от 7,9 см (Туруханский) до 13,3 см (Минусинский). Между высотой и диаметром существует положительная корреляционная связь, которая отражается коэффициентом корреляции $R=0,70$. Наименьшим отношением высота/диаметр характеризуются климатипы из неблагоприятных, по какому либо из климатических факторов (дефицит тепла или влаги) условий

произрастания материнских насаждений. В целом показатели роста климатипов в новых условиях реализуются в соответствии с нормой реакции в

результате взаимодействия генотип-среда и наследственным потенциалом роста, характерным для исходных насаждений (Новикова, 2002).

Таблица 2 - Характеристика мест происхождения и показатели роста климатипов сосны в географических культурах 32-летнего возраста

Климатипы		Координаты		Показатели роста		Классы бонитета	
		с.ш.	в.д.	H, м	D, см	исходных насаждений	потомств
Северная, средняя и южная тайга (Средняя Сибирь)							
Богучанский	Красноярский	58°39'	97°30'	7,2	10,4	III	IV
Н.-Енисейский	Красноярский	60°21'	87°49'	7,2	10,1	III	IV
С.-Енисейский	Красноярский	60°25'	93°00'	6,4	9,8	IV	IV
Туруханский	Красноярский	66°00'	89°00'	4,9	7,9	V	V
Лесостепная зона (центральные и южные районы Средней Сибири)							
Ермаковский	Красноярский	53°00'	94°00'	8,6	11,1	III	III
Ачинский	Красноярский	56°17'	90°30'	7,6	11,4	III	IV
Даурский	Красноярский	55°22'	92°18'	7,2	11,1	III	IV
Каннский	Красноярский	56°12'	95°41'	7,0	9,9	III	IV
Лесостепная зона (южные районы Средней Сибири и Забайкалья)							
Минусинский	Красноярский	53°45'	91°45'	7,5	13,3	III	IV
Балгазынский	Тыва	51°00'	95°12'	7,5	13,2	V	IV
Кяхтинский	Бурятия	50°27'	106°15'	7,4	11,9	III	IV
Заудинский	Бурятия	51°50'	110°00'	7,1	11,3	IV	IV

В эксперименте продуктивность потомств климатипов в основном соответствует таковой в исходных насаждениях, или снижается на I класс бонитета, что связано с жесткими условиями выращивания.

Анализ обилия цветения сосны показал, что к 32-летнему возрасту потомств доля деревьев, образующих хорошо развитый мужской генеративный ярус (за исключением Туруханского климатипа), составляет 44-100 %. В первой группе доля таких деревьев варьирует от 0 до 94 % (среднее 50 %), во второй - 78-100 % (среднее 84 %) и в третьей группе - 64-100 % (среднее 84 %). Деревья Туруханского климатипа не формируют мужской генеративный ярус, что обусловлено специфической реакцией подвидов сосна северная лапландская, произрастающего в жестких условиях у северных границ ареала в Средней Сибири. В кроне деревьев данного климатипа обнаружены только единичные микростробилы. Снижение доли цветущих особей до 44-62 % отмечено у сосны Северо-Енисейского и Нижне-Енисейского климатипов. Сосна, удаленная к северу, характеризуется наибольшими биологическими различиями, так при одинаковых показателях линейного роста (по 7,2 м) Нижне-Енисейский и Богучанский климатипы формируют соответственно 62 и 100 % цветущих особей.

Массовое цветение (100 %) при хорошо развитом мужском генеративном ярусе характерно для Ермаковского климатипа (подвид сосна обыкновенная), который отличается наибольшей средней высотой (8,6 м). С уменьшением высоты до 7,0-7,2 м у потомств сосны Канского и Даурского климатипов интенсивность цветения снижается до 70-80%. Представителям подвидов сосна кулундинская (Минусинский и Балгазынский климатипы) свойственно массовое цветение (100 %) при достижении средних показателей линейного роста 7,5 м.

При уменьшении линейного роста до 7,1-7,4 м в потомствах подвидов сосна кулундинская (Заудинский и Кяхтинский климатипы) встречаемость цветущих особей сокращается до 64-70 % (табл. 3).

Таблица 3 - Характеристика мужского цветения климатипов сосны в географических культурах

Климатипы	Доля деревьев с микро-стробилами, %	Доля деревьев «желтопыльничковой» формы, %
Богучанский	94	95
Нижне-Енисейский	62	86
Северо-Енисейский	44	57
Туруханский	0	57
Lim	0-94	57-95
Среднее, %	50	74
Ермаковский	100	93
Ачинский	84	97
Даурский	80	95
Канский	70	98
Lim	78-100	93-98
Среднее, %	84	97
Минусинский	100	96
Балгазынский	100	97
Кяхтинский	70	78
Заудинский	64	84
Lim	64-100	78-97
Среднее, %	84	89

Таким образом, в пределах групп исследуемых климатипов, наблюдается очень сильная положительная корреляционная связь интенсивности мужского цветения с показателями линейного (R=0,98-0,84) и радиального роста (R=0,99-0,66). Для климатипов из оптимальных и близких к оптимальным условиям (подвид сосна обыкновенная) характерно увеличение тесноты связи между показателями интенсивности цветения и высотой деревьев до

$R=0,98$ и снижение до $R=0,66$ тесноты связи с толщиной деревьев. В группе климатипов подвида сосны обыкновенной, напротив, возрастает корреляционная связь ($R=0,99$) интенсивности мужского цветения с толщиной деревьев. Интенсивность мужского цветения деревьев обнаруживает тесную положительную связь с теплообеспеченностью в районах произрастания материнских насаждений (табл. 4).

В потомствах климатипов сосны выделяется 2 формы деревьев по окраске микростробилов: «красно - и желтопыльниковая». Встречаемость «желтопыльниковой» формы различается в зависимости от лимитирующих климатических факторов. Так, в группе климатипов, произрастающих в условиях дефицита тепла и избыточного увлажнения, этот показатель составил 74 % (Lim 57-95). Встречаемость «желтопыльниковой» формы возрастает до 89 % (Lim 78-97) в группе климатипов из районов с достаточной теплообеспеченностью и дефицитом увлажнения. Наибольшая встречаемость «желтопыльниковой» формы характерна для группы климатипов из оптимальных и близких к оптимальным условий - 97 % (Lim 93-98). При этом коэффициент вариации встречаемости «желтопыльниковой» формы возрастает до 26,5 % в пер-

вой группе (климатипы из пессимальных и близких к пессимальным условиям) и снижается до 2,7 % во второй группе (климатипы из оптимальных и близких к оптимальным условиям). Третья группа климатипов занимает по этому показателю промежуточное положение ($CV=10,3$ %).

Минимальное участие «желтопыльниковой» формы (по 57 %) характерно для потомств Северо-Енисейского и Туруханского климатипов. Показатели остальных климатипов различаются слабо (78-97 %), коэффициент вариации 7,3 %, по шкале С.А. Мамаева (1972), характеризует низкий уровень изменчивости.

Корреляционный анализ обнаружил различную тесноту положительной связи встречаемости «желтопыльниковой» формы с продолжительностью периода вегетации в районах произрастания материнских насаждений. Так, теснота связи между исследуемыми признаками наиболее высока в группе климатипов, произрастающих в холодных, избыточно влажных условиях - коэффициент корреляции между исследуемыми признаками составил $R=0,99$. В засушливых, и достаточно теплообеспеченных условиях, этот показатель снижается до $R=0,48$, в условиях оптимума - до $R=0,23$ (табл. 5).

Таблица 4 - Коэффициенты корреляции доли цветущих особей в структурах климатипов с показателями теплообеспеченности мест произрастания материнских насаждений

Климатические показатели	Условия произрастания климатипов сосны		
	холодные, избыточное увлажнение	достаточная теплообеспеченность, дефицит влаги	оптимальные
Период вегетации, дни	0,99	0,71	0,71
Сумма температур $\geq 5^{\circ}C$	1,0	0,45	0,67

Таблица 5 - Коэффициенты корреляции встречаемости «желтопыльниковой» формы в структурах климатипов с показателями теплообеспеченности мест произрастания материнских насаждений

Климатические показатели	Условия произрастания климатипов сосны		
	холодные, избыточное увлажнение	достаточная теплообеспеченность, дефицит влаги	оптимальные
Период вегетации, дни	0,99	0,48	0,23
Сумма температур $\geq 5^{\circ}C$	1,00	0,28	0,01

Аналогичная закономерность проявления корреляционной связи обнаружена между показателями встречаемости «желтопыльниковой» формы и суммой температур более $5^{\circ}C$, так коэффициенты корреляции составили соответственно $R=1,00$; $R=0,28$; $R=0,01$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Материалы исследования роста и цветения климатипов сосны при их совместном выращивании в географических культурах отражают дифференциацию популяций из районов Сибири по росту и биологическим особенностям и свойствам. Кроме того, эти материалы могут служить основой для анализа структуры разных популяций сосны по изучаемым признакам, а также для прогнозирова-

ния их роста и развития в изменяющихся климатических условиях.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Жаркова, А.М. О краснопыльниковой сосне обыкновенной в Казахском мелкосопочнике / А.М. Жаркова // Тр. Омского пед. ин-та. - 1974. - вып. 79. - С. 36-48.
- Козубов, Г. М. О краснопыльниковой форме сосны обыкновенной / Г.М. Козубов // Ботанический журнал. - 1962. - Т. 47. - № 2. - С. 276-280.
- Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев - М.: Наука, 1972. - 283 с.
- Некрасова, Т.П. О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов *Pinus* / Т.П. Некрасова // Ботанический журнал. - 1959. - Т. 44. - № 7. - С. 975-978.

Некрасова, Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири / Т.П. Некрасова.– Новосибирск: Наука, 1960. – 131 с.

Новикова, Т.Н. Географические культуры сосны обыкновенной в республике Бурятия / Лесоведение.- 2002.- № 4.- С. 61-65.

Правдин, Л.Ф. Ближайшие задачи научных исследований в практике по лесной генетике и селекции в Сибири / Л.Ф. Правдин // Селекция древесных пород в Восточной Сибири. – М.: Наука, 1964. – С. 5-19.

Черепнин, В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной / В.Л. Черепнин – Новосибирск: Наука, 1980. – 183 с.

Поступила в редакцию 10 января 2021 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

УДК 575.174.015.3:582.475.2

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЯДЕРНЫХ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ У ЛИСТВЕННИЦ ГМЕЛИНА (*LARIX GMELINII* (RUPR.) RUPR.) И КАМЧАТСКОЙ (*LARIX KAMTCHATICA* (RUPR.) CARR)

Н.В. Орешкова¹, М.М. Белоконов², С. Жамъянсуурен³

¹ Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, д. 50, стр. 28; e-mail: oreshkova@ksc.krasn.ru

² Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН
119991 Москва, ул. Губкина, 3

³ Институт ботаники АНМ, Улан-Батор, Монголия

Генетическая изменчивость ядерных микросателлитных маркеров изучалась в 2 популяциях лиственницы Гмелина и 4 популяций лиственницы камчатской. 180 особей двух видов генотипировали по 7 полиморфным микросателлитным локусам. Проведенный генетический анализ показал, уровень генетического разнообразия лиственницы Гмелина из Монголии более высокий, по сравнению с камчатскими выборками. Дифференциация изученных популяций по ядерным микросателлитным маркерам составляет 7 % ($F_{st}=0,07$), обнаружена слабая достоверная корреляция генетических дистанций с географическими расстояниями между популяциями двух видов ($r = 0,909$, $P = 0,04$).

Ключевые слова: лиственница Гмелина, лиственница камчатская, микросателлиты, генетическое разнообразие, внутри- и межвидовая дифференциация

We studied genetic variability of nuclear microsatellite loci in two Gmelin larch and four Kamchatka larch populations. 180 individuals from two species were genotyped using seven polymorphic microsatellites. Genetic diversity was higher in Gmelin larch populations from Mongolia than in Kamchatka larch populations. Differentiation among populations under study by nuclear microsatellites was 7% ($F_{st}=0,07$). Correlation between genetic and geographic distances among two species populations was significant ($r=0,909$, $P=0,04$) according to Mantel's test.

Key words: Gmelin larch, Kamchatka larch, microsatellites, genetic diversity, intra- and interpopulation differentiation

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия популяционно-генетические исследования некоторых представителей семейства *Pinaceae* начали проводиться с помощью методов, основанных на полимеразной цепной реакции (ПЦР). Одним из таких наиболее перспективных методов является микросателлитный анализ. Под микросателлитным анализом понимается определение числа коротких tandemных повторов ДНК в определенных участках ДНК, называемых микросателлитными локусами (Сулимова, 2004). У микросателлитов повторяющийся мотив имеет длину 1-9 п.н. (чаще 2-4 п.н.). При анализе метод относительно недорог, для многих древесных растений показано, что можно адаптировать праймеры с других видов того же рода. Высокий уровень полиморфизма микросателлитов, относительно равномерное их распределение в геноме и широкая представленность, сделала их чрезвычайно популярными и широко используемыми в современных популяционно-генетических исследованиях хвойных.

Несмотря на определенные успехи и практические достижения в области изучения генетической изменчивости видов рода *Larix*, многие вопросы о структуре, генетическом разнообразии,

внутри- и межвидовой дифференциации популяций остаются открытыми (Шурхал и др., 1989; Шигапов и др., 1998; Семериков, Матвеев, 1995; Semerikov et al., 1999; Ларионова и др., 2003, 2004; Орешкова, Ларионова, 2006, 2007; Орешкова, 2008, 2009, 2010; Орешкова, Барченков, 2009, 2010; Абаимов и др., 2010 и т.п.). В первую очередь это связано с крайне малым количеством работ, основанных на изучении полиморфизма непосредственного носителя генетической информации – ДНК, а также огромными ареалами распространения представителей этого рода.

Целью нашей работы явилось получение информации для оценки генетической изменчивости популяций лиственниц Гмелина и камчатской на основе ядерного микросателлитного анализа. Подобных исследований по этим видам ранее не проводилось.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объектов исследования взяты выборки двух популяций лиственницы Гмелина из Монголии и четырех популяций лиственницы камчатской из Камчатского края. Видовую принадлежность выборок определяли по работам Е.Г. Боброва (1972, 1978), А.П. Абаимова и И.Ю. Коропачинского (1984), не вдаваясь в таксономические дискуссии. Названия популяций и их местоположение представлены в таблице 1.

Работа проводилась в рамках проектов РФФИ (№ 11-04-00478-а; №11-04-92112-ЯФ_а)

Материалом для выделения ДНК послужила хвоя, собранная с 180 деревьев. Выделения проводили по стандартному протоколу, составленному

для растительных тканей с применением цетилтриметиламмонийбромидом (СТАВ-метод) согласно (Devey et al., 1996).

Таблица 1 - Географическое расположение исследованных популяций лиственницы

	Популяции	Обозначение	Район расположения	Географические координаты	Высота н.у.м., м
			<i>Монголия</i>		
<i>L. gmelinii</i>	Баян-Уул 1	БУ-1	Близ северо-восточной границы Монголии, 30 км. в северо-восточном направлении от п. Баян-Уул.	49°25'с.ш. 112°44'в.д.	1231
	Баян-Уул-2	БУ-2	Близ северо-восточной границы Монголии, 7 км. на юго-запад от п. Баян-Уул.	49°02'с.ш. 112°38'в.д.	1044
			<i>Камчатский край</i>		
<i>L. kamtschatica</i>	Таежная	ТЖ	Мильковский район Камчатского края, окр. п. Таежный.	55°16'с.ш. 159°08'в.д.	198
	Горный ключ	ГК	Быстринский район Камчатского края, окр. п. Горный ключ 21-ый км. дороги в с. Эссо.	55°57'с.ш. 159°12'в.д.	480
	Уксичан	УК	Быстринский район Камчатского края, окр. с. Эссо.	55°56'с.ш. 158°38'в.д.	523
	Крапивная	КР	Быстринский район Камчатского края, окр. р. Крапивная, молодняк на пепловых песках.	55°54'с.ш. 159°34'в.д.	220

Выделенную ДНК использовали для проведения ПЦР с семью парами праймеров, разработанных ранее для лиственниц японской – группа bcLK (Isoda, Watanabe, 2006), альпийской и западной группы - UAKLY (Khasa et al., 2000; Khasa et al., 2006) и UBCLX (Chen et al., 2009). Для проведения ПЦР использовали готовые реакционные смеси GenePak® PCR Core производства ООО «Лаборатория Изоген». Характеристики 7 микросателлитных локусов, отобранных в результате тестирования 25 праймеров и условия ПЦР-амплификации приведены в таблице 2.

Таблица 2 - Характеристика микросателлитных локусов, отобранных для анализа генетической изменчивости лиственницы

Локус	Мотив	t°C отжига	Источник литературы
<i>bcLK056</i>	(AG) ₂₀	63-53	Isoda, Watanabe, 2006
<i>bcLK066</i>	(TG) ₁₂		
<i>bcLK224</i>	(AG) ₁₇		
<i>bcLK260</i>	(TG) ₁₄ (AG) ₉		
<i>bcLK235</i>	(TC) ₉ (AC) ₂ AG(AC) ₁₄	58	Chen et al., 2009
<i>UBCLXtet-1-22</i>	(TATC) ₉ (TA) ₁₂		
<i>UAKLY6</i>	(GT) ₁₇		

Электрофоретическое разделение полученных в результате амплификации фрагментов проводили в 6 % полиакриламидном геле с использованием Трис-EDTA-боратного электродного буфера в стандартных камерах VE-20, производства ООО «Хеликон». В качестве маркера стандартных длин использовалась ДНК плазмиды pBR322, обработанная рестриктазой *Hpa II*. Гели окрашивали в растворе бромистого этидия. Визуализацию и документирование продуктов разделения проводили в ультрафиолетовом свете с помощью трансил-

люминатора и системы гель-документирования. Молекулярный вес фрагментов определяли путем сопоставления со стандартными маркерами в программе Photo-Capt. Обработку полученных данных производили в программе GenAlEx 6.2 (Peakall, Smouse, 2006). Тест Мантела, выполненный в программе GenAlEx 6.2, применяли для выявления связи генетических расстояний D на основе микросателлитного анализа с географическими расстояниями между популяциями лиственниц Гмелина и камчатской (Mantel, 1967).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе анализа 7 ядерных микросателлитных локусов в шести природных популяциях лиственниц Гмелина и камчатской из различных районов их естественного распространения в Монголии и Камчатском крае выявлено 76 аллельных вариантов (табл. 3). Все проанализированные локусы оказались полиморфными. При этом наиболее высокополиморфными были локусы *bcLK056*, *bcLK235*, *bcLK260* и *UAKLY6*, у которых наблюдалось от 11 до 17 аллелей. У остальных локусов (*bcLK066*, *bcLK224*, *UBCLXtet_1-22*) выявленный полиморфизм был сравнительно ниже. У них обнаружено от 4 до 8 аллельных вариантов. По перечисленным выше локусам нуль-аллели выявлены не были. Частоты встречаемости всех выявленных аллелей по всем проанализированным микросателлитным локусам в каждой из включенных в исследование популяций лиственниц приведены в таблице 3.

У популяций обоих видов идентифицированные ядерные микросателлитные локусы были общими, однако их аллельный состав существенно отличался (табл. 3). Наибольшее аллельное разно-

образии наблюдалось у выборок лиственницы Гмелина (68 аллелей), а наименьшее – у лиственницы камчатской (43 аллеля). 35 аллелей (46 %) явились общими у обоих видов. У каждого вида были выявлены видоспецифичные аллели, которые не встречаются у другого вида.

Например, у исследованных выборок лиственницы Гмелина таких аллелей было выявлено 33, и касались они главным образом высокополиморфных локусов *bcLK056*, *bcLK260* и *bcLK235*. У выборок лиственницы камчатской обнаружено лишь 6 таких аллелей.

Таблица 3 - Частоты аллелей семи изученных ядерных микросателлитных локусов в популяциях лиственниц Гмелина и камчатской

Локусы	Аллели	<i>L. gmelinii</i>			<i>L. kamtschatica</i>			
		БУ-1	БУ-2	ТЖ	ГК	УК	КР	
1	2	3	4	5	6	7	8	
<i>bcLK056</i>	148	0,033	0,067	-	-	-	-	
	150	-	0,033	-	-	-	-	
	152	0,033	0,033	-	-	-	-	
	154	0,183	0,200	-	-	-	-	
	162	0,033	-	-	-	-	-	
	166	0,033	-	-	-	-	-	
	168	0,050	0,050	0,017	-	0,033	-	
	170	0,133	0,033	0,050	0,067	-	0,033	
	172	0,117	0,267	0,700	0,633	0,700	0,633	
	174	0,033	0,183	0,033	0,167	0,150	0,150	
	178	0,150	0,050	-	-	-	0,017	
	180	0,017	0,017	0,200	0,133	0,117	0,167	
	182	0,050	-	-	-	-	-	
	186	0,017	-	-	-	-	-	
188	0,050	0,033	-	-	-	-		
194	-	0,033	-	-	-	-		
198	0,067	-	-	-	-	-		
<i>bcLK224</i>	128	0,200	0,367	0,150	0,233	0,167	0,467	
	130	0,117	0,050	0,033	0,233	0,050	0,083	
	132	0,583	0,550	0,700	0,317	0,717	0,350	
	134	0,050	0,033	0,117	0,217	0,067	0,100	
	138	0,050	-	-	-	-	-	
	143	-	-	0,017	-	-	-	
	145	-	-	0,017	-	-	-	
<i>bcLK066</i>	147	0,117	0,017	-	0,017	-	-	
	149	-	-	0,083	-	0,033	0,033	
	151	0,133	0,117	0,100	0,033	0,100	0,150	
	153	0,633	0,767	0,667	0,700	0,817	0,667	
	155	0,067	0,033	0,083	0,200	0,033	0,150	
	157	0,050	0,067	0,033	0,050	0,017	-	
<i>bcLK260</i>	98	-	-	0,100	-	-	0,033	
	102	-	-	0,117	0,133	-	0,283	
	104	0,033	-	-	0,083	0,067	0,017	
	106	0,017	0,083	0,183	0,133	0,167	0,117	
	108	0,167	0,300	0,600	0,650	0,767	0,550	
	110	0,150	0,167	-	-	-	-	
	112	0,017	0,133	-	-	-	-	
	116	0,133	0,133	-	-	-	-	
	120	0,200	0,033	-	-	-	-	
	124	0,167	0,083	-	-	-	-	
	130	0,050	0,017	-	-	-	-	
	132	-	0,033	-	-	-	-	
	134	0,067	-	-	-	-	-	
136	-	0,017	-	-	-	-		
<i>bcLK235</i>	180	0,017	-	-	-	-	-	
	184	0,083	-	-	-	-	-	
	188	0,050	0,050	-	-	-	-	
	190	-	0,067	-	-	-	-	
	192	0,050	0,017	-	-	-	-	
	194	0,083	0,100	-	-	-	-	
	196	-	0,017	-	-	-	0,650	
	198	0,333	0,200	0,733	0,600	0,517	0,050	
	200	0,083	0,200	-	0,083	-	-	
	202	0,167	0,083	-	-	-	-	
	204	0,033	0,100	-	-	-	0,283	
	206	0,050	0,067	0,133	0,217	0,383	-	
208	0,017	0,067	-	-	-	0,017		

Продолжение табл. 3							
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>UBCLXtet-1-22</i>	210	-	0,017	-	0,083	0,050	-
	212	0,033	-	0,117	0,017	0,050	-
	214	-	0,017	-	-	-	-
	216	-	-	0,017	-	-	-
	178	0,083	0,100	0,050	0,100	0,100	0,067
	180	0,017	0,050	0,250	0,117	0,050	0,083
	182	0,683	0,617	0,367	0,500	0,650	0,567
	184	0,217	0,233	0,333	0,283	0,200	0,283
	230	0,050	-	-	-	-	-
	232	-	0,033	0,017	-	-	0,117
	236	0,083	0,017	-	-	-	0,033
	238	0,383	0,400	0,183	0,333	0,283	0,200
	240	0,067	0,033	0,033	-	0,067	0,050
<i>UAKLlyб</i>	242	0,150	0,133	0,150	0,200	0,100	0,100
	244	-	-	0,133	-	0,050	-
	246	0,033	-	0,017	0,050	-	0,017
	248	0,100	0,033	0,050	0,017	-	0,183
	250	-	-	-	0,050	-	-
	252	0,133	0,350	0,417	0,350	0,500	0,300

Сравнительный анализ изученных популяций показал, что, несмотря на сходство их генетических структур, обусловленное большим числом общих аллелей, практически каждая из исследованных популяций лиственниц Гмелина и камчатской

характеризуется той или иной степенью своеобразия по числу, составу и частотам встречаемости аллелей. Так, общее число выявленных в отдельных популяциях аллелей варьирует от 29 до 59, редких – от 4 до 19, уникальных – от 0 до 10.

Наибольшее аллельное разнообразие наблюдается в обеих популяциях лиственницы Гмелина из Монголии. Из данных, представленных в таблице 3, более высокое по сравнению с другими популяциями аллельное разнообразие в этих популяциях обеспечивается в основном за счет редких аллелей. Кроме того, в этих популяциях обнаружено самое большое число уникальных аллелей. В популяциях Камчатского края наблюдается существенное снижение аллельного разнообразия. Наиболее низкое число аллелей выявлено в популяции лиственницы камчатской – «Уксичан».

Таблица 4 - Гетерогенность аллельных частот

Локусы	n	d. f.	χ^2	P*
<i>bcLK056</i>	17	136	1541,710	0,000***
<i>bcLK224</i>	5	10	205,303	0,000***
<i>bcLK066</i>	8	28	104,222	0,000***
<i>bcLK260</i>	14	91	809,669	0,000***
<i>bcLK235</i>	17	136	911,370	0,000***
<i>UBCLXtet-1-22</i>	4	6	77,086	0,000***
<i>UAKLlyб</i>	11	55	361,277	0,000***
В целом		462	4010,637	0,000***

Примечание: P - уровень значимости P<0,05; ** - P<0,01; *** - P<0,001; d. f. - число степеней свободы; n - число аллелей

Анализ изменчивости частот аллелей с помощью χ^2 -теста на гетерогенность показал, что наблюдаемая гетерогенность аллельных частот у изученных популяций лиственниц в исследован-

ных регионах является статистически достоверной, причем на очень высоком уровне значимости ($\chi^2 = 4010,637$, DF = 462, P < 0,001) (табл. 4).

Существенные различия между популяциями лиственниц Гмелина и камчатской наблюдаются также по составу и частотам генотипов. Всего в исследованных популяциях идентифицировано 166 генотипов, 119 из них являются видоспецифичными. Наибольшее число генотипов обнаружено у высокополиморфных локусов *bcLK056*, *bcLK260*, *bcLK235*, *UAKLlyб*. Число генотипов в них варьировало от 30 до 35. В остальных локусах (*bcLK224*, *bcLK066*, *UBCLXtet-1-22*) число генотипов было 8-16.

Во всех исследованных популяциях лиственницы у большинства локусов выявлены статистически достоверные отклонения от ожидаемого при случайном скрещивании распределения генотипов. В каждой популяции, кроме «Баян Уул-1» у отдельных локусов наблюдаемые частоты генотипов соответствовали ожидаемым в соответствии с законом Харди-Вайнберга, причем в разных популяциях соответствия между наблюдаемыми и ожидаемыми частотами генотипов обнаруживали разные локусы (табл. 5).

Для определения уровня генетического разнообразия в каждой из исследованных нами популяций были рассчитаны величины основных показателей генетической изменчивости. В таблице 6 приведены значения этих показателей, рассчитанных по 7 локусам, для каждой из 6 включенных в анализ популяций лиственниц.

Из представленных в таблице 6 данных заметно, что значения всех параметров, использованных нами для оценки генетического разнообразия, варьируют.

Кроме того, достаточно четко видно, что уровень генетического разнообразия лиственница Гмелина из Монголии оказался более высоким при анализе перечисленных выше показателей (табл. 6), по сравнению с камчатскими выборка-

ми. Это, по-видимому, вызвано изолированностью и специфическими природно-климатическими условиями произрастания последних. Сопоставление наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности показало, что во всех популяциях наблюдался дефицит гетерозиготных генотипов.

Наиболее высокие значения индекса фиксации Райта (F) (табл. 6), были выявлены у популяций из Монголии (F=0,459). Это объясняется малочисленностью популяций, значительной фрагментированностью, подверженностью пирогенным факторам и самоопылением, приводящим к высокой степени инбридинга.

Таблица 5 - Анализ соответствия наблюдаемых распределений генотипов ожидаемым при равновесии Харди-Вайнберга

Локусы	<i>L. gmelinii</i>			<i>L. kamschatica</i>		
	Баян Уул-1	Баян Уул-2	Таежная	Горный ключ	Уксичан	Крапивная
<i>bcLK056</i>	303,732***	182,297***	22,755*	38,478***	ns	50,864***
<i>bcLK224</i>	42,237***	14,656*	27,128***	ns	44,649***	58,071***
<i>bcLK066</i>	40,656***	ns	ns	25,136**	51,813***	45,041***
<i>bcLK260</i>	104,989***	114,879***	19,274**	54,061***	47,170***	55,036***
<i>bcLK235</i>	139,467***	167,717***	13,993*	39,054***	ns	ns
<i>UBCLXtet-1-22</i>	25,086***	25,577***	ns	36,287***	19,660**	22,812***
<i>UAKLlyб</i>	86,847***	71,820***	93,003***	28,435*	34,579***	107,615***

Примечание: n.s. – гетерогенность не существенна; * - P<0.05; ** - P<0.01; *** - P<0.001

Таблица 6 - Показатели генетической изменчивости лиственницы сибирской, рассчитанные по результатам ядерного микросателлитного анализа

Популяции	N	N _a	N _e	H _o	H _e	F
<i>Лиственница Гмелина</i>						
<i>Баян Уул-1</i>	30	8,429	4,813	0,371	0,715	0,467
<i>Баян Уул-2</i>	30	7,857	4,235	0,352	0,678	0,452
<i>В среднем для вида</i>		8,143	4,524	0,362	0,697	0,459
<i>Лиственница камчатская</i>						
<i>Таежная</i>	30	5,143	2,463	0,414	0,560	0,249
<i>Горный ключ</i>	30	4,571	2,704	0,400	0,606	0,361
<i>Уксичан</i>	30	4,143	2,025	0,352	0,483	0,320
<i>Крапивная</i>	30	4,857	2,742	0,271	0,599	0,530
<i>В среднем для вида</i>		4,679	2,484	0,360	0,562	0,365
<i>В среднем для всех изученных популяций</i>		5,833±0,446	3,164±0,289	0,360±0,024	0,607±0,023	0,396±0,038

N_a - среднее число аллелей на locus, N_e – эффективно число аллелей на locus, H_o – наблюдаемая гетерозиготность, H_e – ожидаемая гетерозиготность, F – индекс фиксации.

Выявленные значения основных показателей генетического полиморфизма свидетельствуют о достаточно высоком в среднем уровне генетического разнообразия лиственниц Гмелина и камчатской в исследованных регионах (табл. 6) и согласуются с результатами изучения других видов рода *Larix* (Khasa et al., 2006; Isoda, Watanabe, 2006; Chen et al., 2009). Сравнение показателей генетической изменчивости, полученных в выше упомянутых публикациях, с оценками в данной работе затруднительно, поскольку существенно отличаются объекты, методики проведения исследований и анализируемые наборы локусов. Кроме того, стоит отметить, что данные работы, по большей части носят лишь методический характер и не представляют результатов популяционно-генетического анализа.

Для определения степени подразделенности изученных популяций использовали коэффициенты F-статистики, предложенные С. Райтом

(Wright, 1965; Guries, Ledig, 1982). Значения коэффициентов инбридинга особи относительно популяции F_{is}, инбридинга особи относительно вида F_{it} и инбридинга популяции относительно вида F_{st}, рассчитанных для каждого из проанализированных локусов лиственниц Гмелина и камчатской, представлены в табл. 7.

Таблица 7 - Значения показателей F-статистик Райта

Локус	F _{is}	F _{it}	F _{st}
<i>bcLK056</i>	0,487	0,544	0,110
<i>bcLK224</i>	0,462	0,502	0,073
<i>bcLK066</i>	0,316	0,334	0,026
<i>bcLK260</i>	0,586	0,633	0,114
<i>bcLK235</i>	0,305	0,371	0,094
<i>UBCLXtet-1-22</i>	0,291	0,314	0,033
<i>UAKLlyб</i>	0,373	0,399	0,041
<i>В среднем</i>	0,403±0,042	0,442±0,045	0,070±0,014

Из данных, представленных в таблице 7, видно, что величина коэффициента F_{is} варьирует от 0,291 (*UBCLXtet-1-22*) до 0,586 (*bcLK260*), составляя в среднем 0,403. Положительное среднее значение F_{is} указывает на 40 %-ный недостаток гетерозиготных генотипов. Коэффициент F_{it} также имеет положительное значение и равняется в среднем 0,442, что указывает на 44 % дефицит гетерозигот у вида в исследованной части ареала в целом. Оценка показателя F_{st} , отражающего степень подразделенности популяций, показала, что 93 % выявленной в популяциях лиственниц Гмелина и камчатской генетической изменчивости реализуется внутри популяций и только 7 % ($F_{st}=0,07$) распределяется между популяциями. Полученное среднее значение F_{st} указывает на генетическую подразделенность изученных популяций лиственницы. Наибольший вклад в межпопуляционную составляющую изменчивости вно-

сят высокополиморфные локусы *bcLK056* ($F_{st}=0,110$), *bcLK260* ($F_{st}=0,114$), наименьший – локусы *bcLK066* ($F_{st}=0,026$) и *UBCLXtet-1-22* ($F_{st}=0,033$).

На основании частот аллелей выявленных ядерных микросателлитных локусов проведена количественная оценка степени генетических различий между исследованными выборками лиственниц Гмелина и камчатской. Генетическое расстояние D (Нея, 1972) между популяциями колеблется от 0,046 до 0,303, составляя в среднем 0,157 (табл. 8). Согласно тесту Мантела, генетические расстояния между исследованными популяциями, основанные на частотах ядерных микросателлитных фрагментов, слабо, но довольно четко коррелировали с географическими расстояниями между выборками ($r=0,909$, $P=0,04$). Анализ главных координат (РСА-анализ) также хорошо иллюстрирует этот вывод (рис. 1).

Таблица 8 - Генетические расстояния М. Нея между изученными популяциями лиственниц

Баян Уул-1	Баян Уул-2	Таежная	Горный ключ	Уксичан	
0,085	***				Баян Уул-2
0,303	0,233	***			Таежная
0,276	0,188	0,074	***		Горный ключ
0,244	0,151	0,058	0,062	***	Уксичан
0,276	0,192	0,083	0,046	0,083	Крапивная



Рисунок 1 - Проекция изученных выборок лиственницы на плоскости двух координат по данным РСА-анализа матрицы генетических расстояний М. Нея

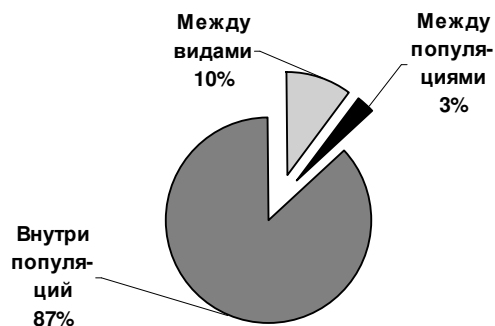


Рисунок 2 - Тест AMOVA (компьютерная программа GenAlEx V.6)

Результаты теста распределения генетической изменчивости (AMOVA) с учетом иерархических уровней (популяции, группы популяций, виды *Larix*) показали, что на межвидовую генетическую изменчивость приходится 10 %, межпопуляционную 3 %, внутривидовую 87 % (рис. 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения популяций лиственниц Гмелина и камчатской выявлено высокое генетическое разнообразие по ядерным микросателлитным локусам. Отмечены достоверные различия частот аллелей между выборками. В популяциях обоих видов наблюдается значительный недостаток гетерозигот, отражающий высокую степень инбридинга. Показатели генетического разнообразия камчатской лиственницы несколько ниже, чем лиственницы Гмелина, что, вероятно, связано с историей распространения видов и специфическими природно-климатическими условиями произрастания.

Генетические расстояния между популяциями отражают межвидовые и межпопуляционные различия и достоверно коррелируют с географическими дистанциями. Максимум генетической изменчивости приходится на внутривидовую. Межвидовая изменчивость составляет лишь 10 % от всей изменчивости.

Полученные при помощи ядерных микросателлитных маркеров данные выявляют значительный объем генетического разнообразия популяций лиственницы, ранее недоступный для исследова-

дования с помощью морфологических признаков и аллозимных маркеров.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Абаимов, А.П. Биоразнообразие лиственниц Азиатской России / А.П. Абаимов И.Ю. и др. – Новосибирск: Изд-во «ГЕО», 2010 г. – 160 с.
- Абаимов, А.П. Лиственницы Гмелина и Каяндера / А.П. Абаимов, И.Ю. Коропачинский. – Новосибирск: Наука, 1984. – 120 с.
- Бобров, Е.Г. История и систематика лиственниц / Е.Г. Бобров // Комаровские чтения. – Л.: Наука, 1972. – Т. 25. – С. 35.
- Бобров, Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР / Е.Г. Бобров. – Л.: Наука, 1978. – 189 с.
- Ларионова, А.Я. Генетическая изменчивость лиственницы сибирской в Нижнем Приангарье / А.Я. Ларионова и др. // Лесоведение. – 2003. – № 4. – С. 17-22.
- Ларионова, А.Я. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций лиственницы Гмелина в Эвенкии (Средняя Сибирь) / А.Я. Ларионова, Н.В. Яхнева, А.П. Абаимов // Генетика. – 2004. – Т. 40. – №10. – С. 1370-1377.
- Орешкова, Н.В. Аллозимный полиморфизм лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) / Н.В. Орешкова, А.Я. Ларионова // Лесные экосистемы Северо-восточной Азии и их динамика: Мат. мн. конф. – Владивосток, 2006. – С. 220-223.
- Орешкова, Н.В. Генетическое разнообразие лиственницы сибирской в Ужурской лесостепи (Красноярский край) / Н.В. Орешкова, А.Я. Ларионова // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2007. – № 3. – С. 50-55.
- Орешкова, Н.В. Аллозимный полиморфизм ферментов лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) / Н.В. Орешкова // Хвойные бореал. зоны. – 2008. – Т. XXV. – № 1-2. – С. 160-167.
- Орешкова, Н.В. Популяционно-генетические параметры лиственницы Гмелина в Восточном Забайкалье / Н.В. Орешкова // Вестник ТГУ. – 2009. – № 328. – С. 193-198.
- Орешкова, Н.В. Генетическая дифференциация лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в Средней Сибири / Н.В. Орешкова // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – XXVII. – №1-2. – С. 147-153.
- Орешкова, Н.В. Популяционная изменчивость лиственницы Каяндера в республике Саха (Якутия) / Н.В. Орешкова, А.П. Барченков // Вестник Северо-Восточного НЦ ДВО РАН. – 2009. – №1. – С. 81-87.
- Орешкова, Н.В. Генетические особенности и морфологическая изменчивость лиственницы сибирской в Алтайско-Саянской горной области / Н.В. Орешкова, А.П. Барченков // Вестник КрасГАУ. – 2010. – №10. – С. 59-64.
- Семериков, В.Л. Изучение генетической изменчивости лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) по изоферментным локусам / В.Л. Семериков, А.В. Матвеев // Генетика. – 1995. – Т.31. – № 8. – С. 1107-1113.
- Сулимова, Г.Е. ДНК-маркеры в генетических исследованиях: типы маркеров, их свойства и области применения / Г.Е. Сулимова // Успехи современной биологии. – 2004. – Т.124. – №3. – С. 260-271.
- Шурхал, А.В. Аллозимный полиморфизм лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) / А.В. Шурхал и др. // Генетика. – 1989. – Т. 25. – № 10. – С. 1899-1901.
- Шигапов, З.Х. Генетическая структура уральских популяций лиственницы Сукачева / З.Х. Шигапов и др. // Генетика. – 1998. – Т. 34. – № 1. – С. 65-74.
- Chen, C. Development and characterization of microsatellite loci in western larch (*Larix occidentalis* Nutt.) / C. Chen et al. // Molecular Ecology Resources. – 2009. – V.9. – I3. – P. 843-845.
- Devey, M.E. A genetic linkage map for *Pinus radiata* based on RFLP, RAPD, and microsatellite markers / M.E. Devey, J.C. Bell, D.N. Smith, D.B. Neale, G.F. Moran // Theor. Appl. Genet. – 1996. – V. 92. – № 6. – P. 673-679.
- Guries, R.P. Gene diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) / R.P. Guries, F.T. Ledig // Evolution. – 1982. – Vol. 36. – P. 387-402.
- Isoda, K. Isolation and characterization of microsatellite loci from *Larix kaempferi* / K. Isoda, A. Watanabe // Molecular Ecology. – 2006. – V.6. – I. 3. – P. 664-666.
- Khasa, D.P. Isolation, characterization, and inheritance of microsatellite loci in alpine larch and western larch / D.P. Khasa, C.H. Newton, M.H. Rahman, B. Jaquish, B.P. Dancik // Genome. – 2000. – №43 (3). – P. 439-448.
- Khasa, D.P. Contrasting microsatellite variation between subalpine and western larch, two closely related species with different distribution patterns / D.P. Khasa et al. // Molecular Ecology. – 2006. – V.15. – I.13. – P. 3907-3918.
- Mantel, N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach / N. Mantel // Cancer Research. – 1967. – № 27. – P. 209-220.
- Nei, M. Genetic distance between populations / M. Nei // Amer. Natur. – 1972. – Vol. 106. – P. 283-291.
- Peakall, R. GenAlEx V6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research / R. Peakall, P.E. Smouse // Molecular Ecology Notes. – 2006. – V.6. – № 1. – P. 288-295.
- Semerikov, V.L. Intra- and interspecific allozyme variability in Eurasian *Larix* Mill. species / V.L. Semerikov et al. // Heredity. – 1999. – Vol. 82. – P. 193-204.
- Wright, S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating / S. Wright // Evolution. – 1965. – Vol. 19. – P. 355-420.

Поступила в редакцию 17 января 2012 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

ЕСТЕСТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR) И КЕДРОВОГО СТЛАНИКА (*PINUS PUMILA* (PALLAS) REGEL) В ЮЖНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ

Е.А. Петрова¹, С.Н. Горошкевич¹, М.М. Белоконов², Ю.С. Белоконов², Д.В. Политов²

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634021 Томск, Академический пр., 10/3, e-mail: petrova@imces.ru

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва

Впервые получены генетические доказательства естественной гибридизации *Pinus pumila* и *Pinus sibirica* на юго-востоке перекрывания ареалов видов в южном Забайкалье. Обследованы насаждения кедр сибирского и кедрового стланика, произрастающие на высоте 1110-1662 м над ур. м. на горе Алханай (Могойтуйский хребет Хэнтей-Чикойского нагорья). В ходе маршрутных исследований в большом количестве обнаружены естественные гибриды *P. pumila* × *P. sibirica*, идентификация которых проведена по габитусу и цвету созревающих шишек. В основном гибриды встречались на границе курумов и лесных куртин, а также среди зарослей кедрового стланика. Охарактеризована изменчивость популяций видов и гибридов по 21 аллозимному локусу. Локус *Skdh-2* использовали для диагностики гибридных растений. Естественные гибриды кедр сибирского и кедрового стланика многочисленны и занимают устойчивое положение в экосистемах Южного Забайкалья.

Ключевые слова: гибридизация, *Pinus sibirica*, *Pinus pumila*, изоферменты, Алханай

Conclusive genetic evidence of natural hybridization of Siberian Dwarf Pine (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) and Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* Du Tour) at the south-eastern part of sympatric distribution zone in Southern Zabaikalie obtain for the first time. Forest stands with Siberian Stone Pine and Siberian Dwarf Pine growing at 1110-1662 m a. s. l. at Alkhanai mountain (Mogoiituiskii range, Khentei-Chikoiskoe upland) were investigated. During field trip a great number of putative hybrids *P. pumila* × *P. sibirica* were found and identified by habitus and maturing female cones color. Usually hybrids were detected at boundary of block fields and clumps of trees as well as in Siberian Dwarf Pine thicket. Genetic variation in Siberian Stone Pine and Siberian Dwarf Pine populations and in hybrid sample was determined on 21 allozyme loci. Locus *Skdh-2* were used for genetic identification of *P. pumila* × *P. sibirica* hybrids. Natural hybrids between Siberian Stone Pine and Siberian Dwarf Pine are numerous and sustainable in Southern Zabaikalie forest ecosystems.

Key words: hybridization, *Pinus sibirica*, *Pinus pumila*, isozymes, Alkhanai

ВВЕДЕНИЕ

Межвидовая гибридизация широко распространена среди высших растений (Arnold 1997, Barton & Hewitt 1985), в частности в роде *Pinus* (Critchfield, 1986). Естественная гибридизация кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel), евроазиатских видов сосен подсемейства *Strobilus*, контрастных по экологии и габитусу, изучается с конца прошлого века. В природе естественные гибриды легко распознать по сочетанию таких признаков, как фиолетовый цвет созревающих шишек (характерно для кедр сибирского) и наличие нескольких невертикальных стволов (габитус, промежуточный относительно родительских видов) (Горошкевич, 1999). В самом начале исследований аллозимной изменчивости в зоне симпатрии кедрового стланика и кедр сибирского был выявлен локус, полностью дифференцирующий родительские виды (Pолитов et al., 1999); этот локус (*Skdh-2*) в дальнейшем был использован нами для генетической диагностики гибридов кедр сибирского и кедрового стланика.

Позднее были проведены комплексные исследования гибридизации кедрового стланика и кедр сибирского

на севере области перекрывания их ареалов в Прибайкалье и северном Забайкалье, охарактеризована встречаемость гибридных растений, разнообразие их морфоструктуры и семенная продуктивность (Goroshkevich, 2004, Goroshkevich et al., 2008). Проанализирована генетическая структура и система скрещивания популяций родительских видов и гибридных растений на севере и северо-востоке побережья оз. Байкал, охарактеризована их изменчивость по изоферментным локусам, показаны начальные этапы интродукции на уровне образования бэк-кроссных зародышей в семенах обоих видов (Петрова и др., 2007, Petrova et al., 2008).

Цель настоящей работы – экологическое и генетическое исследование симпатрических популяций кедр сибирского и кедрового стланика в южном Забайкалье, в том числе, на предмет наличия и встречаемости естественных гибридов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследований были популяции кедр сибирского, кедрового стланика и их естественные гибриды на горе Алханай (Агинский Бурятский АО, 50°52' с. ш., 113°22' в. д.). Алханайский горный массив является частью Могойтуйского хребта, относящегося к Хэнтей-Чикойскому нагорью и обрамляющего западную периферию Агинской степи. Эта территория расположена на стыке двух подобластей Евразийской хвойно-

Работа выполнена на средства СО РАН (проект № VI.44.2.6. и Интеграционного проекта № 140 «Структура и климатически обусловленная динамика разнообразия кедровых сосен России») и при поддержке РФФИ (грант 10-04-01497)

лесной области: Восточно-Сибирской светлохвойных лесов и Евро-Сибирской темнохвойных лесов, а также Центральноазиатской подобласти Евразийской степной области (Пешкова, 1985). Кедровые леса на горе Алханай относятся к горному южно-таежному лесорастительному округу южной горно-таежной зоны произрастания кедра сибирского; они представляют собой крайнюю юго-восточную точку распространения вида и изолированы от основной части ареала (Бобринев и др., 2004). Граница ареала кедрового стланика проходит в Южном Забайкалье значительно восточнее, чем граница кедра сибирского: по Нерчинскому хребту (Харьuzова, 1936). Таким образом, изученная нами территория представляет собой крайнюю юго-восточную точку симпатрии кедра сибирского и кедрового стланика.

Национальный парк «Алханай» расположен в условиях резко континентального климата со среднегодовыми температурами воздуха от $-1,2$ до $-1,8^{\circ}\text{C}$. В пределах территории национального парка «Алханай» выделяют четыре растительно-высотных пояса: подгольцовый (выше 1500 м над ур. моря), верхний лесной (1400-1500 м над ур. моря), нижний лесной (1000-1400 м над ур. моря), лесостепной (850-950 м над ур. моря) (Биологическое разнообразие ..., 2009).

Растительный материал (побеги) для генетического анализа был собран на высотах 1110-1662 м над ур. м. с 26 деревьев *P. sibirica*, 26 деревьев *P. pumila* и 24 деревьев, по комплексу фенотипических признаков отнесенных к естественным гибридам. Последние выделяли по сочетанию двух признаков – габитусу (несколько изогнутых от основания стволов) и цвету созревающих женских шишек (фиолетовый, как у кедра сибирского).

Горизонтальный электрофорез вегетативных тканей (почек) проводили в крахмальном геле. Гистохимическое окрашивание срезов для выявления зон активности ферментов проводили по стандартным методикам (Manchenko, 1994).

В анализ были включены локусы, кодирующие 15 ферментов: алкогольдегидрогеназу (ADH, 1.1.1.1), формилдегидрогеназу (FDH, 1.2.1.2), флуоресцентную эстеразу (FE, 3.1.1.1), глутаматдегидрогеназу (GDH, 1.4.1.2-4), глутаматоксалоацетаттрансаминазу (GOT, 2.6.1.1), изоцетратдегидрогеназу (IDH, 1.1.1.42), лейцинаминопептидазу (LAP, 3.4.11.1), малатдегидрогеназу (MDH, 1.1.1.37), менадионредуктазу (MNR, 1.6.99.2), фосфоенолпируват карбоксилазу (PEPCK, 4.1.1.31), фосфоглюкоизомеразу (PGI, 5.3.1.9), 6-фосфоглюконатдегидрогеназу (PGD, 1.1.1.44), фосфоглюкомутазу (PGM, 5.4.2.2), шикиматдегидрогеназу (SKDH, 1.1.1.25) и супероксиддисмутазу (SOD, 1.15.1.1).

Статистическая обработка данных о многолокусных генотипах проведена в пакете GenAlex V5 (Peakall, Smouse, 2001). Определены стандартные параметры генетической изменчивости видов и гибридов: среднее число аллелей на локус, доля поли-

морфных локусов, средняя наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготности, коэффициент инбридинга (F-критерий). Проведен многомерный анализ многолокусных генотипов методом главных координат (ГК).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Маршрутные исследования проведены на южном склоне г. Алханай, вдоль экологической тропы протяженностью около 7 км. Маршрут начинался на высоте 1100 м. над ур.м. в долине крупного горного ручья Аршан, в нижнем лесном поясе (поясе восточно-сибирских лиственных лесов). На этой высоте в первом ярусе древостоя преобладали осина, береза плосколистная и лиственница Гмелина. Кедр сибирский встречался единично, в основном это был подрост до 1-1,5 м высотой. В подлеске – черная смородина, шиповник даурский, рябинник. Травянистый покров – грушанка копытенелистная, земляника восточная, хвощ, папоротник и т.д.

В верхней части нижнего лесного пояса на высоте 1340 м над ур. м. отмечена смена преобладающей породы, состав насаждения 7ЛЗБ+К. Кедр, в основном, находился во втором ярусе древостоя. На высоте 1390 м над ур. м. были найдены первые стерильные экземпляры кедрового стланика, а кедр, хоть и в меньшинстве, входил в основной состав насаждения (8Л2К+Б). Он встречается в различных возрастных состояниях, от семян до взрослых деревьев. Данное насаждение имеет черты группы типов леса «кедровник брусничный» (здесь и далее типология кедровых лесов Восточного Забайкалья приведена по: Бобринев и др., 2004). На этой высоте встречен первый естественный гибрид кедра сибирского и кедрового стланика – крупное, около 4 м высотой, многоствольное растение, со следами обильного мужского цветения и значительного количества созревших женских шишек.

В нижней части верхнего лесного пояса на высотах более 1400 м кедр сибирский преобладает в составе (7КЗЛ+Б). Эти, самые продуктивные в данной местности, насаждения могут быть отнесены к группе типов леса «кедровник разнотравный», класс бонитета III-IV. В подлеске – довольно мощный, но почти стерильный стланик, его «чаши» достигали 3 м в диаметре и 2 м высоты.

Выше (1520 м. над ур. м.) участие кедра в составе древостоя увеличивалось. Он был разновозрастным, высотой до 13 м. Численность кедрового стланика также возрастала, на каменистых прогалинах появлялись фертильные особи. Соотношение кедра и стланика примерно 1:1. На высоте 1540 м. над ур. м. количество плодоносящих особей кедрового стланика резко увеличивалось, т.к. снижалась сомкнутость верхнего полога. Фертильными были также и не редкие здесь гибриды, которые занимали в вертикальной структуре сообщества промежуточное положение между де-

ревьями первого яруса (кедр, лиственница) и стлаником.

На высоте 1570 м. над ур. м. тропа выходила на плато, где большую часть площади занимали мощные заросли обильно плодоносящего стланика. Зрелые плодоносящие деревья кедр и лиственницы полого не образовывали. Они имели крону флаговой формы, ориентированную по преобладающему ветру. Нередко встречались молодые деревья кедр и подрост (1,5-3 м). Здесь отмечена максимальная концентрация гибридов на единицу площади («плато гибридов»). Большинство гибридов были более или менее однотипны по габитусу: 3-7 стволов, 2,5-3 м высотой, крона ориентирована по преобладающему ветру. Часто они росли из одного «гнезда» с кедровым стлаником – вероятно, следствие прорастания семян из одного «запаса» кедровки. Это же свидетельствует в пользу предположения о том, что материнским растением гибридов, по крайней мере, в местах, где стланик численно преобладает над кедром сибирским, является кедровый стланик (Watano et al., 2006, Petrova et al., 2010). Среди гибридов были как сравнительно молодые, обильно плодоносящие, так и старые, с усыхающей кроной и малым количеством шишек. Гибриды наравне с кедром сибирским занимали устойчивое положение в субальпийских экосистемах.

На высотах более 1585 м над ур. м. кедровый стланик плодоносил обильно. В первом ярусе преобладали кедр и лиственница (5К5Л). Древостой разреженный, низкопродуктивный, V-Va класс бонитета, группа типов леса - кедровник предгорный. Это самая высокая точка, где обнаружены гибриды кедр и стланика. Гибриды обнаружены на границе леса. Они были достаточно молодыми, высотой чуть более 2 м. Можно предположить, что особенность структуры почвенно-растительного покрова гор Южного Забайкалья – чередование покрытых лесом куртин и курумников – россыпей достаточно крупных камней, создает благоприятные условия для гибридов, которые более приспособлены к произрастанию на открытых пространствах, где нет конкуренции за солнечный свет с деревьями первой величины.

На отрезке 1590–1662 м над ур. м. участки обильно плодоносящего, низкого (до 1 м) стланика чередуются с каменистыми прогалинами, где единично встречаются кедр и лиственница - депрессивные, с кроной флаговой формы, а также многочисленный сухостой. На вершине горы произрастал кедровый стланик. Фертильного кедр, как и гибридов, здесь не было. Типичный гольцовый пояс не выражен из-за небольшой высоты г. Алханай.

Индивидуальные генотипы кедр сибирского, кедрового стланика и естественных гибридов были определены по 21 аллозимному локусу. Локус *Mdh-1* был мономорфен в выборках деревьев обоих видов и гибридов. У кедр сибирского лишь 7 из исследованных локусов были полиморфны (*Adh-1*,

Fe-2, *Lap-3*, *Mnr-1*, *Pgi-2*, *Pgm-1* и *Skdh-1*). В выборке кедрового стланика не обнаружено полиморфизма по локусам *Idh-1*, *Got-1* и *6-Pgd-3*, а по локусам *Adh-1*, *Fdh* и *Sod-2* частота одного из аллелей была более 0,95. По большинству локусов, полиморфных в выборках кедр сибирского и кедрового стланика генетическая структура выборки гибридов характеризовалась комбинацией аллелей, типичных для родительских видов. Все гибриды были гетерозиготны по локусу *Skdh-2*, сочетая в генотипе аллель, специфичный для кедр сибирского и один из аллелей кедрового стланика, и, следовательно, с большой вероятностью представляли собой гибриды первого поколения.

Сравнительный анализ параметров генетической изменчивости кедр сибирского и кедрового стланика показал, что у кедрового стланика доля полиморфных локусов, средние значения ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности более чем в два раза превышают аналогичные показатели у кедр сибирского (табл.). Поскольку в генотипах естественных гибридов сочетаются аллели, абсолютно либо на уровне частоты специфичные для родительских видов, генетическая изменчивость гибридных растений максимальна, а F-критерий, характеризующий избыток/недостаток гетерозигот в популяции – отрицателен.

Таблица - Генетическая изменчивость кедр сибирского, кедрового стланика и естественных гибридов, произрастающих на горе Алханай

Параметр генетической изменчивости	<i>P.pumila</i>	Гибриды	<i>P.sibirica</i>
Объем выборки	26	24	26
Доля полиморфных локусов, %	81	81	33
Среднее число аллелей на локус	1,90	2,14	1,48
Средняя наблюдаемая гетерозиготность	0,215	0,387	0,106
Средняя ожидаемая гетерозиготность	0,233	0,274	0,109
F-критерий	0,052	-0,301	0,028

С помощью метода главных координат проведен многомерный анализ многолокусных генотипов кедр сибирского, кедрового стланика и естественных гибридов (рис. 1). Первая главная координата объясняет 49 %, вторая – около 7 % общей изменчивости. Дисперсия генотипов кедрового стланика выше по сравнению с генотипами гибридов и, особенно, с генотипами кедр сибирского. Это согласуется с приведенными выше результатами количественного анализа генетической изменчивости. На рисунке почти все гибриды занимают строго промежуточное положение относительно родительских видов. Лишь одно из гибридных растений располагается очень близко к облаку генотипов деревьев кедр. По диагностическому локусу *Skdh-2* данный гибрид гетерозиготен, как и все остальные. Вероятно, подобную картину дает преобладание в его генотипе аллелей, характерных для кедр сибирского. Скорее всего,

данный гибрид является результатом возвратного скрещивания с кедром сибирским.

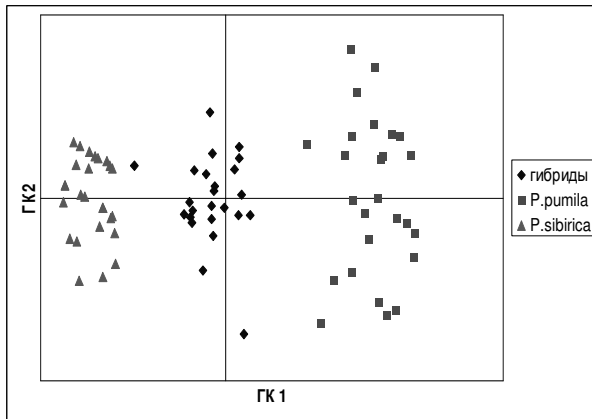


Рисунок 1 - Распределение многолокусных генотипов кедр сибирского, кедрового стланика и естественных гибридов, произрастающих на горе Алханай, в плоскости первых двух главных координат (ГК)

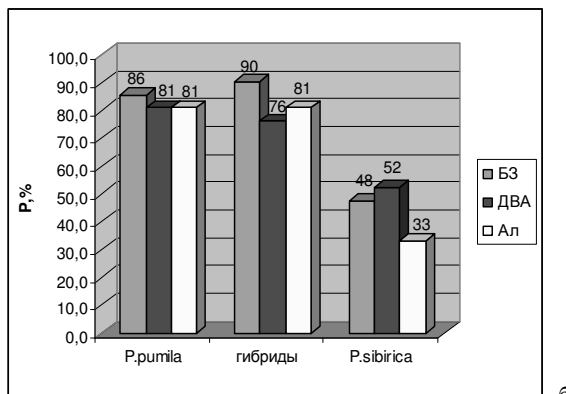
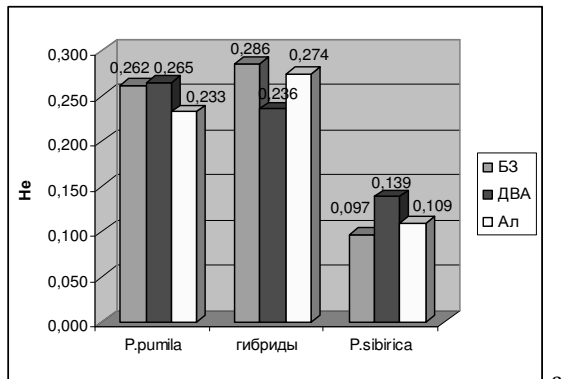


Рисунок 2 - Средняя ожидаемая гетерозиготность **He** (а) и доля полиморфных локусов **P** (б) популяций кедр сибирского, кедрового стланика и их естественных гибридов в Прибайкалье и Южном Забайкалье: ДВА - дельта Верхней Ангары, БЗ - Баргузинский заповедник, Ал - гора Алханай

Ранее нами сообщались результаты анализа генетической структуры по 29 аллозимным локусам популяций кедр сибирского, кедрового стланика и естественных гибридов из двух районов Прибайкалья – дельты Верхней Ангары (ДВА) и территории Баргузинского заповедника (БЗ) (Петрова и др., 2007). Для объективного сравнения результатов

анализа генетической изменчивости популяций и гибридов, произрастающих на горе Алханай и этих данных (Петрова и др., 2007), мы произвели расчет некоторых показателей изменчивости видов и гибридов из Прибайкалья по набору аллозимных локусов, аналогичному набору локусов, использованному в данном исследовании.

Оказалось, что доля полиморфных локусов в популяциях кедр сибирского из ДВА и БЗ была на 57 % и 45 %, соответственно, выше по сравнению с алханайской популяцией (рис. 2). Генетическое разнообразие (средняя ожидаемая гетерозиготность) выборки кедр с Алханая была ниже, чем в ДВА, но несколько выше по сравнению с БЗ.

У кедрового стланика доля полиморфных локусов была примерно одинаковой во всех трех районах. Генетическое разнообразие прибайкальских выборок имело несколько более высокие значения по сравнению с исследованной популяцией с юго-запада ареала.

Таким образом, в целом кедр сибирский и кедровый стланик, произрастающие на горе Алханай, менее генетически изменчивы по сравнению с прибайкальскими популяциями. Вероятно, это связано с краевым положением и относительной изолированностью алханайского массива от основной части ареалов. Гибридные растения, обнаруженные на Алханаяе, по приведенным показателям изменчивости занимают среднее положение между гибридами из дельты Верхней Ангары и Баргузинского заповедника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биологическое разнообразие национального парка «Алханай» уникально для Южного Забайкалья благодаря сочетанию видов характерных для горно-таежной, лесостепной и степной зон (Галанин и др., 2008). Здесь же находится самая юго-восточная точка области перекрытия ареалов кедр сибирского и кедрового стланика, типичных представителей сибирской и дальневосточной флоры, соответственно. Описанная в настоящей работе естественная гибридизация этих двух видов вносит оригинальный вклад в разнообразие древесных растений Даурии.

Естественные гибриды кедр сибирского и кедрового стланика обнаружены в диапазоне высот от 1340 до 1585 м. над ур. м., т. е. периодически на всем протяжении зоны симпатрии родительских видов. В нижней части этой зоны под пологом кедр сибирского и лиственницы Гмелина гибриды встречались редко и характеризовались ажурной, не плотной кроной, достаточно тонкими стволами и удлиненными годичными приростами, небольшим количеством женских шишек, что, вероятно, связано с конкуренцией этих растений за свет с деревьями первой величины. В верхней части высотного профиля гибриды встречались значительно чаще. Они были более приземистыми, с мощными стволами и обильным плодоношением. Максимальная

концентрация гибридов отмечалась на границе кустарников и леса, а также среди зарослей кедрового стланика в подгольцовом поясе, т.е. на относительно открытых пространствах, где они успешно конкурировали с кедром сибирским, практически занимая его место в экосистеме.

По сравнению с ранее обследованными районами Прибайкалья и северного Забайкалья (Goroshkevich et al., 2008), гибридизация кедр сибирского и кедрового стланика в Южном Забайкалье носит более массовый характер, и при совместном произрастании видов происходит повсеместно. Ранее аналогичная достаточно высокая частота встречаемости гибридных растений была отмечена в окрестностях другой вершины Хэнтэй-Чикойского нагорья - горы Сохондо (Горошкевич и др., 2009). Генетический анализ этих растений не проводился. Однако, основываясь на многолетнем опыте идентификации гибридов в полевых условиях, можно утверждать, что абсолютное большинство растений с промежуточным относительно родительских видов габитусом и фиолетовым цветом созревающих женских шишек, без сомнения, являются гибридами. Более высокий гибридизационный потенциал изучаемой пары видов в южной части зоны симпатрии, по сравнению с северной, предположительно связан с особенностями генеративной фенологии (вероятной близостью сроков цветения) кедр сибирского и кедрового стланика.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Биологическое разнообразие национального парка "Алханай": результаты современных исследований // Тр. Нац-го парка "Алханай", вып.1 / Отв. ред. М.Ц. Итигилова. - Чита: Экспресс Издательство, 2009. - 228 с.
- Бобринев, В.П. Кедровые леса Восточного Забайкалья / В.П. Бобринев [и др.]. - Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. - 264 с.
- Галанин, А.В. Даурия и ее ботанико-географическое районирование / А.В. Галанин [и др.]. // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века / Мат-лы всеросс. конф. Часть 5: Геоботаника.- Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. - С. 56-59.
- Горошкевич, С.Н. О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* в Прибайкалье / С.Н. Горошкевич // Ботанический журнал.- 1999. - Т. 84. - № 9. - С. 48-57.
- Новосельцева, И.Ф. Леса Читинской области / И.Ф. Новосельцева // Леса СССР.- М.: Наука, 1969. - Т.45. - С. 438-468.
- Петрова, Е.А. Семенная продуктивность и генетическая структура популяций в зоне естественной гибридизации кедр сибирского и кедрового стланика / Е.А. Петрова [и др.] // Хвойные бореальной зоны. - 2007. - Т. 24.- № 2-3. - С. 329-335.
- Пешкова, Г.А. Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье) / Г.А. Пешкова.- Новосибирск: Наука, 1985. - 145 с.
- Политов, Д.В. Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. *Pinaceae*) северной Евразии / Д.В. Политов.- Автореф. дисс.... д-ра биол. наук.- Москва, 2007. - 47 с.
- Харюзова, Е.Д. Кедровая сосна / Е.Д. Харюзова // Культурная флора СССР. Орехоплодные.- Т. 17.- М.- Л.: Гос. Изд-во совхозной и колхозной лит-ры, 1936.- С. 1-38.
- Arnold, M.L. Natural Hybridization and Evolution / M.L. Arnold. - New York: Oxford University Press, 1997.
- Barton, N.H. Analysis of hybrid zones. / N.H. Barton, G.M. Hewitt // Ann. Rev. Ecol. Syst. - 1985. - Vol. 16. - P. 113-148.
- Goroshkevich, S. N. Natural hybridization between Russian stone pine (*Pinus sibirica*) and Japanese stone pine (*Pinus pumila*) / S.N. Goroshkevich // Breeding and genetic resources of five-needle pines: growth, adaptability, and pest resistance. IUFRO Working Party 2.02.15. Proceedings RMRS-P-32. Medford: Fort Collins, U.S. Forest Service et al., 2004.- P. 169-171.
- Goroshkevich, S.N. Ecological and morphological studies of hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* S.N. Goroshkevich [et al.]. // Annals of Forest Research.- 2008.- Vol. 51.- P. 43-52.
- Manchenko, G. P. Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels / G. P. Manchenko. - CRC Press, 1994. - 574 p.
- Petrova, E.A. Population genetic structure and mating system in the hybrid zone between *Pinus sibirica* Du Tour and *P. pumila* (Pall.) Regel at the eastern Baikal lake shore / E.A. Petrova [et al.] // Annals of Forest Research. - 2008. - Vol. 51. - P. 19-30.
- Petrova, E.A. Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* Du Tour) and Siberian Dwarf Pine (*Pinus pumila* Pallas Regel) natural hybridisation: allozyme diversity and mitochondrial DNA polymorphism / E.A. Petrova [et al.] // Abstr. of Intern. Conf. on Plant Genetics, Genomics, and Biotechnology.- Novosibirsk, 2010.- P.73.
- Peakall, R. GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research. / R. Peakall, P.E. Smouse // Canberra: Austr. Nat. Univ., 2001.- <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx>.
- Polotov, D. V. Genetic evidence of natural hybridization between Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, and dwarf Siberian pine, *P. pumila* (Pall.) Regel / D. V. Polotov [et al.] // Forest Genetics. - 1999. - Vol. 6.- № 1. - P. 41-48.
- Watano, Y. Unidirectional hybridization between *Pinus pumila* and *P. sibirica* in Lake Baikal region / Y. Watano [et al.] // J. Plant Res. - 2006. - Vol. 119.- № Supplement. - P. 55.

Поступила в редакцию 13 февраля 2012 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

УДК 575.224:582.475:630.233

КАЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ФОРМОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЛЕСОБОЛОТНЫХ КОМПЛЕКСАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.В. Пименов, Т.С. Седельникова

Учреждение Российской академии наук Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения РАН
660036 Красноярск, Академгородок 50/28; e-mail: pimenov@ksc.krasn.ru

В западносибирских болотных и суходольных популяциях сосны обыкновенной выявлено формовое разнообразие по особенностям генеративной сферы – окраске микростробилов и семян. Получены экспериментальные доказательства существенных различий между внутривидовыми формами сосны по качественным характеристикам семенного потомства. Индивидуальные особенности морфотипов рассматриваются как проявления экологических стратегий, обеспечивающих устойчивую репродукцию вида в контрастных условиях произрастания.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, внутривидовое биоразнообразие, качество семян

In Scots pine populations of Western Siberia bogs and dry valleys the intraspecific biodiversity by the features of generative sphere – coloration of male cones and seeds - has been revealed. Experimental date of the considerable distinctions between Scots pine intraspecific forms by seed germination qualities has been received. Individual features of morphotypes can be regards as evidence of ecological strategies which ensure the stable species reproduction in contrast growing conditions.

Key words: Scots pine, intraspecific biodiversity, seed germination quality

ВВЕДЕНИЕ

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является экологически эвривалентным видом, играющим в лесоболотных комплексах Западносибирской равнины основную структурообразующую и продукционную роль. Высокие уровни экотопического разнообразия и абиотической экстремальности болотных массивов определяют широкий спектр генетической изменчивости сосны обыкновенной, проявляющейся в виде большого числа интразональных форм и экотипов. Болотные массивы Западной Сибири могут рассматриваться не только в качестве действующих «очагов» формообразования, но также и полигонов по сохранению внутривидового разнообразия вследствие экологической стабильности данных экосистем, характеризующихся высокими уровнями эдафической буферности и ценотической сложенности. В настоящем сообщении представлены материалы сравнительного анализа качественных характеристик семенного потомства деревьев сосны обыкновенной различной формовой принадлежности, произрастающих на болотах и на суходолах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В данной работе использованы материалы многолетних исследований формового разнообразия в популяциях сосны обыкновенной на территории Бакчарского и Тимирязевского лесхозов Томской области в болотных древостоях олиго- и евтрофно-

го типов водно-минерального питания, а также в их монопордных аналогах суходольного ряда. Группа олиготрофных болот включает в себя неосушенные сосняки Va-Vб классов бонитета кустарничково-сфагнового типа, сформированные пушицевыми, осоковыми, черничными, брусничными и лишайниковыми ассоциациями. Евтрофные болота характеризуются формациями осушенных (1961-71 гг.) сосняков III-IV классов бонитета крапивного, крапивно-кипрейного, мелко травяно-зеленомошного типов. На суходолах формации сосняков III класса бонитета представлены лишайниковым и зеленомошным типами, включающими брусничные, черничные и разнотравные ассоциации.

Для лабораторных опытов и полевого эксперимента использовался семенной материал из указанных насаждений сосны обыкновенной, представляющий формовое разнообразие вида на популяционном и индивидуальном уровнях оценки. В каждой из популяций, в зависимости от ее структурной организации, было взято по одной шишке со 120-500 деревьев. Число семян в различных вариантах варьировало от нескольких десятков до нескольких тысяч, в зависимости от урожайности и частоты встречаемости той или иной формы окраски семян. На уровне популяционных выборок каждый из вариантов опыта был выполнен в трех повторностях, а на уровне модельных деревьев – в четырех или пяти.

Опыт по определению грунтовой всхожести собранных семян сосны обыкновенной проводили на территории Тимирязевского лесхоза Томской области. Участок был оборудован на суходоле на вырубке молодого березово-соснового древостоя вейниково-разнотравного, возникшего на месте лесопромышленных разработок сосняков бруснично-зеленомошных в период 1945-1955 гг. Посев семян проводили в строки на глубину до 1,5 см, мульчированные торфяной крошкой. В рамках экспери-

Работа выполнена при финансовой поддержке МНТЦ (проект № 4079) и программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект СО РАН № 27.2)

мента определялись следующие показатели: грунтовая всхожесть семян, высота сеянцев, характер и степень их зоогенной поврежденности, текущая и итоговая сохранность по состоянию на первую декаду октября. Энергия прорастания семян оценивалась по показателю всхожести на 30-й день опыта. Высота сеянцев замерялась от поверхности почвы до верхушечной почки или конца поврежденного стволика. Наблюдения проводили в течение 3-х лет с июня по октябрь.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В болотных и суходольных популяциях сосны обыкновенной установлено формовое разнообразие по окраске мужских и женских генеративных структур. По окраске микростробиллов выявлены желтопыльниковая (f. *sulfuranthera* Kozubow) и краснопыльниковая (f. *erythranthera* Sanio) формы, по окраске семенной кожуры – светлосемянная (f. *leucosperma* Kurdiani), темноссемянная (f. *melanosperma* Kurdiani) и пестросемянная (f. *baliosperma* Kurdiani) вариации. Процент участия различных форм сосны в насаждениях болот и суходолов неодинаков. Например, болотные популяции сосны характеризуются высокой встречаемостью деревьев краснопыльниковой формы (до 50 %), по сравнению с суходольными насаждениями, где доля таких особей не превышает 10 %. Наибольшее количество деревьев со светлоокрашенными семенами (до 50 %) наблюдается на олиготрофных болотах, отличаясь от числа таких деревьев на евтрофных болотах и суходолах, где оно составляет 30 %. Вероятно, индивидуальные особенности форм могут рассматриваться как проявления различных экологических стратегий, обеспечивающих устойчивую репродукцию вида как в болотных, так и в суходольных условиях произрастания (Седельникова и др., 2007).

С краснопыльниковой формой сосны связываются некоторые селекционные и лесоводственные признаки – состав и свойства пигментов, особенности прорастания пыльцевых зерен, строение апофизов шишек, своеобразная форма кроны и густота охвоения побегов, более низкая масса семян (Некрасова, 1960; Козубов, 1962; Правдин, 1964; Мамаев, 1965; Черепнин, 1980; Гришина, 1985; Кузьмина, 1990). Показано, что краснопыльниковая форма сосны слабоустойчива к условиям промышленного загрязнения (Бабушкина и др., 1997). К биологическим особенностям краснопыльниковой формы сосны относится значительное количество антоциана в ее микростробилах, в то время как в желтых микростробилах содержатся хлорофилл и каротиноиды (Козубов, 1962). Предполагается, что антоцианы имеют большое адаптивное значение, появляясь в тканях растений в условиях засухи и при заморозках. Т.П. Некрасова (1960) выявила, что оптимальная температура прорастания «краснопыльниковой» пыльцы ниже, чем пыльцы из желтых микростробиллов. Согласно экспериментальным данным, красноокрашенные микростробилы сосны

поглощают большее количество зеленых лучей солнечного спектра и нагреваются на 1-2°C сильнее, чем микростробилы желтой окраски (Козубов, 1962).

Многие исследователи пытались установить взаимосвязь между окраской семенной кожуры и другими биологическими особенностями деревьев. Получены данные, что темноокрашенные семена имеют большую массу и повышенную всхожесть, для них отмечены более глубокий физиологический покой и повышенная устойчивость к инфекциям, а сеянцы из таких семян отличаются лучшим ростом и устойчивостью (Кобранов, 1914; Некрасова, 1960; Горшков, 1966). Анализ потомства цветосеменных форм сосны показал, что сеянцы, выращенные из светлых семян, характеризуются низкими показателями сохранности и устойчивости (Новикова, 2007). В некоторых работах, напротив, подчеркивается преимущество сеянцев из светлых семян (Коновалов, Пугач, 1978). По результатам рентгенографического анализа, до 80 % светлых семян имеют недоразвитый зародыш (Кузьмина, 1990). Однако другие авторы не обнаружили различий между цветосеменными формами сосны по размерам шишек, форме апофизов, а также по весу семян, их всхожести, энергии прорастания и росту сеянцев (Козубов, 1962; Мишуков, 1974; Мамаев, 1972). Представляют интерес данные изоферментного анализа, свидетельствующие о том, что у форм сосны со светлой и темной окраской семян наблюдается различный уровень гетерозиготности, обусловливающий закономерности их роста и связанный с неодинаковой адаптивной и конкурентной способностью в контрастных экологических условиях (Голиков, 2011).

I. На первом уровне экспериментальной оценки нами были проведены лабораторные опыты по проращиванию семян внутривидовых форм сосны обыкновенной, наиболее часто встречающихся в болотных и суходольных популяциях вида. Их результаты представлены в табл. 1.

При анализе качества семян в первой из сравниваемых формовых групп – «цветопыльниковой» – установлено, что как на суходолах, так и на олиготрофных болотах достоверно более высокими значениями энергии прорастания и всхожести семян характеризуется желтопыльниковая форма сосны. При этом наиболее велики различия между формами в оптимальных для вида условиях суходола. Вместе с тем, обращает на себя внимание тот факт, что если у желтопыльниковой формы абсолютные значения энергии прорастания и всхожести семян на олиготрофных болотах примерно в 2 раза ниже по сравнению с суходолами, то у краснопыльниковой формы, наоборот, на олиготрофных болотах показатели качества семян заметно выше по сравнению с суходолами, хотя и уступают по сравнению с желтопыльниковой форме.

Принимая во внимание полученные экспериментальные данные, а также результаты экспедиционных исследований, свидетельствующие о ежегодно более высокой урожайности желтопыльнико-

вых деревьев по сравнению с краснопыльничковыми в одних и тех же экотопах, можно сделать определенные биологические обобщения. В частности, полагаем, что выявленная дифференциация в качестве семян между красно- и желтопыльничковой формами сосны обыкновенной позволяет рассматривать последнюю в качестве доминантного генотипа оптимальных условий произрастания, имеющего выраженное уклонение в женскую сферу сек-

суализации и обеспечивающего таким образом семенную репродукцию вида.

Краснопыльничковая форма представляет собой, скорее всего, сопутствующий генотип пессимальных условий, имеющий уклонение в мужскую генеративную сферу и обеспечивающий стабильную репродукцию пыльцы в условиях более холодного и короткого вегетационного периода гидроморфных экотопов.

Таблица 1 - Результаты лабораторных анализов качества семян внутривидовых форм сосны обыкновенной

Формовая выборка семян	Показатели качества семян	
	энергия прорастания, %	лабораторная всхожесть, %
	Суходолы	
Желтопыльничковая	52,0±2,76	62,2±2,26
Краснопыльничковая	12,5±0,78	23,8±1,86
	Олиготрофные болота	
Желтопыльничковая	27,9±2,76	34,4±1,57
Краснопыльничковая	20,2±1,15	28,9±3,30
Светлосемянная	27,0±14,3	65,7±10,9
Темносемянная	31,0±5,77	76,7±1,45
Пестросемянная	42,0±10,8	74,3±9,3
	Осушенные евтрофные болота	
Светлосемянная	55,0±24,0	69,3±19,72
Темносемянная	42,7±3,93	71,7±5,84
Пестросемянная	39,3±6,12	61,7±8,1

Во второй группе форм – «цветосеменной», представленной насаждениями олиготрофных и осушенных евтрофных болот, различия между формами оказались менее выраженными. В качестве тенденций можно выделить лишь следующие. Во-первых, в целом более высокой энергией прорастания характеризуются семена сосны, собранные на осушенных евтрофных болотах, итоговая же всхожесть оказалась несколько выше у семян с олиготрофных болот. Это может свидетельствовать о большей глубине покоя семян, продуцируемых в более экстремальных условиях произрастания. Во-вторых, в обоих анализируемых типах болотных экотопов наиболее высокой лабораторной всхожестью обладают темноокрашенные семена, их отличает также менее выраженная внутривидовая изменчивость качественных показателей по сравнению со светло- и пестроокрашенными. Это подтверждает вышеобозначенную точку зрения ряда авторов на темноокрашенные семена сосны обыкновенной как наиболее полноценные и экологически резистентные.

II. На втором уровне экспериментальной оценки были проанализированы результаты полевого опыта по определению грунтовой всхожести семян и анализу ювенильного этапа развития сеянцев только для «цветосеменных» форм сосны обыкновенной. Эксперимент показал, что по окраске хвои сеянцы первого года роста разделились на 2 цветовые категории: 1) зеленой и темно-зеленой и 2) фиолетовой или фиолетово-зеленой (главным образом у сеянцев темных семян). Сеянцы первого года развития подвергались повреждениям птицами (рябчики, глухари, сойки), мышевидными грызунами, зайцами и насекомыми. У некоторых растений было полностью уничтожено до 10-12 мм стволика. Однако чаще повреждалась лишь верхушечная

почка, и рост сеянцев в большинстве случаев восстанавливался за счет пазушных почек.

Анализ среднеэкотопических значений показателей качества семян различной окраски (табл. 2) показал, что в пределах каждой из трех форм окраски семян показатели их посевных качеств и состояния сеянцев у сосны с осушенных евтрофных болот выглядят предпочтительнее. Наиболее значительные различия зафиксированы по высоте и сохранности однолетних сеянцев светлых семян и сохранности трехлетних сеянцев темных семян. По всем трем вариантам окраски семян наиболее высокий уровень изменчивости большинства оцениваемых показателей характерен для суходольного экотипа. При рассмотрении посевных качеств семян различной окраски на формовом уровне также можно выделить ряд особенностей, касающихся, прежде всего светлосемянной формы. Отличаясь минимальной энергией прорастания, светлые семена, вместе с тем, по итоговой всхожести не уступают, а в суходольной выборке даже превосходят семена темной и пестрой окраски. Для сеянцев светлосемянной формы свойственна более высокая сохранность, как на первом, так и на третьем годах развития. Вместе с тем, они уступают по высоте на первом году развития сеянцам пестро- и темносемянной форм, а также более подвержены зоогенной повреждаемости. При сравнении формовой специфики достоверный уровень различий наблюдается лишь по зоогенной поврежденности сеянцев семян суходольного происхождения: минимальное ее значение у темносемянной формы достоверно отличалось от пестро- и светлосемянной форм.

Анализ посевных качеств семян модельных деревьев с осушенного евтрофного болота, проведенный с целью селекционной оценки «плюсовых» генотипов сосны обыкновенной, показал следую-

щие результаты. Энергия прорастания была значительно ниже у темно-серых и черных семян по сравнению семенами иной окраски. Итоговая же

всхожесть была достоверно выше у светло-коричневых семян, а минимальна – у темно-серых семян (табл. 3).

Таблица 2 - Среднеэкологические значения грунтовой всхожести семян и характеристики сеянцев *Pinus sylvestris* на суходольных участках

Экотоп отбора семян	Грунтовая всхожесть, %	Сохранность сеянцев, %		Высота сеянцев, мм	
		однолетних	трех-летних	одно-летних	трех-летних
		Темные семена			
I	55,7±16,5	48,9±17,4 / 1,5±1,0		23,1±6,9	283±22
II	60,7±2,0	73,4±13,1 / 16,4±7,7		58,8±15,2	27,4±0,8
		Пестрые семена			
I	53,5±10,9	65,4±10,6 / 5,8±0,9		33,4±5,0	220±21
II	59,3±2,1	75,2±12,2 / 9,0±3,4		51,2±9,5	26,8±1,5
		Светлые семена			
I	62,0±10,1	67,7±14,5 / 19,5±8,6		43,3±14,7	17,7±2,9
II	60,6±8,2	96,8±1,3 / 40,1±15,5		59,3±10,9	24,5±1,6

Примечание. I – суходолы; II – осушенные евтрофные болота.

Весьма показательны данные по зоогенной поврежденности: оказалось, что она минимальна у сеянцев из черных семян, а максимальна - у сеянцев из светлых семян. При этом достоверность различий увеличивается по мере усиления интенсивности окрашивания семенной кожуры. Уровень сохранности сеянцев первого года развития у всех вариантов окраски семян находился примерно на одном уровне, и лишь у черносемянного он был существенно выше по сравнению со светлосемянным и коричневосемянным вариантами. К концу третьего года эта тенденция даже усилилась: сохранность сеянцев светлых и коричневых семян

оказалась в 2-3 раза ниже по сравнению, соответственно, с сеянцами семян пестрой, темно-серой и черной окраски.

В конце первого года роста максимальная высота зафиксирована у сеянцев светло-коричневых семян, а минимальная – у сеянцев черных и темно-серых семян. При этом достоверность различий увеличивается прямо пропорционально интенсивности окраски семян. У трехлетних сеянцев различия по высоте у сеянцев семян разной окраски уже не столь заметны. Лишь сеянцы черных семян отличаются существенно меньшей высотой стволиков.

Таблица 3 - Грунтовая всхожесть семян и характеристика сеянцев *Pinus sylvestris* на уровне модельных деревьев

Грунтовая всхожесть, %	Сохранность сеянцев, %		Высота сеянцев, мм	
	однолетних	трехлетних	однолетних	трехлетних
	Дерево № 1 (светлые семена)			
50,0±3,5	56,3±6,8 / 31,3±6,8		26,1±6,8	185±10
	Дерево № 2 (светло-коричневые семена)			
69,8±4,5	62,1±6,9 / 14,7±2,2		45,9±7,7	34,3±0,9
	Дерево № 3 (коричневые семена)			
64,1±7,3	62,2±2,4 / 10,1±1,4		15,2±7,2	30,7±1,1
	Дерево № 4 (пестрые семена)			
51,9±6,8	64,8±4,4 / 5,1±0,6		47,7±4,2	31,9±0,8
	Дерево № 5 (темно-серые семена)			
34,2±0,7	65,3±13,4 / 5,9±1,7		55,6±9,9	24,7±1,1
	Дерево № 6 (черные семена)			
54,2±4,2	79,4±4,2 / 2,7±1,2		54,2±4,5	25,6±0,9

В целом анализ посевных качеств семян сосны обыкновенной с различной окраской семенной кожуры, собранных в древостоях евтрофных болот и суходолов южно-таежной подзоны Томской области, выявил следующую тенденцию. Во-первых, самые низкие показатели качества семян и состояния сеянцев характерны для всех вариантов окраски семенной кожуры из древостоев на неосушенном участке евтрофного болота. Во-вторых, среди трех суходольных выборок наиболее высокие значения оцениваемых показателей свойственны семенам из редкостойного насаждения, с преобладанием де-

ревьев световых форм кроны. В-третьих, в пределах каждой из трех форм окраски семян показатели их посевных качеств и состояние сеянцев у сосны с осушенных евтрофных болот выглядят предпочтительнее по сравнению с суходольными происхождениями. Уровень изменчивости большинства оцениваемых показателей для семян всех вариантов окраски значительно выше у суходольного экотипа сосны.

На популяционном уровне анализа среди семян трех типов окраски заметно выделяются значения посевных качеств семян и состояния сеянцев свет-

лосемянной формы. По сравнению с темно- и пестросемянной формами для нее характерны более низкая энергия прорастания семян при относительно одинаковой их итоговой всхожести, а также более высокая сохранность сеянцев. Вместе с тем, сеянцы светлых семян отстают в росте и более подвержены зоогенным повреждениям.

В эксперименте с семенами модельных деревьев получены результаты в ряде случаев обратные тем, которые были выявлены на популяционном уровне. Так, по энергии прорастания семян и сохранности сеянцев первого года роста преимущество имеет черносемянный генотип, а максимальная высота сеянцев первого года роста характерна для светлосемянного генотипа. Вместе с тем, по показателю зоогенной повреждаемости результаты двух вариантов опыта совпадают: она остается минимальной у сеянцев черных семян. При этом достоверность различий увеличивается прямо пропорционально усилению интенсивности окрашивания семенной кожуры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В изученных западносибирских болотных и суходольных популяциях сосны обыкновенной выявлено формовое разнообразие по особенностям генеративной сферы – окраске микростробилов и семян. Получены экспериментальные доказательства существенных различий между внутривидовыми формами сосны по качественным характеристикам семенного потомства. Поскольку в насаждениях сосны болотных и суходольных экотопов процент участия различных форм неодинаков, их индивидуальные особенности могут рассматриваться как проявления экологических стратегий, обеспечивающих устойчивую репродукцию вида в контрастных условиях произрастания. Полученные материалы расширяют и дополняют ранее известные данные о биологической специфике внутривидовых форм сосны обыкновенной, позволяя осуществлять функционально-динамическую и селекционную оценку роли той или иной формы на популяционном и ценоотическом уровнях.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Бабушкина, Л.Г. Изменчивость окраски микростробилов сосны обыкновенной в условиях промышленного за-

- грязнения / Л.Г. Бабушкина и др. // Лесоведение. – 1997. – № 4. – С. 80-85.
- Голиков, А.М. Эколого-диссимметрический и изоферментный анализ структуры модельных популяций сосны обыкновенной / А.М. Голиков // Лесоведение. – 2011. – № 5. – С. 46-53.
- Горшков, А.К. Сортирование семян сосны по цвету и устойчивости всхожести по отношению к инфекционному полеганию / А.К. Горшков // Лесоэксплуатация и лесное хозяйство. – 1966. – № 32. – С. 41-50.
- Гришина, И.В. Изоляция и фенологические различия смежных болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной / И.В. Гришина // Экология. – 1985. – № 5. – С. 14-20.
- Кобранов, Н.П. О цветосеменных расах обыкновенной сосны (*Pinus silvestris* L.) / Н.П. Кобранов // Лесопромышленный вестник. – 1914. – Вып. 28. – № 30. – С. 385.
- Козубов, Г.М. О краснопыльничковой форме сосны обыкновенной / Козубов Г.М. // Ботан. журн. – 1962. – № 2. – С. 276-280.
- Коновалов, Н.А. Основы лесной селекции и сортосеменоводства / Н.А. Коновалов, Е.А. Пугач. – М.: Лесн. пром-ть, 1978. – 37 с.
- Кузьмина, Н.А. Изменчивость сосны обыкновенной в Нижнем Приангарье / Н.А. Кузьмина. Автореф. дисс... канд. биол. наук: 06.03.01. – Красноярск, 1990. – 15 с.
- Мамаев, С.А. Вариации сосны обыкновенной по окраске генеративных органов и их коррелятивной связи с морфологическими признаками деревьев / С.А. Мамаев // Внутривидовая изменчивость древесных растений. – Свердловск, 1965. – Вып. 47. – С. 3-40.
- Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале) / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1972. – 283 с.
- Мишуков, Н.П. Изменчивость семян сосны обыкновенной в Западной Сибири / Н.П. Мишуков // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 75-87.
- Некрасова, Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири / Некрасова Т.П. – Новосибирск: Наука, 1960. – 132 с.
- Новикова, Т.Н. Анализ потомства цветосеменных форм сосны обыкновенной / Т.Н. Новикова // Лесоведение. – 2007. – № 1. – С. 36-41.
- Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука, 1964. – 190 с.
- Седельникова, Т.С. Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций / Т.С. Седельникова и др. // Лесоведение. – 2007. – № 4. – С. 44-50.
- Черепнин, В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной / В.Л. Черепнин. – Новосибирск: Наука, 1980. – 183 с.

Поступила в редакцию 19 января 2012 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

УДК 630*311.3:582.475(470.22)

ПРОГНОЗ УРОЖАЯ ШИШЕК И СЕМЯН НА ЛЕСОСЕМЕННЫХ ПЛАНТАЦИЯХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В КАРЕЛИИ

Б.В. Раевский

Институт леса Карельского НЦ РАН
Республика Карелия, Петрозаводск, e-mail: raevski@drevlanka.ru

На основе обобщения многолетних данных по динамике цветения и плодоношения лесосеменных плантаций сосны обыкновенной в Карелии разработана новая система прогноза и количественного учета урожаев шишек и семян. Подтверждена тесная корреляция обилия женского цветения сосны с относительной влажностью за август месяц на срок 13 часов в год заложения макростробилов. Рассчитаны уравнения регрессии для перехода от балльных оценок обилия плодоношения к количеству шишек на рамету в зависимости от среднего возраста и высоты деревьев.

Ключевые слова: лесосеменные плантации, сосна обыкновенная, урожайность, шишки, семена

New method of cone and seed crops forecasting and quantitative evaluation has been designed based on long-term data series of Scotch pine seed orchards flowering and bearing cones. Closed correlation between Scotch pine female flowering intensity and mean relative humidity at 1 p. m. in august of the year when female buds' primordia are laying down was confirmed. To convert female flowering abundance number into a quantity of cones a group of regression equations were designed according to seed orchard's mean height and age.

Key words: seed orchards, Scotch pine, cones, seeds, crop

ВВЕДЕНИЕ

По сравнению с предшествующими изданиями нормативных документов (Наставление по лесосеменному делу, Москва, 1963; 1980) Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации (Москва, 2000) демонстрируют несомненный прогресс в области прогноза и учета урожая семян. Впервые появляется термин «прогноз» и говорится, что он может быть долгосрочным и краткосрочным. Существенно увеличивается набор рекомендуемых методов определения ожидаемого урожая шишек хвойных видов. В частности для лесосеменных плантаций (ЛСП) и постоянных лесосеменных участков (ПЛСУ) сосны обыкновенной предлагается методика Прибалтийской ЛОС и шкала К.В. Краснобаевой. Первая методика обеспечивает переход от глазомерных оценок обилия урожая шишек по шестибалльной шкале к их количеству в кроне дерева. Шкала К.В. Краснобаевой устанавливает связь балльных оценок обилия женского цветения с обилием урожая шишек в штуках и урожаю полнозернистых семян по массе и в тыс. шт. на отдельном дереве.

Очевидно, что такого рода оценочные шкалы (таблицы) должны разрабатываться и применяться строго на зональной основе. Для таежной зоны европейской части России, в частности, это означает необходимость разработки соответствующих оценочных таблиц для южной и средней подзон тайги (в северной подзоне ЛСП не закладываются) с учетом физико-географических особенностей отдельных ее областей.

В настоящей статье рассматривается система прогноза обилия цветения и плодоношения на ЛСП сосны обыкновенной в подзоне средней тайги Восточной Фенноскандии (Карелия).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Использование при характеристике репродуктивных процессов хвойных таких терминов как «цветение» и «плодоношение» не совсем корректно и вызывает справедливую критику со стороны специалистов-ботаников. Правильнее было бы говорить о спороношении и семеношении. Но таковы особенности отраслевой терминологии. Поэтому далее по тексту такие фразовые обороты как: обилие «цветения» или обилие макро- и микростробилов, а также обилие «плодоношения» или обилие урожая шишек следует рассматривать как синонимичные с употреблением данных терминов без кавычек.

В основу разработанной системы прогноза положены два массива фактических данных. Первый массив сформировался на основе многолетнего изучения динамики роста и репродуктивной активности самой старой из ныне существующих лесосеменных плантаций сосны обыкновенной в Карелии.

Опытный участок испытания клонов сосны площадью 2 га был создан осенью (в сентябре) 1974 г. на территории Олонецкого базисного лесного питомника посадкой 4-летних привитых саженцев. На участке были высажены 15 клоновых потомств плюсовых деревьев из Олонецкого лесхоза и из заповедника «Кивач», находящихся в пределах одного лесосеменного района. В течение 30 лет (1975-2005 г.г.) здесь велись наблюдения за ростом и развитием деревьев. С 1979 по 1992 г. учеты обилия цветения и плодоношения проводились ежегодно. Исследования сопровождались регулярными фенологическими наблюдениями и регистрацией метеоданных (температура и относительная

влажность воздуха, температура почвы, сила и направление ветра и т.д.).

В период с 1979 по 1983 г. женские стробилы непосредственно подсчитывались по всей кроне, а с 1984 г. их обилие оценивалось по шестибалльной шкале. Ежегодно отбирались образцы шишек по клонам для анализа структуры урожая. В 1988 и 1992 гг. урожай шишек был собран с модельных деревьев (по 3 раметы на клон) полностью.

Методика работы, а также выводы и результаты, полученные на основании экспериментальных данных с этого объекта и других опытных участков, расположенных на укрупненной Олонецкой лесосеменной плантации, подробно изложены в работе «Селекционно-генетическая оценка клонов сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях I порядка» (Раевский, Мордась, 2006).

В 2007 г. для проверки выявленных закономерностей на более обширном статистическом материале и в целях совершенствования методик селекционно-генетической оценки клонов сосны и прогноза урожая аналогичные исследования были продолжены на Петрозаводской ЛСП. Были отобраны 74 клон сосны обыкновенной, по 5 нормально развитых рамет (прививок) на каждый клон, произрастающие в пределах одного поля Петрозаводской ЛСП, заложенного в 1982-84 гг. Их материнские деревья происходили из Южнокарельского лесосеменного района, где расположена и сама плантация. На момент начала работ возраст клонов составил 24 года.

В 2007 г. сделано глазомерное описание клона по набору габитуальных признаков (Раевский, Мордась, 2006). В конце вегетационного периода того же года инструментально измерены ряд количественных признаков, характеризующих вегетативный рост клона, а именно: общая высота растения (м), с помощью высотомера с точностью до 0,25 м; диаметр на высоте груди (см), с точностью до 1 мм; диаметр кроны (м) вдоль и поперек ряда, с точностью до 5 см; протяженность (горизонтальное положение) самой длинной ветки (м), с точностью до 5 см; диаметр у основания трех самых толстых веток (см), расположенных на высоте 1,5-2 м, с точностью до 1 мм.

В период 2007-2011 гг.) глазомерные учеты обилия мужского и женского цветения проводились по шкале Г.М. Козубова (1974), откорректированной применительно к лесосеменным плантациям (Раевский, Мордась, 2006). В конце вегетационного периода учет обилия плодоношения производился с использованием той же шкалы, что и для макростробилов (табл. 1). В 2007 г был организован сбор образцов шишек для последующего анализа. Отбирались нормально развитые, здоровые шишки в количестве 12 шт. на рамету (60 шт. на клон). Затем, в лабораторных условиях измерялись: длина шишки, ее диаметр в самом широком месте (с точностью до 0,1 мм), объем шишки (с точностью до 1мл) и глазомерно определялась форма апофиза. Шишки раскладывались в пронумерованные ячейки (1...12), отдельно по каждой рамете. На следующий день измеренные образцы взвешивались с точностью до 1 мг и оставлялись на досушивание. Окончательное высушивание образцов производилось в сушильном шкафу при температуре 50-60°C. Из шишки извлекались все семена (полные и пустые) с крылатками и упаковывались в отдельный бумажный пакет с указанием номера клона, номера раметы и номера шишки в образце. Затем семена обескрыливались. Пустые семена путем легкого надавливания отделялись от полных. Глазомерно определяется цвет крылатки и цвет полных семян. Полные семена, извлеченные из шишки, подсчитывались и взвешивались с точностью до 0,5 мг.

Осенью 2009 г. с 15 модельных деревьев (по 3 раметы на каждую градацию шкалы обилия плодоношения) были полностью собраны все шишки и учтены по количеству. Для выявления взаимосвязи интенсивности репродуктивных процессов с теми или иными метеозементами использовались данные по метеостанции Петрозаводск за период с 2006 по 2011 гг. В 2011 г. по той же методике были собраны шишки с клонов сосны в возрасте 17 лет. Все первичные данные и вычисляемые на их основе параметры заносились в соответствующие базы данных в форматах Access и Paradox и в дальнейшем подвергались статистической обработке с использованием общепринятых методов статистического анализа.

Таблица 1 – Шкала оценки обилия мужских и женских стробилов у сосны обыкновенной

Микростробилы		Макростробилы	
балл	положение в кроне	балл	положение в кроне
5	Очень обильно по всей кроне, за исключением верхней одно- и двухлетней мутовок	5	Очень обильно по всей кроне, макростробилы встречаются даже на самых нижних мутовках
4	Обильно, но преимущественно в нижней половине кроны	4	Обильно, но преимущественно в верхней половине кроны
3	Умеренно и преимущественно в нижней половине кроны	3	Умеренно и преимущественно в верхней половине кроны
2	Слабо и только в нижней части кроны	2	Слабо и только в верхней части кроны
1	Единично на отдельных ветвях в нижней части кроны	1	Единично на отдельных ветвях и только в верхней части кроны
0	Отсутствуют полностью	0	Отсутствуют полностью

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Еще в 1960 г Д.Я. Гиргидов писал следующее: «Важнейшим моментом в процессе плодоношения древесных пород является заложение генеративных почек, особенно женских. в условиях Северо-Запада таежной зоны СССР дифференциация пола в период заложения почек происходит в июле и августе, в зависимости от характера развития погоды данного вегетационного периода» (Гиргидов, 1960).

Как отмечал Г.М. Козубов: «С идентификации инициальных репродуктивных конусов, которая зависит, прежде всего, от уровня методов исследований, мы говорим обычно о заложении генеративных органов...» (Козубов, 1974). По данным электронно-микроскопических исследований этого автора, у сосны примордии микростробиллов можно идентифицировать в первой декаде июля, а примордии макростробиллов - во второй половине июля. В женской генеративной почке в этот период закладывается лишь кроющая чешуя. Семенная чешуя, несущая макроспорангии, формируется лишь в апреле следующего года. В целом, репродуктивный цикл хвойных оказывается очень растянутым во времени. У сосны обыкновенной от заложения примордиев микро- и макростробиллов до полного созревания семян в южной Карелии проходит не менее 27 календарных месяцев.

По схеме генеративного цикла сосны год заложения репродуктивных почек обозначается как «n», год цветения и опыления как «n+1», год оплодотворения и развития эмбриона как «n+2» (Козубов, 1974). Следовательно, метеоусловия сезонов цветения «n+1» и следующего за ним сезона плодоношения «n+2» оказывают влияние на прохождение процессов цветения, развития мужского и женского гаметофитов, оплодотворения, развития зародыша и формирования эндосперма. Успешное завершение этой цепочки приводит к формированию нормально развитых шишек, содержащих полнозернистые семена. Таким образом, получается, что урожай семян сосны созревает под постоянным влиянием всего комплекса круглогодичных метеорологических факторов в течение трех лет.

Во временном аспекте прогнозы принято делить на долго-, средне- и краткосрочные. Учитывая временной масштаб генеративного цикла сосны обыкновенной условимся считать прогноз будущего урожая краткосрочным если он дается по фазам II (зеленение и рост озими) и III (созревающие шишки), среднесрочным – по фазе I (обилию женского цветения), и долгосрочным – если используются те или иные величины абиотических факторов сезона закладки микро- и макростробиллов.

В Указании по лесному семеноводству в Российской Федерации (Москва, 2000) упоминается метеорологический метод как пригодный для целей долгосрочного прогноза урожая. Однако, сам метод не описывается и дается лишь ссылка на Справочник по лесосеменному делу (Москва, 1978) в котором данной теме посвящен только один абзац.

Д.Я. Гиргидов исследовал динамику плодоношения опытного семенного участка в Сиверском лесхозе Ленинградской области за 1950-1959 гг. Данные об урожае шишек с 1 га в тыс.шт. сопоставлялись с рядом метеорологических показателей, а именно: среднемесячными температурой воздуха, суммой осадков и дефицитом влажности, и средневегетационным дефицитом влажности на срок 13 часов (Гиргидов, 1960).

Обнаружив достаточно тесную ($r = 0,69$) корреляцию обилия плодоношения лесосеменных участков сосны с дефицитом влажности воздуха в июле и августе сезона «n» на срок 13 часов Д.Я. Гиргидов предложил метеорологический метод прогноза урожая сосны на ПЛСУ. Однако в цитируемой работе не было приведено каких-либо регрессионных уравнений, позволяющих выполнять прогнозные расчеты урожая в баллах или абсолютных величинах. Просто указано, что «...приняв среднемноголетние данные дефицита влажности в июле-августе за норму, можно сравнить их с соответствующими показателями определенного года. Если они выше нормы, то через 2 года можно ожидать (в общем) повышенный урожай, а если ниже – то урожай будет слабым». Автор подчеркивал, что выявленные закономерности справедливы именно для таежной зоны северо-запада и севера Европейской части России, поскольку связаны с годичным циклом циркуляции атмосферных масс. В летне-осенний период атлантические циклоны и, в целом, преобладание западного переноса определяют основные черты карельского климата. Часто наблюдаемая активная циклоническая деятельность в сочетании с проникновением арктических воздушных масс существенно снижает средние температуры и повышает влажность, как отдельных месяцев, так и всего вегетационного сезона. Крупные и устойчивые средиземноморские и среднеазиатские антициклоны, при проникновении которых в Карелию и другие территории Европейского Севера устанавливается теплая сухая погода, особенно в августе, явления гораздо более редкие. Таким образом, повышенная влажность воздуха в летние месяцы, как правило, связана с понижением его температуры, а дефицит осадков – с повышенной температурой воздуха.

Дефицит влажности (d) есть разность между упругостью насыщенного пара при данной температуре (E) и действительной упругостью (e), определяемая по формуле $d = E - e$. Относительной влажностью (r) называется отношение упругости водяного пара, содержащегося в воздухе (e) к упругости насыщенного пара при той же температуре (E), выраженное в процентах ($r = e/E * 100$). Как видим, эти параметры тесно связаны и, по сути, взаимно противоположны. Чем выше относительная влажность воздуха в данный момент, тем ниже дефицит влажности, и наоборот (Моргунов, 2005).

Расчеты, проведенные нами на основе данных по динамике цветения и плодоношения олонечского участка испытания клонов за 1982-1992 гг., полностью совпали с результатами Д.Я. Гиргидова (Раев-

ский, Мордась, 2006). Также была получена достоверная корреляция ($r = 0,63$) между дефицитом упругости за август сезона «п» и обилием женского цветения. Кроме того, выявлено, что такие метео-элементы, как относительная влажность и дефицит упругости за вегетационный сезон «п» тоже имели тесную корреляцию с обилием женского цветения ($-0,70$ и $0,63$, соответственно), но меняли свой знак на противоположный, если говорить о мужском цветении ($0,82$ и $-0,70$, соответственно).

Статистический анализ данных по динамике цветения 74 клонов с Петрозаводской ЛСП за период 2006 – 2011 гг., по сути, подтвердил выводы, сделанные ранее (табл. 2). Только вместо дефицита упругости использовался показатель относительной влажности за тот же период. Достоверными также оказались коэффициенты корреляции женского цветения с майскими температурами. В биологическом отношении эта связь пока не ясна.

Очевидно, что всякий прогноз ценен, с одной стороны, своей простотой и универсальностью, а с другой, надежностью и точностью своих количественных оценок. Рассмотрим основные положения предлагаемой системы оценки и прогноза обилия цветения и семеношения на лесосеменных плантациях сосны обыкновенной.

Таблица 2 – Корреляция параметров женского и мужского цветения сосны с отдельными метеофакторами

Наименование метеофактора	Женское цветение	Мужское цветение
<u>Май сезона «п» – средняя температура</u>	0,87	-0,30
<u>Май сезона «п» – максимальная температура</u>	0,80	0,23
<u>Август сезона «п» – средняя относит. влажность</u>	-0,81	0,45
<u>Июль+Август сезона «п» – средняя относит. влажность</u>	-0,41	0,52
<u>Вегетационный сезон «п» – средняя относит. влажность</u>	0,13	0,62
<u>Июль+Август сезона «п» – средняя относит. влажность на 13 часов</u>	-0,39	0,83
<u>Август сезона «п» – средняя относит. влажность на 13 часов</u>	-0,91	0,31

Примечание: жирным шрифтом выделены статистически достоверные величины при числе пар значений «п» = 6.

Таблица 3 – Фрагмент шкалы прогноза обилия женского цветения

Относит. влажность за август года (n) на 13 час., %	Обилие макростробилов, балл	Доверительный интервал (95%) линии регрессии		95 % зона прогноза	
		minY	maxY	minY	maxY
68	3,8	3,6	4	3,3	4,2
69	3,7	3,5	3,9	3,3	4,2
70	3,6	3,5	3,8	3,2	4,1
71	3,5	3,4	3,7	3,1	4,0
72	3,4	3,2	3,6	3,0	3,8
73	3,2	3,1	3,4	2,8	3,7
74	3,1	2,8	3,3	2,6	3,5
75	2,9	2,6	3,1	2,4	3,3
76	2,6	2,3	2,9	2,1	3,1

Таблица 4 – Фрагмент шкалы прогноза обилия плодоношения

Макростробилы, балл (x)	Шишки, балл (Y)	95% доверительный интервал линии регрессии		95 % прогнозный интервал	
		minY	maxY	minY	maxY
1	1	0,3	1,6	0	2,2
1,1	1,1	0,4	1,7	0	2,3
1,2	1,2	0,6	1,8	0	2,4
1,3	1,2	0,7	1,8	0	2,5
1,4	1,3	0,8	1,9	0,1	2,6
1,5	1,4	0,9	2	0,2	2,7
1,6	1,5	1	2,1	0,3	2,8
1,7	1,6	1,1	2,1	0,4	2,8
1,8	1,7	1,2	2,2	0,5	2,9
1,9	1,8	1,3	2,3	0,6	3,0
2	1,9	1,4	2,3	0,7	3,1

Во-первых, для нашего опытного участка было рассчитано уравнение регрессии обилия женского

цветения по средней относительной влажности за август года «п» на срок 13 часов (рис. 1, табл. 3).

Для выявленной зависимости были также вычислены: коэффициент детерминации ($R^2 = 0,96$); ошибка прогноза регрессионных средних ($m_y = 0,15$), показатель силы влияния в дисперсионном комплексе ($\eta = 0,95$). Величины этих показателей свидетельствуют о большой силе влияния изучаемого фактора на результирующий признак. Кроме того, в таблице 3 дан доверительный интервал линии регрессии, который характеризует область ожидания генеральной линии регрессии (для средних). Интервал прогноза, в свою очередь, определяет область, в которой с 95 % вероятностью ожидается появление новых значений признака в случае продолжения наблюдений.

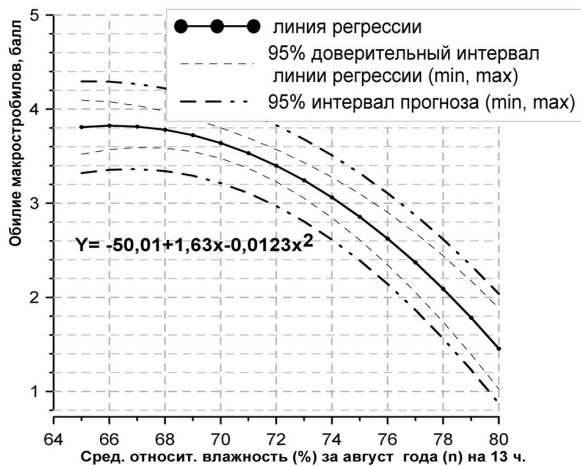


Рисунок 1 – Регрессия обилия женского цветения по средней относительной влажности за август года «n» на 13 часов

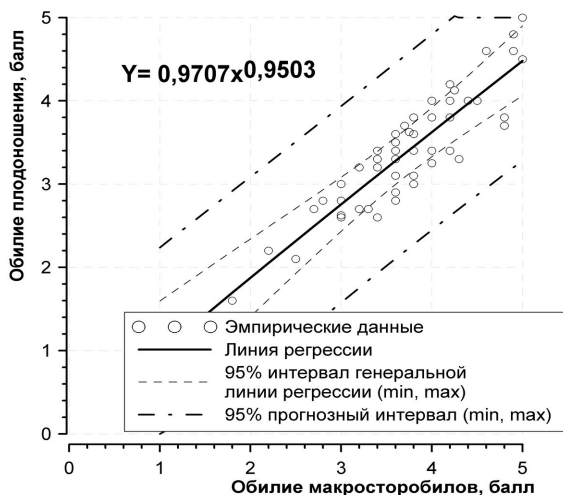


Рисунок 2 – Зависимость обилия плодоношения от обилия цветения

Однако балл цветения - это лишь первая глазомерная относительная оценка обилия потенциального урожая. Далее необходимо еще перейти к оценке плодоношения, то есть также глазомерно оцениваемому обилию шишек в кроне. Поэтому на втором этапе была рассчитана зависимость между обилием макростробилов и обилием шишек на следующий год (рис. 2, табл. 4).

Теснота данной зависимости характеризуется следующими показателями: коэффициент корреляции ($r = 0,93$), коэффициент детерминации ($R^2 = 0,96$); ошибка прогноза регрессионных средних ($m_y = 0,084$), показатель силы влияния в дисперсионном комплексе ($\eta = 0,93$). Величины этих показателей свидетельствуют об очень тесной связи изучаемых параметров, что, безусловно, повышает надежность прогноза. Однако экстремальные погодные условия порой вносят существенные коррективы в нормальный ход репродуктивных процессов и приводят к массовой гибели макростробилов и озими. Так во второй половине апреля 1990 г. среднесуточная температура превышала норму на 5-9°C. В связи с этим, обособление женских генеративных почек было отмечено уже в первой декаде мая. Затем, вследствие резкого похолодания (до -7°) во второй-третьей декадах развитие их затормозилось.

Таблица 5 – Шкалы количественной оценки урожая шишек на ЛСП сосны обыкновенной (шт./рамету)

Высота, м	10-12	13-16	17 – 21	Старше 21
0	0	0	0	0
1	11	42	64	93
1,5	24	88	125	172
2	44	148	200	265
2,5	69	222	288	372
3	100	308	388	490
3,5	136	408	499	619
4	179	520	620	758
4,5	227	643	752	906
5	281	779	894	1063

Массовое цветение наблюдалось в середине первой декады июня, но периодические заморозки до -3° в воздухе и до -6° на почве привели к практически полной гибели макростробилов.

Поэтому долгосрочный и среднесрочный прогнозы должны корректироваться с помощью краткосрочного прогноза непосредственно по созревающим шишкам.

При прогнозировании урожая логическая цепочка действий выглядит следующим образом:

- по метеопараметрам сезона «n» дается прогноз обилия цветения в следующем вегетационном сезоне (см рис. 1, табл. 3);

- прогнозные оценки обилия цветения корректируются на основании данных весеннего учета обилия цветения по баллам в сезон «n+1»;

- на основании балльных оценок обилия цветения прогнозируются балл плодоношения, который в дальнейшем уточняется на основе данных учета в сезоне «n+2» (см рис. 2, табл. 4);

- на основе балла плодоношения рассчитывается усредненное количество шишек на дереве (табл. 5, 6).

Таблица 6 – Регрессионные уравнения количественной оценки урожая на ЛСП сосны обыкновенной

Стадия	Возраст, лет	Высота, м	Уравнение Регрессии	r	R ²	m _y
I	10-12	3,5-4,5	$Y = 10,731x^{2,028}$	0,98	0,97	0,11
II	13-16	4,6-6,0	$Y = 42,03x^{1,814}$	0,97	0,94	0,18
III	17-21	6,1-8,5	$Y = 64,27x^{1,636}$	0,99	0,99	0,08
IV	>22	>=8,6	$Y = 92,94x^{1,514}$	0,97	0,95	0,18

Примечание: В ряде случаев на практике показанными регрессионными уравнениями удобнее пользоваться, если они представлены в табличной форме (таблица 5); коэффициент корреляции (r), коэффициент детерминации (R²), ошибка линии регрессии (m_y).

Таблица 7 – Усредненные параметры шишки сосны обыкновенной для ЛСП Карелии

Параметр	Выборочная средняя, X	Ошибка выборочной средней, m _x	95% интервал генеральной средней, $X \pm 1,96 * m_x$	
Длина шишки, мм	40,0	0,1	39,8	40,2
Ширина шишки, мм	21,0	0,04	20,9	21,1
Масса шишки, г	7,2	0,03	7,1	7,3
Число полнозерн. семян	17	0,12	16,8	17,2
Масса 1000 семян, г	5,9	0,02	5,86	5,94
Объем шишки, мл	12,4	0,33	11,8	13,0
Число шишек в литре, шт	49	1,6	46	52

Для перехода от балльных оценок обилия урожая шишек к количественным показателям были рассчитаны четыре регрессионных уравнения для ряда последовательных стадий развития плантации (табл. 6). Стадия I знаменует начало обильного плодоношения и возможность получения хозяйственно - значимых урожаев шишек и семян. Стадии II и III – это период наивысшей активности репродуктивных процессов и вегетативного роста. Прохождение IV стадии определяется, в первую очередь, густотой стояния рамет на поле. В зависимости от расстояний между деревьями в ряду и между рядами с различной интенсивностью идут процессы смыкания крон и отмирания нижних мутовок. Мужской генеративный ярус смещается вверх, вытесняя женский. Поэтому, урожайность плантации, по сравнению с предыдущим этапом, перестает увеличиваться и может даже сократиться. Уравнения по стадиям I и II получены на основе обработки фактических данных по сбору полного урожая шишек с 15 клонов Олонецкого опытного участка в 1984 и 1988 гг. Зависимости для двух оставшихся стадий вычислены на основании данных с Петрозаводской ЛСП.

Многолетние исследования роста и развития лесосеменных плантаций сосны в Карелии позволили сделать ряд обобщений, которые важны в плане применения предлагаемой системы прогноза урожая.

Во-первых, очевидно, что размер деревьев влияет на абсолютную величину урожая шишек. Лесосеменные плантации сосны Карелии сосредоточены в Южнокарельском лесосеменном районе. В пределах данного района все участки ЛСП в состав

которых входят местные клоны, в одинаковом возрасте имеют очень близкие, средние высоту, диаметр ствола и диаметр кроны. На сегодня 61 % плюсовых деревьев сосны в Карелии локализован в Южнокарельском семенном районе. В том случае, если участок (поле) на ЛСП сформирован клонами более северного происхождения, то последние могут расти медленнее местных. Поэтому применение таблицы 5 должно осуществляться с приоритетом средней высоты объекта.

Во-вторых, для полной оценки структуры урожая требуется некоторая дополнительная информация о размерах и массе одной шишки и числе семян в ней. Выявлено, что независимо от своего клонового состава все ЛСП сосны, вступившие в стадию массового цветения и плодоношения, в возрастном промежутке от 10 до 27 лет включительно, имеют очень близкие усредненные параметры шишек и семян (линейные размеры и массу шишки, число полнозернистых семян в шишке).

Увеличение или уменьшение величин данных параметров определяются не возрастом участка ЛСП, а динамикой ряда метеозаказов за трехлетний период. На основании исследований параметров шишек и семян у 35 клонов сосны с Олонецкой ЛСП и 62 клонов с Петрозаводской ЛСП, а также динамики указанных показателей для 15 клонов за 20-летний период были вычислены усредненные показатели для шишек и семян сосны обыкновенной (табл. 7).

Таким образом, если продолжить вышеприведенную последовательность логических действий при прогнозировании урожая, то получим следующее:

– зная среднее количество шишек на рамете и умножая его на число деревьев получаем урожай шишек с участка или с единицы его площади;

– пользуясь данными табл. 7 рассчитываем урожай по массе и объему шишек, а также по числу полнотелых семян и их массе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенная в настоящей статье система прогноза и учета урожая шишек и семян на лесосеменных плантациях сосны обыкновенной является дальнейшим развитием метеорологического метода, предложенного Д.Я. Гиргидовым в начале 60-х гг. XX века. Район ее применения – подзона средней тайги Восточной Фенноскандии, где возможно получение наиболее точных результатов. В ближайшей перспективе совершенствование предложенного метода будет происходить за счет увеличения периода наблюдений за динамикой цветения и плодоношения на опытных участках ЛСП с учетом соответствующих метеофакторов.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Гиргидов, Д.Я. Метеорологический метод прогноза урожая семян сосны за 2 года / Д.Я. Гиргидов. – Л.:ЛТА, 1960. – 6 с.
- Козубов, Г.М. Биология плодоношения хвойных на севере / Г.М. Козубов – Л.: Наука, 1974.– 136 с.
- Моргунов, В.К. Основы метеорологии, климатологии. Метеорологические приборы и методы наблюдений / В.К. Моргунов. – Новосибирск: Наука, 2005. – 331 с.
- Наставление по лесосеменному делу. - М., 1963. – 64 с.
- Наставление по лесосеменному делу. - М., 1980. – 108 с.
- Раевский, Б.В. Селекционно-генетическая оценка клонов сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях первого порядка / Б.В. Раевский, А.А. Мордась. – Петрозаводск, 2006 – 90 с.
- Справочник по лесосеменному делу.- М.: Лесная промышленность, 1978. – 335 с.
- Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации.- М., 2000. – 197 с

Поступила в редакцию 02 декабря 2011 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

УДК 630*283.2:630*174.754.5

СОПРЯЖЕННЫЙ АНАЛИЗ ПОГОДИЧНОЙ И ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ В ПРИПОСЕЛКОВОМ КЕДРОВНИКЕ

И.И. Татаринцева, С.Н. Горошкевич, О.В. Хуторной

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055 Томск, пр. Академический, 10/3; e-mail: iris114@yandex.ru

Обобщены результаты многолетних (с 1990 года) наблюдений за индивидуальной изменчивостью комплекса репродуктивных признаков (элементов структуры урожая) в припоселковом кедровнике на юге Томской области. Выявлен характер и природа их разнообразия. Наиболее изменчивы итоговые признаки - число шишек (в среднем за 20 лет $C_v = 78,1\%$) и масса полных семян на дереве (68,0%). Из признаков, характеризующих структуру шишки, наименее изменчив исходный - общее число чешуй (9,2%). Среднепогодный уровень индивидуальной изменчивости остальных признаков закономерно возрастает по мере приближения к итоговому показателю семенной продуктивности в ряду: исходное число семяпочек (16,3%) → число семян (20,7%) → число развитых семян (28,0%) → число семян с эндоспермом (29,8%) → число полных семян (35,3%). Сопряженный анализ погодичной и индивидуальной изменчивости признаков проводился методом парной корреляции вариационных рядов каждого признака у одной и той же группы деревьев в разные годы. По числу шишек на дереве средний за 20 лет $r = 0,43$. С увеличением урожая теснота связей закономерно возрастала: от $r = 0$ между двумя низкими урожаями до $r = 0,74$ между двумя высокими урожаями. Все хозяйственно-ценные (селектируемые) признаки - число полных семян, масса одного полного семени и выход ядра - имеют средние показатели стабильности ранга деревьев в разные годы ($r = 0,41$; $r = 0,51$ и $r = 0,36$, соответственно). Обоснованы принципы и методика поиска исходного материала для селекции кедра сибирского как орехоплодной породы.

Ключевые слова: кедр сибирский, семенная продуктивность, динамика, индивидуальная изменчивость, селекция

Results of many years (since 1990) observations of the reproductive traits (elements of seed production) individual variability in settlementside Siberian stone pine forest at the south of Tomsk oblast' are summarized. Character and nature of their diversity are detected. The most variable traits are cone number ($C_v = 78,1\%$ at the average for 20 years) and full seed weight per tree (68,0%). General scale number is the least variable of cone structure traits (9,2%). Average for many years individual variation level of other traits is naturally increased with approaching to final characteristic of seed production in line: initial ovule number (16,3%) → seed number (20,7%) → normal size seed number (28,0%) → endosperm-containing seed number (29,8%) → full seed number (35,3%). Coupled analysis of annual and individual variation of traits was realized by method of pair correlation of each trait variational series for the same tree group in different years. 20 year period average correlation coefficient was 0,43 for cone number per tree. Closeness of relation was naturally increased with increasing of cone production: from $r = 0$ between two years with poor cone production to $r = 0,74$ between two years with heavy cone production. All actual for breeding cone and seed traits (full seed number per cone, one full seed weight, kernel output) was characterized by middle stability of tree rank in different years: $r = 0,41$; $r = 0,51$ и $r = 0,36$, respectively. Principles and methods of searching the source material for breeding of Siberian cedar as nut-bearing species are offered.

Key words: *Pinus sibirica*, cone and seed production, year-to-year dynamics, individual variation, breeding

ВВЕДЕНИЕ

Исследованию индивидуальной изменчивости плодоношения хвойных посвящена обширная литература. Многие авторы анализируют большие массивы информации о варьировании элементарных признаков, а результаты интерпретируют преимущественно с позиций популяционной генетики. В России это, например, работы А.И.Ирошников (1964, 1974, 1982), С.А.Мамаева (1972) и их последователей. Второе направление связано с изучением внутривидовой изменчивости репродуктивных процессов. Такой подход основан на углубленном анализе немногих особей, а в интерпретации результатов преобладает морфофизиологическая и эмбриологическая подходы. Это исследова-

ния Е.Г.Мининой (1960), Т.П.Некрасовой (1972, 1983) и их последователей.

Каждое из двух направлений успешно решает свои задачи, однако, очевидно, что познание закономерностей дифференциации популяций по репродуктивным признакам возможно только на основе их интеграции. Это особенно актуально для исследования тех видов, природные популяции которых являются источником первичного материала для селекции на семенную продуктивность, в первую очередь, для кедровых сосен. Именно необходимость многолетнего ряда наблюдений за плодоношением достаточно большой группы деревьев для организации первого этапа практической селекции, и послужило толчком для начала настоящей работы. Ее наиболее существенным отличием от предшествующих исследований стало использование новой системы признаков, последовательно характеризующих формирование урожая в каждом году на различных уровнях его структурной организации (Горошкевич, Хуторной, 1996). Эта система признаков позволяет по морфоструктуре зрелой шишки осуществлять ретроспективный анализ ее

Работа выполнена на средства СО РАН (проект № VI.44.2.6. и Интеграционный проект № 140 «Структура и климатически обусловленная динамика разнообразия кедровых сосен России»), при поддержке РФФИ (проекты 10-04-01497-а)

формирования на последовательных этапах органогенеза и роста от дифференциации чешуй до созревания семян. Цель настоящей работы – сообщить о результатах многолетних (с 1990 года) наблюдений за индивидуальной изменчивостью комплекса репродуктивных признаков - элементов структуры урожая, выявить характер и природу их разнообразия, обосновать принципы и методику поиска исходного материала для селекции кедрового сибирского как орехоплодной породы.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования - Нижне-Сеченовский кедровник, расположенный в 25 км к западу от Томска, на южной окраине таежной зоны. Тип леса - разнотравный, возраст первого поколения 180-200 лет, III класс бонитета, полнота 0,7. Для работы использовали 120 деревьев (в разные годы от 25 до 100), которые представляли все разнообразие по размерам и положению в древостое. Учет урожая проводился ежегодно методом стряхивания всех шишек и их подсчета на земле. С каждого дерева брали образец – 10-15 зрелых шишек.

Для анализа структуры шишки чешуи отделяли от оси, после чего подсчитывали число стерильных и фертильных. Семена делили на развитые и недоразвитые. К развитым относили семена нормального, к недоразвитым - явно меньшего размера. Качество развитых семян определяли методом рентгенографии. На рентгенограмме подсчитывали число пустых и полных семян, а также число семян с недоразвитым эндоспермом. Путем взвешивания 100 полных семян и их ядер (эндосперм с зародышем) определяли массу одного семени и выход ядра. Кроме абсолютных показателей качества шишек и семян широко использовали относительные. О связях между признаками судили по коэффициентам парной корреляции, достоверность которых при $P = 0,95$ в тексте и таблицах обозначена знаком *.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Использованные признаки сильно различаются по среднему уровню индивидуальной изменчивости и диапазону его колебаний по годам (табл.). Наиболее изменчивы итоговые признаки - число шишек и масса полных семян на дереве. В годы высоких и средних урожаев изменчивость этих признаков значительно ниже ($C = 60-80 \%$), чем в неурожайные годы ($C = 100-200 \%$). Форма распределения признаков во все годы характеризуется достоверными положительными асимметрией и эксцессом. В правой удлиненной части распределения располагаются высокоурожайные деревья, число шишек у которых в урожайные годы достигает 2 тыс. шт., а масса полных семян - 30 кг.

Из признаков, характеризующих структуру шишки, наименее изменчив исходный - общее число чешуй. Уровень изменчивости этого признака почти не меняется в разные годы, а распределение близко к нормальному. Если остальные признаки структуры шишек мы расположим в ряд по мере приближения к итоговому показателю ее семенной продуктивности - числу полных семян, то средне-многолетний уровень их индивидуальной изменчивости и его вариабельность по годам, будут закономерно и существенно возрастать (см. табл.). Для всех этих признаков характерно увеличение уровня индивидуальной изменчивости в низкоурожайные годы по сравнению с высокоурожайными. В годы высокого и среднего урожая распределение деревьев по признакам рассматриваемой группы близко к нормальному. В низкоурожайные годы распределения существенно деформируются в сторону положительных асимметрии и эксцесса. Это особенно характерно для итогового признака - числа полных семян в шишке. По результатам 20-летних наблюдений, в погодичной динамике с увеличением числа шишек достоверно увеличиваются все показатели их качества, включая итоговые (рис. 1).

Таблица - Индивидуальная изменчивость признаков

Признак	Среднее за 20 лет	Коэффициент вариации (σ в % от среднего)			
		Средний	Минимум	Максимум	Размах
% от среднего					
Число чешуй в шишке, шт.	78,7	9,2	92	111	19
Исходное число семяпочек, шт.	87,5	16,3	73	163	90
Число семян, шт.	56,7	20,7	69	154	85
Число развитых семян, шт.	55,5	28,0	71	161	90
Число семян с эндоспермом, шт.	44,7	29,8	61	150	89
Число полных семян, шт.	40,0	35,3	56	186	130
Масса одного полного семени, мг	263	15,3	78	129	51
Выход ядра, %	48,9	7,3	68	139	71
Масса полных семян в шишке, г	9,78	36,9	61	188	127
Число шишек на дереве, шт.	361	78,1	64	191	127
Масса полных семян на дереве, кг	4,66	68,0	80	155	75

Из признаков, относящихся непосредственно к семенам, самым низким уровнем индивидуальной изменчивости, характеризуется выход ядра. При значительном варьировании по годам уровень индивидуальной изменчивости этого признака не зависел от обилия урожая.

Изменчивость массы одного полного семени несколько выше, а изменчивость ее коэффициента вариации годам, наоборот, ниже, чем у выхода ядра. При расчете массы семян на шишку, тем более на дерево, уровень индивидуальной изменчивости признака многократно увеличивается.

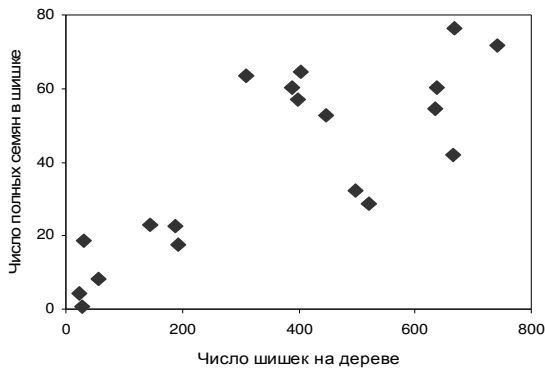


Рисунок 1 - Связь между количественными и качественными показателями урожая шишек в погодичной динамике

Внутрипопуляционное разнообразие по этим признакам, в отличие от разнообразия по массе одного полного семени, сильно возрастает в низкоурожайные годы и заметно снижается в высокоурожайные.

Сопряженный анализ погодичной и индивидуальной изменчивости признаков проводился методом парной корреляции вариационных рядов каждого признака у одной и той же группы деревьев в разные годы. Это позволяло установить характер и степень стабильности-лабильности ранга деревьев. В дальнейшем мы будем оперировать как средними за 20 лет, так и индивидуальными значениями этих коэффициентов. По числу шишек на дереве средних коэффициент корреляции составил 0,43. С увеличением урожая теснота связей закономерно возрастала (рис. 2): между двумя высокими - 0,66 - 0,82 (в среднем 0,74); между высоким и средним - 0,55 - 0,83 (0,71); между высоким и низким - 0,04 - 0,54 (0,32); между двумя средними - 0,52 - 0,75 (0,62); между средним и низким - 0,10 - 0,38 (0,23); между двумя низкими - 0,22 - 0,21 (0,01).

Все коэффициенты корреляции в годы высоких и средних урожаев достоверны и превышают 0,5. Это означает, что только при низком и очень низком урожае происходит существенная деформация в распределении деревьев по обилию плодоношения, которая особенно ярко проявляется при сравнении неурожайных лет между собой. В этом случае связь совершенно отсутствует: в каждом году складывается абсолютно не похожее на другие распределение деревьев по числу шишек.

Ранг по признакам, характеризующим базовые размер и структуру шишки (общее число чешуй, их распределение по зонам, исходное число семяпочек) остается достаточно стабильным в погодичной динамике (средний коэффициент корреляции 0,58-0,60*). Величина коэффициента слабо связана с абсолютным значением признака в анализируемые годы. Ранг деревьев по общей величине потерь семяпочек в процессе их развития менее стабилен (в среднем $r = 0,45$), причем, это тесно связано с соотношением абсолютных значений признака в каждой паре лет. Тесная (0,60-0,65) и достоверная связь отмечается только в высоко- и среднеурожайные годы.

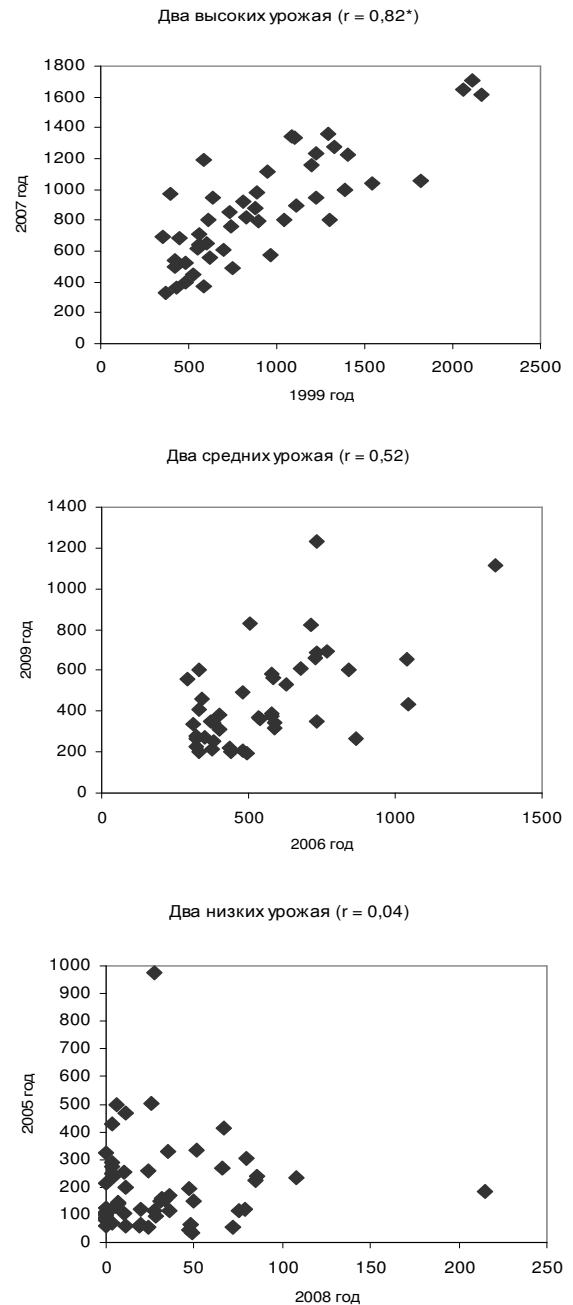


Рисунок 2 - Распределение деревьев по числу шишек в годы высокого, среднего и низкого урожая

Все хозяйственно-ценные селективируемые признаки - число полных семян, масса одного полного семени и выход ядра имеют средние показатели стабильности ранга деревьев в разные годы (средние значения коэффициентов корреляции 0,41; 0,51; 0,36, соответственно). Однако в высоко- и среднеурожайные годы коэффициенты корреляции достоверны и, как правило, превышают 0,5.

В годы средних и высоких урожаев наблюдается достоверная прямая зависимость числа шишек от диаметра ствола и площади горизонтальной проекции кроны, причем теснота связи в обоих случаях почти одинаковая ($r = 0,45-0,75$). В годы низкого урожая эта зависимость ослабляется ($r=0,25-0,35$), а при очень низком урожае становится недостоверной. Число шишек на 1 см диаметра ствола почти

полностью ($r^2 = 0,92-0,96$) определяется величиной урожая. Диаметр ствола также положительно влияет на величину этого пересчетного признака, причем во многие годы влияние достигает достоверной величины. Число шишек на 1 м^2 площади горизонтальной проекции кроны в меньшей степени, чем число шишек на 1 см диаметра ствола, определяется величиной урожая ($r^2 = 0,39-0,81$). Ни в одном году не отмечено достоверного влияния площади горизонтальной проекции кроны на величину этого пересчетного признака. Два использованных пересчетных показателя существенно различаются по характеру зависимости от исходных абсолютных величин. Это связано, главным образом, с уровнем изменчивости деревьев по размеру ствола и кроны. Уровень изменчивости площади горизонтальной проекции кроны в 2,6 раза выше, чем диаметр ствола. Поэтому оказывается, что при расчете числа шишек на единицу диаметра ствола варьирование этого показателя почти полностью повторяет изменчивость числа шишек.

Тенденция к прямой связи этого расчетного показателя с диаметром ствола делает сомнительной корректность его использования для отбора без деления всей совокупности деревьев на группы с относительно однородным диаметром. Напротив, при расчете числа шишек на единицу площади горизонтальной проекции кроны эти ограничения отсутствуют и появляется возможность выявить действительно высокоурожайные особи путем анализа всей совокупности деревьев как единого вариационного ряда. Поэтому использование этого показателя как основного позволит отобрать не просто деревья с генотипически обусловленной повышенной семенной продуктивностью, но и выявить особи, сочетающие обильное плодоношение с относительной узкокронностью, следовательно, дающие больший урожай с единицы площади.

Приведенный выше анализ многолетних наблюдений за динамикой плодоношения кедра сибирского показал, что даже при самом высоком, предельном урожае шишек количество и качество семян обычно не снижается. У обильно плодоносящих деревьев не снижается также и плодоношение в последующие годы, из года в год сохраняется их ранг как обильно плодоносящих. То же самое недавно отмечено и для клонов кедра на прививочных плантациях (Земляной и др., 2010). Это противоречит широко распространенному взгляду о негативном влиянии текущего урожая на последующие (Ирошников, 1985; Титов, 2007 и др.).

По нашему мнению, представление о негативных последствиях обильного цветения и плодоношения пришло в лесное семеноводство из садоводства. В отношении плодовых деревьев, например, яблони, известно, что цветков у нее закладывается в 15-20 раз больше, чем необходимо даже для рекордного урожая (Коломиец, 1966 и др.). Поэтому в годы обильного цветения происходит массовый опад цветков, завязей, молодых плодов. Доля "поздней" завязи у лучших (т. е. закладывающих минимум лишних цветков) сортов не превышает 10-15%! Однако и эти 10-15 % обеспечивают обиль-

нейший урожай, который "непоислен" для дерева даже физически (ветви просто обламываются под тяжестью плодов). Физиологические последствия такого чрезмерного урожая известны: качество плодов резко снижается, происходит полное истощение всех энергетических ресурсов, рост побегов и корней снижается до минимума, заложение новых цветочных почек отсутствует. Результат – резкая периодичность плодоношения преимущественно эндогенного происхождения. У плодовых деревьев она, по нашему мнению, связана, в основном, с длительной селекцией на урожайность, которая вызвала смещение баланса между вегетативными и генеративными в сторону явного преобладания последних. У лесных древесных растений, не затронутых селекцией, периодичность плодоношения эндогенного происхождения не может быть выражена так ярко, как у культурных растений. Более того, у некоторых видов, в том числе, у кедра сибирского, она вообще отсутствует: репродуктивных структур никогда не закладывается больше, чем нужно для обильного и полноценного во всех отношениях урожая семян, причем, даже такой урожай никогда не оказывает серьезного негативного воздействия на дальнейший рост и плодоношение. Для введения кедра сибирского в культуру как орехоплодного вида этот вывод представляется очень важным, ибо он демонстрирует огромные резервы повышения семенной продуктивности селекционными методами.

Основные закономерности индивидуальной изменчивости разных репродуктивных признаков, в основном, давно известны, например, из работ С.А.Мамаева (1972 и др.). Главных закономерностей всего три: (1) число шишек или масса семян в расчете на дерево многократно более изменчивы, чем размеры шишек и семян; (2) в неурожайные годы индивидуальная изменчивость всех без исключения признаков значительно больше, чем в урожайные. В нашей работе эти закономерности, естественно, подтвердились на примере более широкого и более последовательного, чем ранее использованные, ряда признаков.

Первая закономерность явно связана с тем, что «качественные» показатели урожая определяются непосредственно генотипом дерева и почти не зависят от его ценотического статуса, следовательно, возможен прямой отбор лучших деревьев (Горошкевич, 2000). Число шишек и семенная продуктивность очень тесно связаны с положением дерева в насаждении, его размером (классом роста) (Правдин, Ирошников, 1963). Доля генотипа в общей фенотипической изменчивости этих признаков настолько мала, что перспективные для использования в селекции деревья вряд ли могут быть выявлены методом прямого отбора, как это до сих пор предлагают делать некоторые исследователи, например, Е.В. Титов (2007). Эффективный отбор по общей семенной продуктивности возможен лишь внутри каждого класса роста. В сущности, именно в этом состоит предложение А.И. Ирошникова (1974) и В.Н. Воробьева (1974) использовать как главный селектируемый признак число шишек в расчете на

1 см диаметра ствола. Ю.Б.Алексеев (1985) предложил использовать расчет семенной продуктивности на единицу площади горизонтальной проекции кроны, т.к. при прочих равных условиях плантации из широко-кронных деревьев вследствие будут иметь пониженную урожайность с единицы площади в сравнении со средне-кронными. По нашему мнению, это весьма перспективное предложение. Диаметр ствола есть результат роста дерева в течение всей его жизни и никак не характеризует его текущее физиологическое состояние. Состояние кроны в этом плане, безусловно, является более адекватным поставленной цели.

По результатам настоящей работы выявилось еще одно интересное обстоятельство. Число шишек на 1 см диаметра ствола положительно связано с диаметром, а число шишек на 1 кв. м горизонтальной проекции кроны с площадью горизонтальной проекции не связано совершенно. Следовательно, для отбора деревьев с генотипически обусловленным обильным плодоношением целесообразно использовать в качестве основного селективируемого признака именно среднемноголетнее число зрелых шишек в расчете на 1 м² горизонтальной проекции кроны. Для обоснованного заключения о целесообразности использования того или иного дерева в селекции достаточно 3-летних наблюдений за количеством и качеством шишек в годы среднего или высокого урожая.

Только в годы низких и очень низких урожаев происходит существенная деформация в распределении деревьев по обилию плодоношения. В годы средних и высоких урожаев ранг деревьев в основном сохраняется. Это означает, что селекционную инвентаризацию следует проводить в год среднего или высокого урожая. Вместе с тем, корреляционный характер связей не позволяет ограничиться однократными наблюдениями и требует, по крайней мере, 2-3-летних наблюдений в годы среднего или высокого урожая для отбора лучших деревьев. Наилучший способ – прямой учет урожая методом стряхивания шишек в начале периода созревания и их подсчета на земле. Эту работу легко совместить с обязательными 3-летними наблюдениями за качеством шишек и семян.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Алексеев, Ю.Б. Параметры плюсовых деревьев кедр на орехопроductивность в южно-таежном Приобье / Ю.Б. Алексеев // Половое размножение хвойных растений.- Новосибирск, 1985.- С. 68-69.
- Воробьев, В.Н. Методика оценки и отбора деревьев кедр сибирского на урожайность // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции и семеноводства /В.Н. Воробьев //Методы селекции древесных пород.- Рига, 1974.- С. 32-36.
- Горошкевич, С.Н. Селекция кедр сибирского как орехоплодной породы /С.Н. Горошкевич //Лесное хозяйство.- 2000.- № 4.- С. 25-27.
- Горошкевич, С.Н. Внутрипопуляционное разнообразие шишек и семян кедр сибирского. Уровень и характер изменчивости признаков /С.Н. Горошкевич, О.В.Хуторной // Растительные ресурсы. – 1996. – № 3. – С. 1-11.
- Земляной, А.И. Межклоновая изменчивость кедр сибирского по элементам семенной продуктивности: перспективы отбора / А.И. Земляной и др. // Хвойные boreальной зоны.- 2010.- Т. 27.- № 1-2.- С. 77-82.
- Ирошников, А.И. Изменчивость некоторых морфологических признаков и эколого-физиологических свойств кедр сибирского / А.И. Ирошников //Селекция древесных пород в Восточной Сибири.- М.: Наука, 1964.- С. 44-57.
- Ирошников, А.И. Полиморфизм популяций кедр сибирского /А.И. Ирошников //Изменчивость древесных растений Сибири.- Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1974.- С. 77-103.
- Ирошников, А.И. Плодоношение и качество семян хвойных пород в северных и горных районах Сибири / А.И. Ирошников //Плодоношение лесных пород Сибири.- Новосибирск: Наука, 1982.- С. 98-117.
- Ирошников, А.И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедр сибирского /А.И.Ирошников //Кедровые леса Сибири. - Новосибирск: Наука, 1985. - С. 8-40.
- Коломиец, И.А. Преодоление периодичности плодоношения яблони /И.А. Коломиец. - Киев: Урожай, 1966.- 283 с.
- Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев. - М.: Наука, 1972.- 283 с.
- Минина, Е.Г. Определение пола у лесных древесных растений / Е.Г.Минина // Труды Института леса АН СССР.- 1960.- Т. 47.- С. 76-163.
- Некрасова, Т.П. Биологические основы семеношения кедр сибирского /Т.П. Некрасова. - Новосибирск: Наука, 1972.- 272 с.
- Некрасова, Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири / Т.П. Некрасова. - Новосибирск: Наука, 1983.- 186 с.
- Правдин, Л.Ф. Определение урожая шишек в кедровниках по среднему дереву в древостое / Л.Ф. Правдин, А.И.Ирошников // Труды Института леса и древесины СО АН СССР. 1963. Т. 52. С. 132-145.
- Титов, Е.В. Кедр / Е.В.Титов.- М.: Колос, 2007.- 156 с.

Поступила в редакцию 08 февраля 2012 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

УДК 630х165.51:630*17:582.475.4

МОРФОСТРУКТУРА СТВОЛА И КРОНЫ НИЗКОРОСЛЫХ ДЕРЕВЬЕВ *PINUS SYLVESTRIS* L. В УСЛОВИЯХ НЕДОСТАТОЧНОГО УВЛАЖНЕНИЯ

И.В. Тихонова

ИЛ СО РАН

660036 Красноярск, Россия, e-mail: selection@ksc.krasn.ru

Работа посвящена исследованию ростовых корреляций у карликовых сосен *Pinus sylvestris* L. в остепненных борах Хакасии и Тувы. Оценен их вклад в популяционную норму реакции по элементам фитомассы ствола и кроны, а также объемным характеристикам древесного яруса лесного фитоценоза. Несмотря на мало значимую роль этой группы деревьев в приросте биологической продукции древостоя, они могут обладать селективным преимуществом в пессимальных условиях роста.

Ключевые слова: морфологическая изменчивость, ростовые корреляции, норма реакции, фитомасса

This article is devoted to studying of growth correlation of dwarfish pine (*Pinus sylvestris* L.) founded in forest-steppe zone on the south of Siberia. The contribution to population norm of reaction on trunk and crown phytomass as well as volumetric characteristics of tree layer of forest phytocoenoses of dwarfish trees was evaluated. The presence of dwarfish trees in a population essentially increases the population norm of reaction without changing of character of interrelation between attributes. Despite of the little contribution of these trees in stand biological product, they can have selective advantages in drought conditions.

Key words: morphological variability, growth correlations, the norm of reaction, phytomass

ВВЕДЕНИЕ

Сосна обыкновенная, как известно, характеризуется высоким уровнем полиморфизма по многим морфологическим признакам, в том числе по размерам ствола и кроны деревьев. В наиболее жестких экологических условиях встречаются низкорослые карликовые деревья не только древесной, но и кустарниковой формы, высота которых существенно меньше типичных для данных условий деревьев вида (Chisman, Lylo, 1958; Zimmermann, Brown, 1980). Карликовые сосны встречаются на песках, болотах и каменистых склонах (Сукачев, 1905; Кобранов, 1910; Крылов, 1960; Ирошников, 1978; Шульга, 1979). Особый интерес эти формы представляют в связи с их высокой устойчивостью к вредителям и болезням, низкой требовательностью к освещению и почвенному питанию, к теплу и влагообеспечению (Морозов, 1903; Сунцов, 1984; Лобачев, 2000; Ахмедов, 2005), в связи с чем они могут иметь селективное преимущество в пессимальных условиях роста. Однако мало известно о закономерностях роста и габитуального разнообразия карликовых деревьев. Вместе с тем такие сведения необходимы для исследования проблем наследственности и изменчивости популяций вида в динамике их нормы реакции, а также для использования низкорослых деревьев в селекционных работах.

В связи с выше сказанным, целью данной работы было изучение системных морфологических адаптаций к засушливым условиям среды (ростовых корреляций) и изменчивости ствола и кроны низкорослых деревьев в сравнении с типичными

высокорослыми деревьями сосны обыкновенной и оценка адаптивной нормы реакции популяций с учетом карликовых деревьев по фактическим и расчетным данным размеров вегетативных органов и элементов фитомассы.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Карликовые сосны были отобраны на скальных выступах в Ширинском бору (Хакасия). Древостой 7С2Л1Б, IV-Va классов бонитета. Участки чистого соснового и смешанного леса пространственно разделены: смешанный лес занимает равнинную территорию, чистый сосняк – скалы и окружающие их склоны. Пробные площади заложены в чистом сосняке: на скалах – каменисто-лишайниковом; на пологих склонах – разнотравно-злаковом. Возраст типичных деревьев колеблется от 27 до 192 лет. Густота типичных насаждений – 600-900 деревьев на 1 га, полнота 0,3. Карликовые деревья в возрасте от 28 до 196 лет растут на скалах, густота не превышает 120 шт * га⁻¹. Высота карликовых сосен в возрасте 100 лет и более варьирует от 1 до 5 м, диаметр ствола – от 3,4 до 27 см, форма кроны – от овальной до зонтиковидной. Рядом с ними на скалах встречаются типичные сосны с длинной хвоей и побегами.

В Балгазынском бору (Тува) карликовые сосны растут на песчаных дюнах в сосняке мертвопокровном, типичные деревья отобраны в сосняке злаково-осочковом (густота 680 шт.*га⁻¹, полнота 0,6). Древостой 10С, III-IV кл. бонитета. Возраст типичных деревьев – 42-160 лет, карликовых – 27-290 лет. Учитывая климатическую географию вида и островной характер произрастания популяций, данные условия можно считать пограничными для сосны. Для выделения карликовой формы использовали описания А.И. Ирошникова (1978) и В.В. Шульги (1979). Карликовыми считали деревья,

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 11-04-98008-р_сибирь_а

высота которых не превышает $\frac{1}{2}$ от популяционно-среднего значения одного класса возраста, включая кустарниковую форму.

Всего было учтено 12 морфологических признаков вегетативных органов у 34 карликовых и 137 типичных деревьев в ширинской популяции и 60 карликовых и 120 типичных деревьев балгазынской популяции: размеры ствола и кроны, годичных побегов и хвои. Исследования проводили в 2003-2004 гг. Надо отметить, что продолжительность жизни хвои у большинства деревьев составляет 3-4 года (пределы в обеих группах – от 2 до 7 лет). Образцы хвои (по 50 пар хвоинок) отбирали с годичных побегов: у карликов - со всей кроны, у типичных сосен образцы собирали в средней и нижней части по всему периметру кроны. Высушенную хвою взвешивали. Возраст деревьев определяли с помощью возрастного бурава.

Кроме абсолютных значений морфометрических признаков использовали индексные показатели формы кроны и ствола, на основании которых изучали особенности формового разнообразия карликовых деревьев и внутривидовой структуры в целом. С этой же целью использовали корреляционный и регрессионный анализы.

Кроме того, рассчитывали фитомассу деревьев по фракциям. Объем ствола определяли как

$$V_{\text{сте}} = fgh,$$

где f – старое видовое число, определенное по таблицам М.Е. Ткаченко (Лесотаксационный справочник..., 2002), g – площадь сечения ствола на высоте груди (у карликов – на высоте $0,1h$), h – высота дерева. Для более точного определения видового числа у 17 типичных и у всех карликовых сосен предварительно измеряли диаметры ствола на высоте $0,1h$ и $0,33h$ (Кузьмичев, 1977; Усольцев, 1997).

Массу ствола получали умножением его объема на объемный вес древесины. Последний показатель приняли за 0,5, так как по данным многих исследователей он колеблется в небольших пределах и в среднем составляет 0,48-0,52 (Поздняков и др., 1969; Смоляк и др., 1978; Лесотаксационный справочник..., 2002). Объем кроны определяли как объем квадратического параболоида ($I = \pi D^2 l / 8$), а площадь поверхности кроны по (Кузьмичев, 1977) как

$$M = 1,3 * \pi / 4 * D * \sqrt{4l^2 + D^2}.$$

Массу кроны и хвои, а также их индексы поверхности рассчитывали по формулам, предложенным В.М. Горбатенко [1970, с. 22] для остепненных боров Тувы, вычислением доли фитомассы каждого дерева в соответствии с его вкладом в суммарную площадь сечения древостоя на 1 га. Кроме того, были взяты 5 модельных карликовых деревьев, отдельно высушены и взвешены корневая система, ствол, крона и хвоя каждого дерева.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все карлики значительно уступают в росте одновозрастным типичным соснам, их высота относительно нормы варьирует в пределах 0,09-0,46 (табл. 1). Они характеризуются меньшими приростами побегов, более короткой хвоей, большей изменчивостью по диаметру и форме кроны (овальной, шаровидной, зонтиковидной, комбинированной). В этой связи отметим, что наш интерес к исследованию ростовых корреляций у карликовых деревьев был вызван желанием понять, подчиняется ли большое разнообразие их форм законам аллометрического роста, с характерными для типичных деревьев пропорциями размеров ствола и кроны или отлично от них?

Таблица 1 - Характеристика некоторых морфологических признаков карликовых и типичных деревьев в популяциях сосны ($\bar{X} \pm m$)

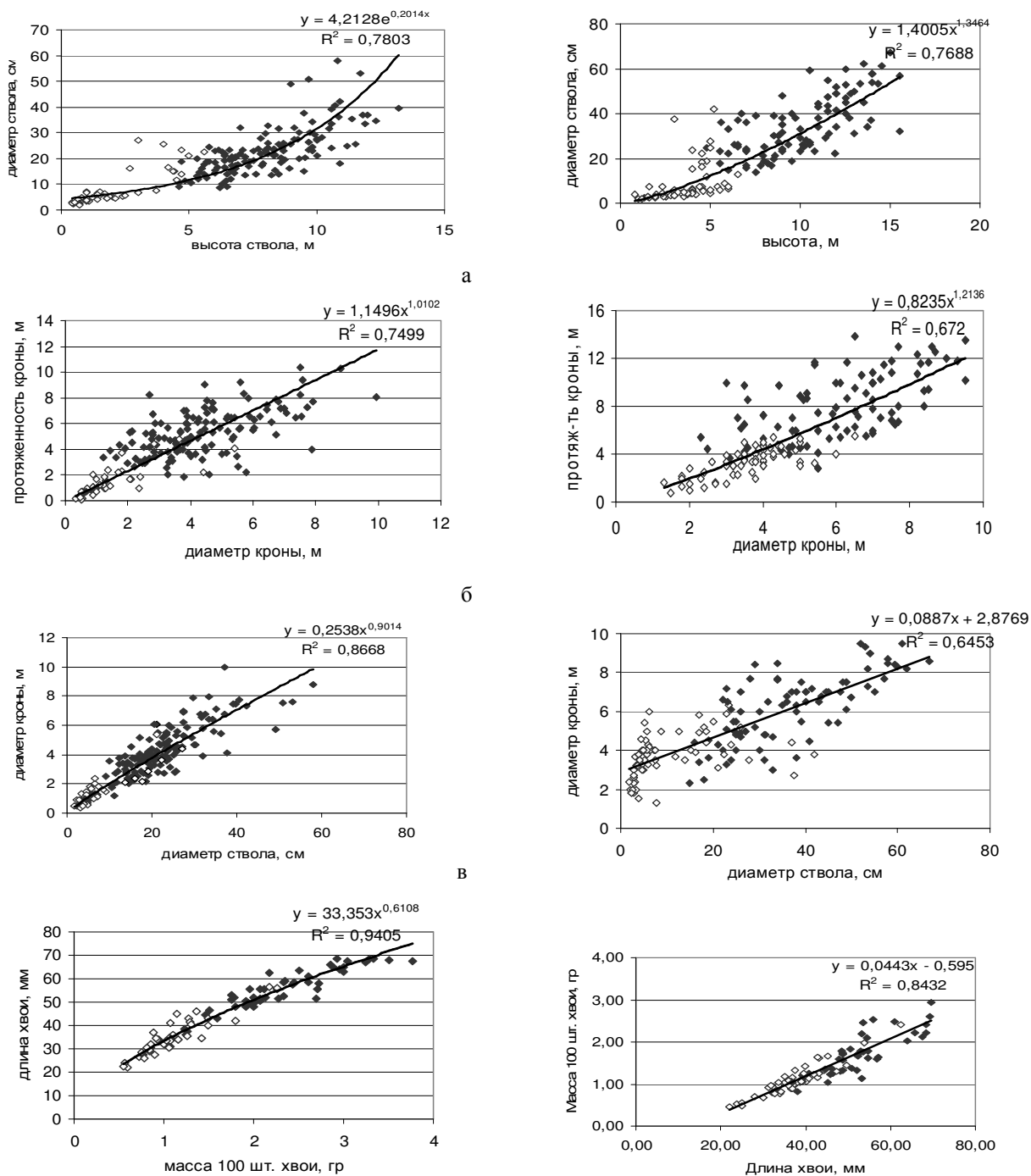
Признаки:	«Норма»		Карлики	
	Хакасия	Тува	Хакасия	Тува
Высота дерева, м	9,4±0,35	12,6 ± 0,38	2,4 ± 0,32	3,6 ± 0,18
Диаметр ствола, см	27,9 ± 1,50	39,7 ± 1,66	9,6 ± 1,82	8,6 ± 1,11
Диаметр кроны, м	4,7 ± 0,21	6,2 ± 0,23	2,0 ± 0,39	3,6 ± 0,14
Протяженность кроны, м	5,2 ± 0,30	8,9 ± 0,34	1,8 ± 0,25	3,1 ± 30,15
Длина побега, см	32,8 ± 3,07	43,0 ± 3,085	27,4 ± 3,08	30,7 ± 2,12
Длина хвои, мм	45,6 ± 2,11	49,5 ± 1,33	34,2 ± 2,12	37,4 ± 0,96

Различия между выборками в обеих популяциях были достоверны ($P < 0,05-0,001$) как по абсолютным размерам ствола и кроны, так и по относительным – относительной высоте ствола, более сбежистого у карликов, и относительной длине кроны – более округлой у карликов. Этот признак некоторые авторы связывают с засухоустойчивостью дерева (Сивцев, Кабузенко, 1967). Вместе с тем, обе выборки в ширинской популяции показали сходство по признаку отношения диаметра ствола к диаметру кроны – его средних значений и дисперсий, а также совпадение границ распределения значений. Как известно, данный показатель может быть использован для определения эффективности работы ассимиляционного аппарата. Известно, что в худ-

ших условиях роста для производства той же массы древесины дереву требуется гораздо большая по размерам крона (Assmann, 1961, цит. по Кузьмичеву, 1977). Из отмеченного выше равенства и удовлетворительного состояния крон следует, что комбинирование относительных форм ствола и кроны в процессе формообразования у карликовых растений позволяет им поддерживать достаточно высокую эффективность работы фотосинтетического аппарата и оптимальное соотношение воспринимающей свет поверхности кроны и прироста ствольной древесины. Однако данный вывод относится только к древесным (не кустарниковым) формам низкорослых сосен. Так, например, у кустарниковых растений сухая масса хвои составила 14-28 %, а масса

кроны –21-37 % от общей массы модельных растений; у древесной формы, соответственно, 8-16 и 15-26 %. В балгазынской популяции кустарниковых

сосен было больше, что главным образом, сказало на повышении изменчивости пропорций диаметров ствола и кроны.



Ш

Б

Рисунок 1 - Сопряженные изменения пар признаков: высоты и диаметра ствола (а), диаметра и протяженности кроны (б), диаметра ствола и диаметра кроны (в), длины и массы 100 шт. хвои (г) у типичных (●) и карликовых (○) сосен в Ширинской (Ш) и Балгазынской (Б) популяциях

Регрессионный анализ данных обобщенных популяционных выборок показал единые ряды сопряженных изменений размеров ствола и кроны у типичных и карликовых деревьев со значениями коэффициентов детерминации R^2 от 0,75 до 0,94 в выборке из Ширинского бора и от 0,65 до 0,84 в выборке из Балгазынского бора (рис. 1). При этом коэффициенты корреляции между парами исследо-

ванных признаков у низкорослых деревьев оказались существенно выше, чем у типичных рослых деревьев (рис. 2) в обеих популяциях. Кроме того, у карликов Ширинского бора корреляционная структура признаков включала большее число признаков по сравнению с типичными деревьями. Интересно, что для отображения корреляционной структуры признаков в пространстве для карликовых сосен

потребовалось третье измерение, корреляционная решетка выборки типичных деревьев уместилась на плоскости.

Следовательно, согласно результатам корреляционного и регрессионного анализов, варьирование морфологических форм кроны у карликовых деревьев осуществляется при достаточно строгом соблюдении пропорций всех учтенных признаков ствола и кроны. В норме морфологические корреляции гораздо слабее, и единственным индексным показателем, тесно связанным с первичными таксационными признаками, является отношение диаметра к высоте ствола. У карликов - это относительный диаметр кроны и соотношение диаметров ствола и кроны. Причем последний признак у карликов связан обратной связью с высотой дерева ($r = -0,71$). Т. е., чем выше карликовое дерево, тем большую долю в его объеме и массе будет занимать крона, тем меньше будет ее КПД. Наличие самой такой корреляции указывает на существование «напряжения» роста в высоту у карликовых особей. У типичных деревьев этот признак достаточно широко комбинируется с другими, поэтому не показывает какой-либо существенной корреляции.

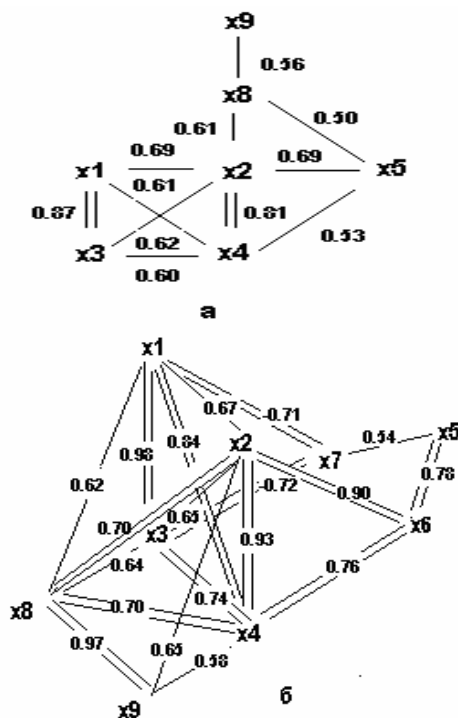


Рисунок 2 - Корреляционная структура морфологических признаков ствола и кроны типичных (а) и карликовых (б) деревьев Ширинской популяции: x1- высота ствола, x2 – диаметр ствола, x3 – протяженность кроны, x4- диаметр кроны, x5 – относительный диаметр ствола, x6- относительный диаметр кроны, x7- отношение диаметра ствола к диаметру кроны, x8 – длина хвои, x9- масса хвои; -- $R_x > 0,5$; == $R_x > 0,7$

Поскольку корреляции большинства учтенных нами признаков варьируют с возрастом (Кузьмичев, 1977; Усольцев, 1997), был проведен анализ корреляций остатков после аппроксимации значений признаков и удаления из них возрастных трендов.

Наибольшая возрастная зависимость установлена для высоты и диаметра ствола, диаметра и формы кроны, а также для длины хвои и массы единицы длины хвои. Надо отметить, что карликовые сосны отличались лучшей аппроксимацией вышеперечисленных признаков и более высокими значениями R^2 (от 0,435 до 0,872) по сравнению с типичными соснами (от 0,302 до 0,481). Вопреки ожиданию, результаты анализа корреляций остатков не показали достоверных различий между сравниваемыми выборками: K_d (по Ростовской, 2000), рассчитанный из матрицы коэффициентов корреляции, взятых по модулю, равнялся 0,427 для типичных сосен и 0,346 для низкорослых. Поэтому высокая сопряженность исходных значений признаков у карликовых деревьев, по-видимому, может объясняться не только большей «канализованностью» развития карликов, как предполагалось, но и различиями в возрастном составе выборок.

Свойство сосны формировать карликовые организмы, способные переносить существенные ограничения в условиях роста, свидетельствует об очень широкой норме реакции и экологической пластичности вида. Как видно из рисунка 3, наличие карликовых сосен существенно раздвигает рамки популяционной нормы реакции за счет нижней ее границы, без изменения характера взаимосвязи между признаками. Результаты исследования показывают, что минимальное значение высоты карликового дерева в данных насаждениях и почвенно-климатических условиях роста перекрывается максимальным для популяции значением одновозрастной нормы в 21 раз. Отметим, что это не просто сокращение размеров дерева, но и, соответственно, его потребностей в питании и влагообеспеченности, а следовательно, возможность расширения нормы реакции и диапазона биологического потенциала соснового биогеоценоза без резкого изменения его состава.

Для того, чтобы приблизительно оценить степень различий между карликами и нормой по их затратам на рост и жизнедеятельность, в Ширинской популяции был проведен пересчет морфологических признаков ствола и кроны в объемные характеристики (Котов и др., 1982), а затем в показатели массы и площади поверхности (Горбатенко, 1970; Кузьмичев, 1977; Пузанова, Кузьмичев, 1979; Усольцев, 1997).

В результате расчетов получилось, что по среднему суммарному объему надземной части одного дерева карлики и норма различаются в 19 раз, максимальные индивидуальные различия достигают 45700 раз. Среднее типичное дерево превысило среднее карликовое по надземной фитомассе в 14 раз, наибольшие различия составили 4100 раз. Масса хвои средних для выборок деревьев различалась в 20 (максимально - в 3200 раз). Для обеих выборок отмечены высокие значения эксцесса и правосторонней асимметрии по всем учтенным признакам.

В целом, типичные насаждения (в расчете на 1 га) превысили карликовые по общей фитомассе

деревьев – в 56 раз, фитомассе хвои – в 78 раз, массе стволов – в 52 раза, объему кроны – в 75 раз, индексу поверхности кроны – в 37 раз, индексу поверхности хвои – в 11 раз (табл. 2). Из этого следует, что поверхностно-объемное отношение хвои у карликов увеличивается по сравнению с нормой примерно в 7 раз (78:11). В результате, несмотря на достаточно большую продукцию общей фитомассы и фитомассы ствола, приходящейся на единицу массы хвои в карликовом насаждении, оно дает меньший прирост фитомассы на единицу площади ассимиляционной поверхности хвои.

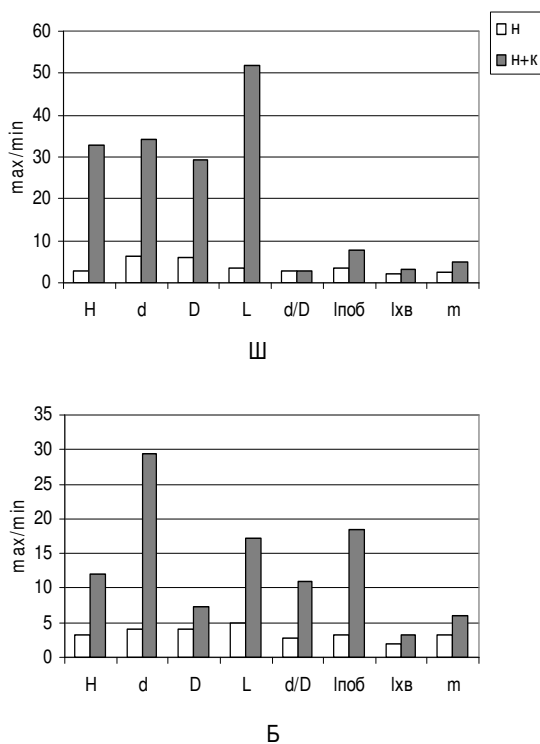


Рисунок 3 - Адаптивная норма популяционных выборов (max/min) после включения карликовых деревьев: Н и d- высота и диаметр ствола; V_{ств} и V_{кр} - объемы ствола и кроны; D и L - диаметр и протяж-ть кроны; l_{ноб} - длина побега; l_{хв} - длина хвои; m - масса 100 шт. хвои, n - «норма», n+k - объединенная выборка с карликами в Ширинской (Ш) и Балгазынской (Б) популяциях

Кроме того, из различий в пропорциях произведенной карликами и типичными деревьями фитомассы (56) и площади поверхности хвои (11) можно предположить, что популяционная норма реакции по количеству элементов питания, приходящихся на 1 дерево, выше, чем по количеству испаряемой деревом влаги. Эту разницу определяет закономерность изменения поверхностно-объемного отношения хвои с изменением ее массы. Конечно, для выяснения данного вопроса необходимо учитывать влияние анатомического строения поверхности хвои: толщины кутикулы, размеров и числа устьиц и др. признаков (Голомазова и др., 1978; Котов и др., 1982; Гуревич и др., 1996; Бендер, 2003), это задача для дальнейшей работы. По той же причине мы не можем сделать однозначных выводов отно-

сительно эффективности работы фотосинтетического аппарата сравниваемых выборок. Однако можем предположить, что большая экономность структуры хвои (меньшая масса при сохранении площади поверхности) и эффективность ее работы, выявленные из весовых пропорций элементов фитомассы и соотношения диаметров ствола и кроны, перекрываются еще большими затратами на дыхание и испарение растений на единицу произведенной ими фитомассы. Об этом свидетельствует большая величина площади поверхности хвои, приходящейся на единицу общей фитомассы.

Из единства ряда изменения массы и размеров хвои (рис. 1г) с высокими коэффициентами корреляции вытекает пропорциональность изменения объема хвои с ее размерами и невысокая изменчивость ее плотности, а значит, и сходство анатомического строения хвои, ее относительных характеристик. Таким образом, в целом можно говорить о пропорциональных изменениях признаков в обеих сравниваемых группах и единстве их структурной организации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наличие карликовых деревьев существенно повышает популяционную адаптивную норму реакции за счет расширения нижней границы абсолютных размеров ствола и кроны без изменения характера взаимосвязи между признаками.

Минимальное значение высоты карликового дерева перекрывается максимальным для популяции значением одновозрастной нормы в 21 раз. В расчете на 1 га карликовые деревья дают в 56 раз меньшую общую продукцию, в 78 раз меньшую фитомассу хвои, в 75 раз меньший объем и в 37 раз меньшую площадь поверхности кроны, в 11 раз меньшую площадь поверхности хвои. Соответственно уменьшаются потребности деревьев в почво- и влагообеспеченности, расширяется диапазон биологического потенциала соснового биогеоценоза, повышается его устойчивость к лимитирующим факторам роста.

Высокое формовое и размерное разнообразие карликов лишь на первый взгляд выглядит бессистемным, на самом деле подчиняется характерным для вида законам аллометрического роста и направлено на поддержание оптимального продукционного процесса в соответствии с имеющимися ресурсами. Группа карликовых сосен характеризуется большей сопряженностью всех учтенных признаков ствола и кроны. Комбинирование относительных форм ствола, кроны и хвои в процессе онтогенеза позволяет низкорослым деревьям поддерживать достаточно высокую эффективность работы ассимиляционного аппарата и оптимальное соотношение воспринимающей свет поверхности кроны и массы ствола. Снижение продуктивности кроны является одним из ограничивающих рост факторов у карликовых растений.

На основании косвенных признаков можно предположить, что у сосны популяционная норма

реакции по потребности в элементах питания выше, чем по водному режиму, разницу определяет закономерность изменения поверхностно-объемного отношения хвои с изменением ее размеров и массы. Большая площадь поверхности хвои, приходящаяся на единицу общей фитомассы в карликовом насаждении, может свидетельствовать о больших затратах на дыхание и испарение карликовых растений в производстве единицы общей фитомассы.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Ахмедов, Т. Ш. Конкурентные взаимодействия растений сортов яровой пшеницы с разным числом генов карликовости в диаллельных модельных популяциях и их учет при отборе / Т.Ш. Ахмедов.- Автореф. дисс... к. с.-х. н. - М., 2005. - 21 с.
- Бендер, О. Г. Морфо-анатомические и ультраструктурные характеристики хвои сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в Горном Алтае / О.Г. Бендер. Автореф. дисс... к.б.н. – Красноярск, 2003. - 20 с.
- Голомазова, Г.М. Интенсивность фотосинтеза узкокронных и ширококронных форм *Pinus silvestris* L. / Г.М. Голомазова, Е.Г. Минина, М.А. Шемберг // Физиология растений. – 1978. - Т. 2. - Вып. 1. - С. 85-90.
- Горбатенко, В.М. Биологическая продуктивность основных фитоценозов в связи с климатическими условиями районов их произрастания / В.М. Горбатенко. Автореф. дисс... к.с.-х. н. – Красноярск, 1970. - 27 с.
- Гуревич, А.С. Соотношение роста и фотосинтеза как преадаптивная реакция растений / А.С. Гуревич и др.//Тр. I Всерос. конф. по ботаническому ресурсоведению. - СПб., 1996. - С. 193-194.
- Ирошников, А.И. О генотипическом составе популяций сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала / А.И. Ирошников // Селекция хвойных пород Сибири.- Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1978. - С. 76-85.
- Кобранов, Н.П. Из области лесного семеноведения. Влияние величины и веса шишек на качество и количество семян у горной сосны / Н.П. Кобранов.- Отд. Оттиск из Лесного журнала. - СПб.: Типография СПб. Градоначальства, 1910. - 25 с.
- Котов, М. М. Ксероморфность хвои у сосны обыкновенной различной степени засухоустойчивости / М.М. Котов и др.// Экология. - 1982.- №4.- С. 83-85.
- Крылов, Г.В. Леса Сибири и Дальнего Востока / Г.В. Крылов. - Л.: Гослесбумиздат, 1960.- 152 с.
- Кузьмичев, В.В. Закономерности роста древостоев / В.В. Кузьмичев. - Новосибирск: Наука, 1977. - 157 с.
- Лесотаксационный справочник для южно-таежных лесов Средней Сибири. - М.: ВНИИЛМ, 2002. - 166 с.
- Лобачев, Ю. В. Селекционная ценность и проявление генов низкорослости у яровых пшениц в Нижнем Поволжье / Ю.В. Лобачев. Автореф. дисс... докт. с.-х. н.- Саратов: СГАУ, 2000. - 46 с.
- Морозов, Г.Ф. Лесоводственная дендрология. Отношение древесных пород к свету. О типах насаждений / Г.Ф. Морозов // Конспект лекций. - СПб.: СПб. лесной ин-т, 1903-1904. - 456 с.
- Поздняков, Л.К. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии / Л.К. Поздняков, В.В. Протопопов, В.М. Горбатенко - Красноярск: Красн. Книжн. изд-во, 1969.- 152 с.
- Пузанова, Т.А. Вычисление запаса ствола древесины в молодых сосняках / Т.А. Пузанова, В.В. Кузьмичев // Известия СО АН СССР, сер. Биол.- 1979. - Вып 2. - Т. 310. - № 10. - С. 27-31.
- Ростова, Н.С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. Популяции видов *Leucanthemum* (Asteraceae) в природе и в условиях культивирования / Н.С. Ростова // Бот. журнал. - 2000. - №1. - С. 46-54.
- Сивцев, М.В. Некоторые элементы водного обмена и форма растений в связи с засухоустойчивостью / М.В. Сивцев, С.Н. Кабузенко // Рост и устойчивость растений. - Киев: Наукова Думка, 1967. - Вып. 3. - С. 256-262.
- Смоляк, Л.П. Объемный вес древесины и коры сосны в различных экологических условиях / Л.П. Смоляк, Е.Г. Петров, А.И. Русаленко // Лесное хозяйство.- 1978. - № 4. - С. 70-71.
- Сукачев, В.Н. О болотной сосне / В.Н. Сукачев // Лесной журнал. -1905. -Вып. 3. - С. 354-372.
- Сунцов, А.В. Формовое разнообразие сосны обыкновенной в Центральной Туве /А.В. Сунцов // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. - Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1984. - С. 124-132.
- Усольцев, В.А. Биоэкологические аспекты таксации фитомассы древостоев / В.А. Усольцев.- Екатеринбург: УрО РАН, 1997. - 215 с.
- Шульга, В.В. О карликовой форме сосны и “ведьминой метле” / В.В. Шульга // Лесоведение.- 1979.- № 3. - С. 82-86.
- Chisman, H. A Dwarf Form of Eastern White Pine (*Pinus strobus* L.) / H. Chisman, N. Lylo // Journal of Forestry. - 1958.- Vol. 56. - N2. - P. 110-112.
- Zimmermann, M.H. Trees structure and function / M.H. Zimmermann, C.L. Brown.- Berlin-New York: Springer, 1980. - 336 p.

Поступила в редакцию 28 декабря 2011 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

ПЕРСПЕКТИВЫ МИКРОКЛОНАЛЬНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ХВОЙНЫХ В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO* ЧЕРЕЗ СОМАТИЧЕСКИЙ ЭМБРИОГЕНЕЗ

И.Н. Третьякова, Е.В. Ворошилова, Д.Н. Шуваев, М.Э. Пак

Учреждение Российской академии наук Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: culture@ksc.krasn.ru

Эксперименты по культивированию незрелых зиготических зародышей сибирских видов хвойных (*Larix sibirica*, *L. gmelinii*, *L. sukaczewii*, *Pinus sibirica*, *P. pumila*, *Picea ajaensis*) были проведены на средах LV, DCR и AI с разной концентрацией гормонов и в разном соотношении их друг с другом. Для индукции эмбриогенного каллуса каждый вид нуждался в оптимизации среды, дополненной глютамином, гидрализатом казеина и аскорбиновой кислотой. Активная пролиферация эмбриональной массы (ЭМ) шла на тех же средах с уменьшенной концентрацией цитокининов. Соматические зародыши вызревали на базальной среде с АБК и ПЭГ. Несмотря на видовую специфику, морфогенез эмбриогенных структур шел по одной схеме: растяжение соматических клеток, и их асинхронное деление, образование глобулярных и торпедообразных зародышей и формирование их биполярной структуры. Экспланты только единичных донорских растений формировали эмбриогенный каллус. Успех соматического эмбриогенеза зависел от стадии развития экспланта, компонентов среды, гормональной регуляции и генотипа дерева.

Ключевые слова: соматический эмбриогенез, питательная среда, гормоны, *Larix*, *Pinus sibirica*

Experiments of culturing the immature isolated embryos of Siberian coniferous species (*Larix sibirica*, *L. gmelinii*, *L. sukaczewii*, *Pinus sibirica*, *P. pumila*, *Picea ajaensis*) were carried out on media LV, DCR AI and with different hormone concentrations and their different proportions. For induction of embryogenic callus every species needs the optimized medium supplemented with L-glutamine, casein hydrolysate, ascorbate acid and hormones. The active proliferation of embryonal mass (EM) is observed on the same medium with reduced concentration of cytokinins. The somatic embryos from embryonal mass mature on basal medium with ABA and PEG. In spite of species specificity the morphogenesis of embryogenic structures had the same scheme: elongation of somatic cells and its, assimetric division. development of globular, torpedo and bipolar somatic embryos. However, not all donor-plants of coniferous species can form morphogenic callus and somatic embryos. The success of the somatic embryogenesis is due to the stage of explant development, medium components, hormonal regulation and tree genotypes

Key words: somatic embryogenesis medium, hormones, *Larix*, *Pinus sibirica*

ВВЕДЕНИЕ

Соматический эмбриогенез - уникальная способность растительных клеток передавать имеющуюся у них генетическую информацию и давать начало целым организмам является одним из перспективных направлений в лесной биотехнологии микроклонального размножения в культуре *in vitro* за последние 20 лет. При этом соматические клетки растений становятся на путь эмбриогенеза и формируют массовые растения, идентичные материнскому генотипу.

К настоящему времени регенерация растений через соматический эмбриогенез у хвойных получена у 16 видов рода *Pinus*, у 11 видов рода *Picea*, у 4 видов и 2 гибридов рода *Abies*, у 6 видов и гибридов рода *Larix*, а также у *Pseudotsuga menziesii* (Klimaszewska, Суг, 2002). Для индукции соматического эмбриогенеза у хвойных используют мегагаметофиты, зрелые и незрелые зародыши, отдельные органы (семядоли и гипокотиль), хвоя молодых растений (Lelu et al., 1994; Lelu-Walter, Pagues, 2009; Stasolla, Yeung, 2003; Carneros et al., 2009), а также сегменты вегетативных побегов взрослых деревьев (Malabadi, Van Staden, 2005).

Исследования по соматическому эмбриогенезу у хвойных видов в России начали проводиться в

начале XXI века в Институте леса СО РАН (г. Красноярск). Были индуцированы соматические зародыши у лиственницы сибирской (Белоруссова, Третьякова, 2008), лиственницы Гмелина и лиственницы Сукачева, кедра сибирского (Третьякова, Ижболдина, 2009). Выявлено, что первым цитологическим маркером соматического эмбриогенеза у лиственницы сибирской является растяжение соматических клеток зиготического зародыша, их неравное деление и образование инициальных клеток и клеток трубок. В дальнейшем инициальные клетки делились и формировали глобулы соматических зародышей (Белоруссова, Третьякова, 2008).

Однако, несмотря на активные исследования по соматическому эмбриогенезу у хвойных за рубежом и в России (Красноярск), регенерация растений путем соматического эмбриогенеза все еще остается не решенной для ряда видов. Критическим моментом является переключение соматических клеток на путь соматического эмбриогенеза и созревание соматических зародышей, а также получение полноценных зародышей, способных к прорастанию и продуцированию растений.

Цель настоящего изучения заключалась в оптимизации протоколов получения соматических зародышей и растений у видов хвойных, произрастающих на территории Сибири и выявление механизмов индукции и регуляции соматического эмбриогенеза у представителей данных видов.

ОБЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследований служили 25 деревьев лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb), 10 деревьев лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* Rupr.) и 4 дерева лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis), произрастающих на территории Хакасии и дендрария Института леса СО РАН (г. Красноярск), а также 13 деревьев сосны сибирской, кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), произрастающих в естественном древостое Западного Саяна и 7 клонов (каждый включает 12-15 рамет), произрастающих на клоновой прививочной плантации Западно-Саянского опытного лесного хозяйства. Кроме того, в качестве объекта исследования использовали деревья кедрового стланика *P. pumila*, (Rall Regel) из естественных насаждений из окрестностей поселка Новая Чара Кадырского района Читинской области и ели сибирской и ели аянской из дендрария Погорельского ОЭП.

На клонах кедра сибирского проводили опыты по контролируемому опылению, с использованием в качестве опылителей пыльцы четырех плюсовых деревьев (№ 492, 277, 1кш и 2кш) и двух уникальных деревьев с однолетним развитием женской шишки (№106 и 107).

В качестве материала для индукции соматического эмбриогенеза были взяты семена, зиготические зародыши которых находились на стадии развития глобулы и семядолей. Собранные семена очищали от покровных чешуй, поверхностно стерилизовали 5 % спиртовым раствором йода в течение 3 минут. После 3-х кратной промывки в стерильной дистиллированной воде, мегагаметофиты обрабатывали перекисью водорода в течение 5-10 минут. Зародыши извлекали из мегагаметофитов в стерильных условиях, помещали на увлажненную фильтровальную бумагу в чашках Петри и затем переносили на питательную среду.

Индукция эмбриональной массы Для инициации эмбриогенного каллуса у видов лиственницы использовали минеральные основы базовых сред АИ (патент № 2010114891), у кедра сибирского и кедрового стланика $\frac{1}{2}$ LV, ели аянской DCR с добавлением мезоинозита (0,1 – 1 г/л), аскорбиновой кислоты (0,4 г/л), казеина (1 г/л), L-глутамин (0,5 г/л), сахарозы (30 г/л) и агара (7 г/л). В качестве регуляторов роста использовали 2,4-Д (2 -3 мг/л) и БАП (1 мг/л). рН среды приводили к 5.8 до автоклавирования при 121°C, 110 кПа в течение 20 мин. В каждой чашке Петри культивировали 5 зародышей на 20 мл индукционной среды в темноте при 25±1°C.

Пролиферация эмбриональной массы Для пролиферации эмбриогенного каллуса применяли указанные базовые среды содержащие 2,4-Д (2 мг/л), БАП (0,5 мг/л) и сахарозу (20 г/л). Культуры инкубировали в темноте при температуре 24 ± 1°C. Пересадки на свежую питательную среду проводили каждые 14 дней.

Предсозревание соматических зародышей Через 7 дней после субкультивирования на пролиферационной среде, кусочки активно растущей эм-

бриональной массы, весом 100-300 мг, переносили на безгормональную базовую среду с активированным углем (10 г/л) и повышенным содержанием сахарозы (34 г/л), для остановки пролиферации и перехода соматических зародышей к вызреванию. Экспланты культивировали в течение 1 недели на свету малой интенсивности (10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) при 16ти часовом фотопериоде.

Созревание соматических зародышей Эксперименты по созреванию соматических зародышей лиственницы выполняли на базовой среде АИ, содержащей сахарозу (40-60 г/л), АБК (40-60 μM), ИМК (1 μM) и ПЭГ (5-10 %) в различных вариациях. В качестве желирующего агента использовали Gelrite (3-4 г/л). Культивирование осуществляли на свету малой интенсивности (20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) при 16ти часовом фотопериоде, при 25±1°C. Регуляторы роста растений (АБК и ИМК) и L-глутамин стерилизовали фильтрованием и добавляли в охлажденную питательную среду после автоклавирования.

Прорастание соматических зародышей Для прорастания соматических зародышей использовали базовую питательную среду свободную от растительных регуляторов роста, дополненную активированным углем (10 г/л) и сахарозой (34 г/л). Соматические зародыши считали проросшими, как только наблюдалось появление корешка. Полученные растения-регенеранты помещали в увлажненную экочуву (песок:вемикулит:торф=1:1:1).

Цитологический анализ Для проведения цитологического анализа использовали давленные препараты. Для приготовления давленных препаратов экспланты помещали на предметное стекло и 1-2 мин выдерживали в красителе (сафранин с добавлением метиленового синего). Далее добавляли глицерин, и накрывали препарат покровным стеклом.

Просмотр микроскопических образцов осуществляли на микроскопе МИКМЕД-6. Статистическую обработку данных проводили по стандартным методикам при помощи Microsoft Excel. Для оценки достоверности полученных данных использовался однофакторный дисперсионный анализ. Морфологические изменения фиксировались цифровой фотокамерой Fudjifilm.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Соматический эмбриогенез видов лиственницы

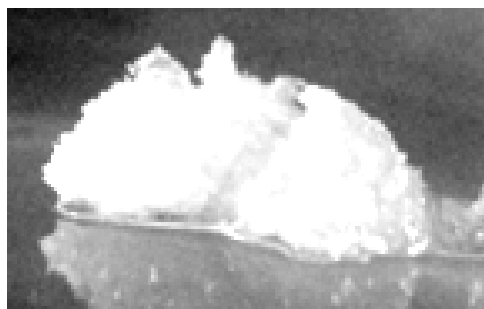
Индукция эмбриогенного каллуса (ЭК) и пролиферация эмбриональной массы (ЭМ)

При введении в культуру *in vitro* эксплантов зародышей семян видов лиственницы (на глобулярной стадии развития, на стадии инициации семядолей, стадии развитых семядолей и зрелых зародышей), наиболее интенсивно образование эмбриогенного каллуса происходило на стадии развитых семядолей (96-98 %). Морфологические наблюдения за формированием ЭК показали, что его индукция происходила на 8-14-е сутки культивирования. Образование ЭК происходило равномерно по всей поверхности экспланта или в области корешка и

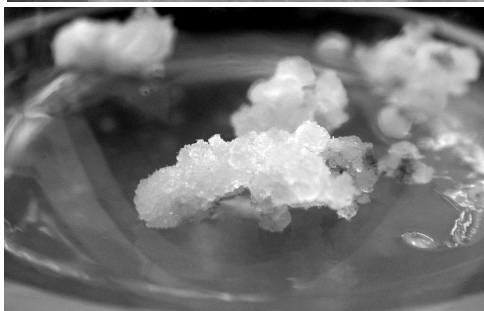
гипокотилля. Полученный каллус имел белый цвет, рыхлую бугристую структуру (рис. 1а).

Активная пролиферация ЭК была обнаружена только у лиственницы Сукачева генотипа С_{нп1} на среде АИ у 18 % эксплантов (рис. 2) У данного генотипа лиственницы Сукачева были получены четыре клеточные линии, в которых шло активное образование соматических зародышей:

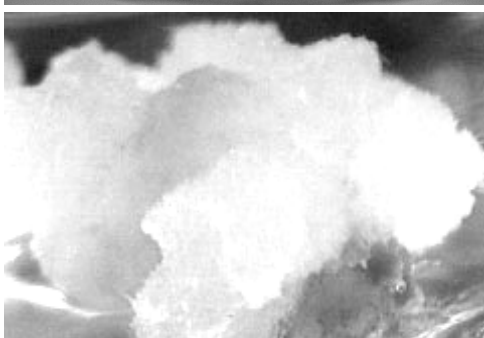
- клеточная линия 1 (08-03-00-01) – получена в 2008 году на среде АИ в результате свободного опыления лиственницы Сукачева (С_{нп1});
- клеточные линии 2 (09-03-00-02), 3 (09-03-00-03) и 4 (09-03-00-04) - получены в 2009 году на среде АИ в результате свободного опыления лиственницы Сукачева (С_{нп1}).



а



б



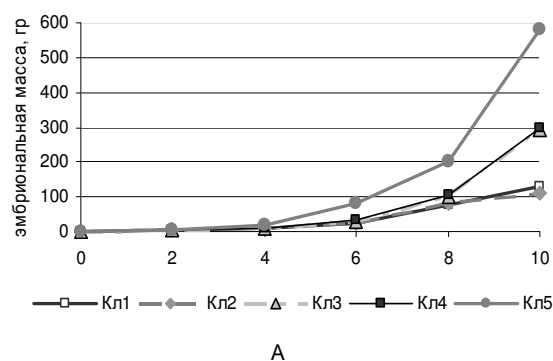
в

Рисунок 1 - Эмбрионные каллусы а – лиственницы Сукачева, б – кедр сибирского, в – кедрового стланика

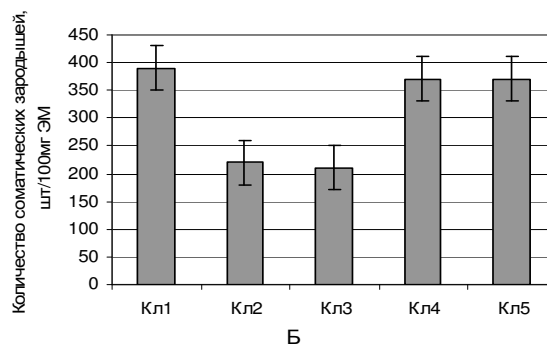
Кроме того, в 2009 г. на среде АИ была получена гибридная клеточная линия 5 в результате опыления лиственницы Сукачева пыльцой лиственницы сибирской.

Клеточные линии отличались по пролиферационной активности. Вес ЭМ у лиственницы Сукачева от одного экспланта Кл1 через 4 недели пролиферации достиг – 12,2 г, у Кл3 – 16,5 г (рис. 3). Интенсивность прироста ЭК лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина была значительно ниже: у лиственницы Гмелина от $0,165 \pm 0,005$ до $0,467 \pm 0,005$ у разных деревьев, у лиственницы

сибирской от $0,150 \pm 0,005$ до $0,350 \pm 0,005$. Через шесть недель культивирования вес ЭМ лиственницы Сукачева превышал массу ЭК лиственницы Гмелина более чем в 77 раз. Спада пролиферационной активности за 36 месяцев культивирования у лиственницы Сукачева не наблюдалось. Число соматических зародышей в 100мг пролиферирующей эмбриональной массы лиственницы Сукачева варьировало (рис. 3) от 210шт ЭМ (Кл3) до 390 шт. ЭМ (Кл1). Число соматических зародышей в эмбрионных каллусах у лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина было значительно ниже: в 185 раз ($1 \pm 1,6$ у лиственницы Гмелина) и в 5 раз ($75 \pm 5,6$ у лиственницы сибирской).



А



Б

Рисунок 2 - Клеточные линии (Кл) у лиственницы в культуре in vitro. А – число соматических зародышей, Б - эмбрионная масса, гр.

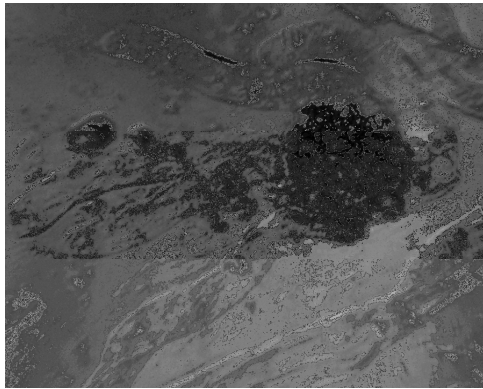
Цитоэмбриологический контроль соматического эмбриогенеза

Цитоэмбриологический контроль соматического эмбриогенеза показал, что формирование каллуса у всех исследуемых видов лиственницы идет одинаково и начинается с удлинения клеток экспланта и их неравного деления. Именно неравное деление клеток является ключевым моментом, запускающим весь процесс соматического эмбриогенеза. В результате, такого деления происходит образование длинной эмбриональной трубки (длиной 200 мкм) и прилегающей к ней на одном из концов эмбриональной инициали. Подобно зиготическому эмбриогенезу клетки эмбриональной инициали активно делятся и формируют глобулярную структуру зародыша (рис. 3).

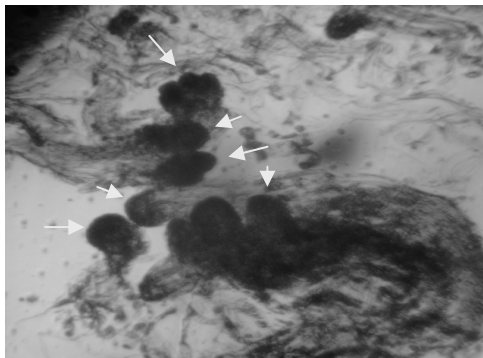
Созревание соматических зародышей

Введение ЭК лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина на питательные среды для созре-

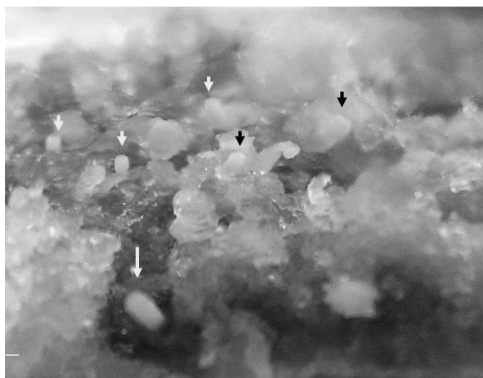
вания соматических зародышей не привело к формированию зрелых зародышей. Использование среды с небольшой концентрацией АБК (5 мг/л), приводило к потере эмбриогенной способности и переходу ЭК к автотрофному типу питания - культуры приобретали зеленую окраску. На питательных средах с более высокими концентрациями АБК (15-24 мг/л), созревания соматических зародышей также не происходило.



а



б



в

Рисунок 3 - Формирование каллуса у лиственницы: а – формирование эмбриональных глобул и трубок, б – торпедообразные структуры зародышей; в – зрелые соматические зародыши

Таким образом, формирования зрелых соматических зародышей у лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина на используемых средах, рекомендуемых зарубежными авторами для созревания соматических зародышей лиственницы европейской и ее гибридов (Lelu-Walter et al., 2009), не происходило.

Созревания соматических зародышей лиственницы Сукачева проводили на среде АИ с использованием различных концентраций АБК, ПЭГ,

Gelrite и сахарозы. При этом на среде, содержащей АБК (16 мг/л), повышенное содержание сахарозы (60 г/л) и желирующего агента (7 г/л Gelrite), развитие соматических зародышей не происходило. Наблюдалось иссушение ЭМ, соматические зародыши не переходили к созреванию и погибали. Применение в качестве осмотического агента ПЭГ, оказалось более продуктивным. Однако низкие его концентрации (5-7,5 %) все же были малоприспособными для достижения созревания соматических зародышей, в этом случае наблюдались обводнение и деградация ЭМ, соматические зародыши распадались на отдельные клетки.

Оптимальной для развития соматических зародышей оказалась среда, содержащая 60 мкМ АБК, 10 % ПЭГ, 40 г/л сахарозы и 4 г/л Gelrite. На данной среде уже через три-четыре недели культивирования происходило формирование семядольных соматических зародышей. Эмбриональная масса к этому времени уже состояла из глобулярных зародышей, а также зародышей на стадии торпеды, длина которых достигала 400 мкм. Через две недели культивирования соматические зародыши увеличивались в размерах до 0,7-0,4 мм. Происходили закладка и формирование семядольного кольца. На 50 сутки культивирования на среде для созревания соматические зародыши достигали размера 1,1 – 1,5 мм, имели хорошо выраженную биполярную структуру тела.

Сроки появления зрелых соматических зародышей сильно варьировали в зависимости от экспланта. Так, для созревания соматических зародышей у Кл1 требовалось 38-41 день, для Кл2 – 48-55 дней и для Кл3 – 60 и более дней. У Кл4 созревания соматических зародышей даже спустя три месяца культивирования на среде МА не происходило.

Проращение соматических зародышей

Соматические зародыши с хорошо развитыми семядолями переносили на среду для проращивания (АИ базового состава, без растительных регуляторов роста с добавлением активированного угля (10 мг/л)). Через 7-10 дней культивирования происходило удлинение гипокотыля и развитие семядолей. Еще через несколько дней наблюдалось развитие корешка (на свету гипокотиль и корешок приобретали красный оттенок). Однако в 90 % случаев нормального развития растений не происходило – гипокотиль изгибался или утолщался, а вместо корня формировался каллус. Такие проростки были нежизнеспособными и погибали.

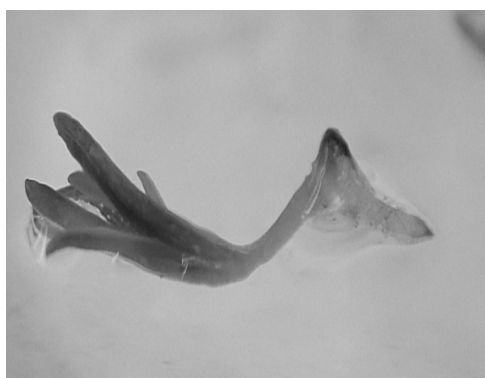
Снижение концентрации макро-, микроэлементов и железа (в два раза), а также исключение источников органического азота и витаминов положительно сказывались на проращивании соматических зародышей - в 70 % происходило нормальное развитие соматических зародышей в проростки. На данной среде на пятые-седьмые сутки культивирования отмечены удлинение гипокотыля и появление корешка (рис. 4 а).

Появление эпикотыля происходило через две-три недели культивирования на среде для проращивания. Соматические зародыши с хорошо развитым

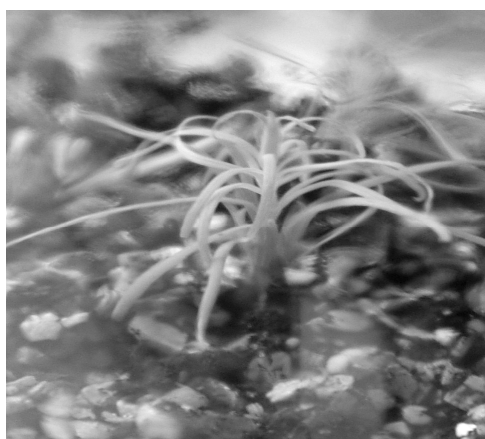
корешком и эпикотилем считали полноценными растениями и переносили в экочуву (рис. 4 б). Таким образом, впервые были получены пять клеточных эмбрионных линии лиственницы Сукачева и ее гибрида с лиственницей сибирской, способных продуцировать массовые соматические зародыши.

Соматический эмбриогенез кедр сибирского

При введении в культуру незрелых изолированных зародышей сосны сибирской на среду 1/2 LV наиболее активное формирование каллуса (75-80 %), так же как у видов лиственницы, шло на предсемядольной и более поздних стадиях развития, когда длина зиготического зародыша составляла 3-4мм, т.е. зародыш занимал 1/2 длины коррозийной полости (конец июля - начало августа).



а



б

Рисунок 4 - Соматический проросток лиственницы Сукачева а- на пятые-седьмые сутки, б- через 2-3 недели культивирования

Наблюдения за динамикой роста каллуса на среде LV показали, что процессы инициации и пролиферации каллуса у зародышей семян деревьев сосны сибирской, произрастающих в естественном древостое и на клоновой плантации идут неодинаково (рис. 5).

Через 1 месяц пролиферации вес эмбрионного каллуса у большинства деревьев сосны сибирской из естественного древостоя составил от 0,3 г до - 0,76 г., на клоновой плантации.

Введение в культуру *in vitro* зародышей гибридных семян полученных в результате контролируемого опыления двух (из семи) клонов сосны сибирской пыльцой дерева акселерата с однолетним циклом развития женской шишки позволило получить активно растущий ЭК. Вес такого каллуса

в 5-6 раз превышал вес ЭК деревьев из естественного древостоя (рис. 6).

Цитологический контроль формирующегося каллуса сосны сибирской показал, что на 7-10 суток культивирования происходило удлинение соматических клеток, их ассиметричное деление и образование глобул соматических зародышей. Также как у видов лиственницы, у сосны сибирской на среде LV был получен каллус, однако дальнейшее развитие эмбрионных структур не происходило.

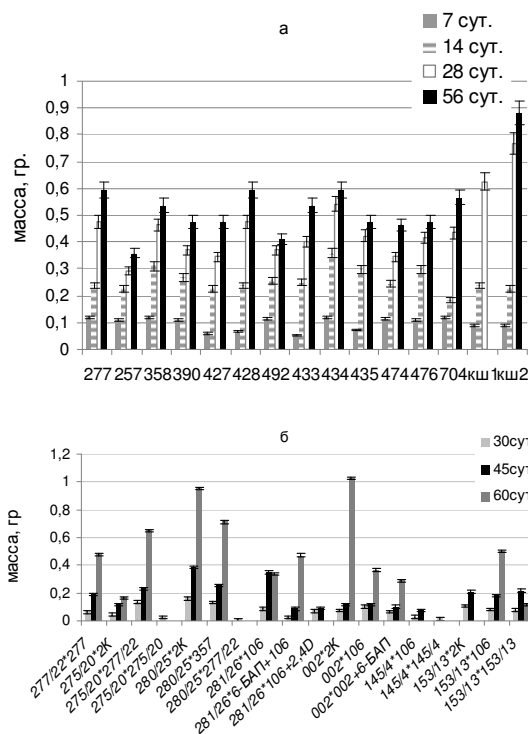


Рисунок 5 - Динамика роста каллусов у зародышей семян кедр сибирского: а – естественный древостой, б – клоновая плантация

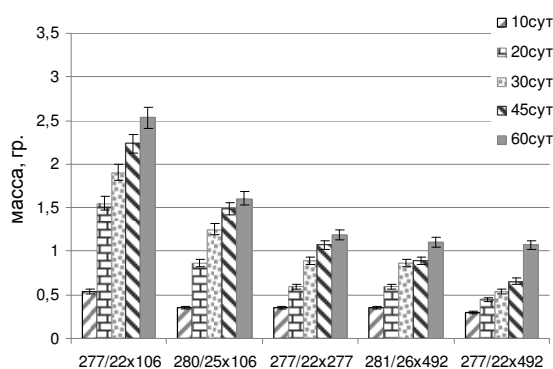


Рисунок 6 - Динамика роста каллусов, полученного из эксплантов зародышей семян кедр сибирского клонов в результате контролируемого опыления на клоновой прививочной плантации (2007 г.)

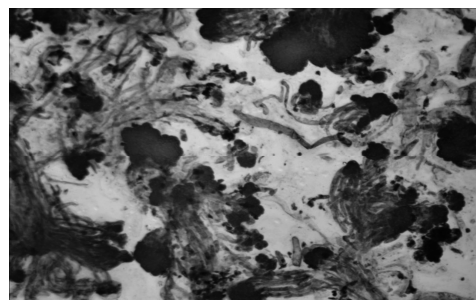
Соматический эмбриогенез кедрового стланика Культивирование семядольных зародышей кедрового стланика на среде 1/2 LV показало, что каллусогенез наблюдался у 90-94 % эксплантов, из которых только 48 % характеризовались, как эмбрионные каллусы (рис. 7). Через 2-5 мес. куль-

тивирования активная пролиферация происходила у 1-3% эксплантов. Клеточные линии имели характеристики эмбрионально-суспензорной масс (ЭМ) и состояли из соматических зародышей на стадиях от

ранней глобулы до предсемядольной стадии (рис. 7). В настоящее время проводится подбор условий и технологических приемов по созреванию и прорастанию соматических зародышей.



а



б

Рисунок 7 - Формирование каллуса у кедрового стланника

Соматический эмбриогенез или аянской

Исследования показали, что у эксплантов ели аянской (2 генотипа) на среде DCR происходило формирование эмбрионного каллуса. Активная пролиферация ЭК была обнаружена у эксплантов генотипа Ea2. Цитологический анализ показал, что эмбрионный каллус состоял из эмбрионально-суспензорной массы и в нем образовывались глобулярные и торпедообразные соматические зароды-

ши. Опыты по культивированию клеточных линий продолжаются. Образование эмбрионного каллуса и развитие соматических зародышей у видов *Larix* и *Pinus* в основном идет по схеме, описанной для других видов хвойных (von Arnold, Hakman, 1988; Lelu et al., 1994; Klimaszewska et al., 2001; Stasolla, Yeung, 2003; Lelu-Walter, Pagues, 2009). Соматические зародыши проходят фазу инициации, пролиферации, созревания и прорастания.

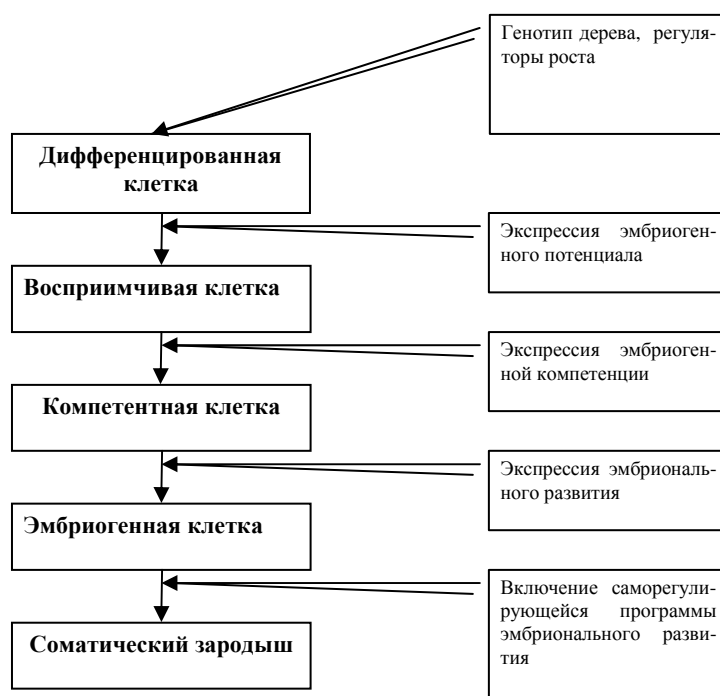


Рисунок 8 - Модель инициации соматического эмбриогенеза у хвойных

На основании проведенных исследований впервые была построена цитофизиологическая модель индукции соматического эмбриогенеза у хвойных видов. Согласно данной модели, только единичные деревья-доноры с высоким эмбрионным потенциалом обладают способностью запускать процесс соматического эмбриогенеза. Первая морфогенетическая реакция клеток эксплантов, введенных в культуру, идет под действием гормонов - происходит экспрессия эмбрионного потенциала и клетки становятся восприимчивыми, что выражается в их

удлинении. Следующим этапом является экспрессия эмбрионной компетенции – клетки подвергаются асинхронному делению с образованием инициалей и клеток – трубок. Далее, осуществляется экспрессия эмбрионного развития, которое проявляется в том, что эмбрионные клетки (инициали) подвергаются многочисленным делениям и формируют глобулы зародышей. На данном этапе происходит включение саморегулирующейся программы эмбрионального развития - идет формирование соматических зародышей.

Таким образом, у представителей сибирских видов хвойных путем подбора состава питательных сред на клеточном уровне были получены морфогенные каллусы различного генетического происхождения, способные продуцировать эмбрионально-суспензорную массу, в которой формировались соматические зародыши и растения.

Соматический эмбриогенез проходил под строгим генетическим контролем. Только экспланты зародышей семян, полученные от донорских материнских деревьев с высоким эмбриогенным потенциалом формировали эмбриогенный каллус, соматические зародыш и растения.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Белоруссова, А.С. Особенности формирования соматических зародышей у лиственницы сибирской: эмбриологические аспекты / А.С. Белоруссова, И.Н. Третьякова // Онтогенез. - 2008. - Т.39. - № 2. - С.1-10.
- Третьякова, И.Н. Индукция соматического эмбриогенеза у кедра сибирского /И.Н. Третьякова, М.С. Ижболдина // Лесоведение. - 2009. - Т. 5. - С. 41-47.
- Бесвар, М.Р. Initiation of embryogenic cultures and somatic embryo development in loblolly pine (*Pinus taeda*) / M.R. Beswar, R. Nagmani, S.R. Wann // Can. J. For. Res. - 1990 - V. 20. - P. 810-817.
- Cairney, J. The cellular and molecular biology of conifer embryogenesis / J. Cairney, G. Pullman // New phytologist. - 2007. - V. 176. - P. 511-536.
- Carneros, E. Plant regeneration in Stone pine (*Pinus pinea* L.) by somatic embryogenesis / E. Carneros, C. Celestino, K. Klimaszewska, Y.-S. Park, M. Toribio, J.M. Bonga // Plant Cell Tiss. Organ Cult. - 2009. - V. 98. - P. 165-178.
- Hakman, I. The development of somatic embryos in tissue cultures initiated from immature embryos of *Picea abies* (Norway spruce) / I. Hakman, L.C. Fowke, S. Von Arnold // Plant Sci. -1985. - V. 38. - P 53-59.
- Klimaszewska, K. Conifer somatic embryogenesis: I. Development/ K. Klimaszewska, D.R. Cyr // Dendrobiology. - 2002. - V. 48. - P 31-39.
- Klimaszewska, K. Optimized somatic embryogenesis in *Pinus strobus* L. / K. Klimaszewska, Y.-S. Park, C. Overton, I. MacEachern, J. M. Bonga // In vitro cell. Dev. Biol.-Plant. - 2001. - V. 37 - P. 392-399.
- Lelu, M.-A. Somatic embryogenesis from immature and mature zygotic embryos and from cotyledons and needles of somatic plantlets of *Larix* / M.A. Lelu, K. Klimaszewska, P.J. Charest // Can. J. For. Res. - 1994. - V. 24. - № 1. - P. 100-106.
- Lelu-Walter, M-A. Simplified and improved somatic embryogenesis of hybrid larches (*Larix x eurolepis* and *Larix x marschlinsii*). Perspectives for breeding / M-A. Lelu-Walter, L.E. Paques // Ann. For. Sci. - 2009. - V. 66. - P. 104.
- Malabadi, R.B. Somatic embryogenesis from vegetative shoot apices of mature trees of *Pinus patul* / R. B. Malabadi, J. Van Staden // Tree Physiology. - 2005. - V. 25. - P. 11-16.
- Park, Y.-S. Implementation of conifer somatic embryogenesis in clonal forestry: technical requirements and deployment considerations / Y.-S. Park // Ann. For. Sci. - 2002. - V. 59. - P. 651-656.
- Park, Y.-S. Initiation of somatic embryogenesis in *Pinus banksiana*, *P. strobus*, *P. pinaster* and *P. sylvestris* at three laboratories in Canada and France /Y.-S. Park, M.-A. Lelu-Walter, L. Harvenget et al. // Plant Cell Tiss. Organ. Cult.- 2006.-V. 86.- P. 87-101.
- Stasolla, C. Maturation of somatic embryos in conifers: morphogenesis, physiology, biochemistry and molecular biology / C. Stasolla, L. Kong, E.C. Yeung, T.A. Thorpe // In Vitro Cell. Dev. Biol.-Plant. - 2002. - V. 38. - P. 93-105.
- Stasolla, C. Recent advances in conifer somatic embryogenesis: improving somatic embryo quality / C. Stasolla, E.C. Yeung // Plant Cell Tiss. Organ. Cult. - 2003. - V. 74. - P. 15-35.
- Von Arnold, S. Regulation of somatic embryo development in *Picea abies* by abscisic acid (ABA) / S. Von Arnold, I. Hakman // J. Plant Physiol. - 1988. - V. 132 - P. 164-169.

Поступила в редакцию 16 декабря 2011 г.
Принята к печати 03 февраля 2011 г.

УДК 630.232+631.527+ 631.523+582.47

УТОЧНЕНИЕ СХЕМ ПОСАДКИ АРХИВОВ КЛОНОВ ХВОЙНЫХ ВИДОВ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ И РЕСПУБЛИКИ ХАКАСИИ RAPD-МЕТОДОМ АНАЛИЗА ДНК

И.В. Чубугина^{1,2}, А.А. Ибе¹, К.О. Дейч^{1,3}, Е.А. Шилкина¹

¹ Филиал ФБУ «Рослесозащита» Центр защиты леса Красноярского края
660036 Красноярск, Академгородок, 50

² Сибирский федеральный университет, Красноярск

³ Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск

В работе рассматривается применение генетических методов анализа для уточнения схем плантаций архивов клонов сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* L.). Генетическая идентификация клонов с соответствующими плюсовыми деревьями осуществлялась RAPD-методом анализа ДНК. Выявлено, что на первом блоке архивно-маточной плантации сосны кедровой сибирской Западно-Саянского опытно-лесного хозяйства согласно схеме посадки расположено 97,7 % клонов, на втором и третьем блоках – 87,9 % и 67,2 % соответственно. Уточнение схем по блокам 4 и 5, а также архив сосны кедровой сибирской в Абазинском лесничестве и лиственницы сибирской в Усть-Бурском лесничестве требуют более точного анализа с применением SSR-маркеров.

Ключевые слова: сосна кедровая сибирская, лиственница сибирская, архив клонов, генетическая идентификация клонов, RAPD-анализ

The clarification of *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* clones archive's scheme in Krasnoyarskiy region and Khakassia Republic were carried out. The genetic identification of clones with there plus trees were made by RAPD-method of DNA analyse. It was observed that in first part of cedar clones archive plantation in Ermakovskiy region there are 97,7 percent of clones match to scheme, in second and third parts of plantations – 87,9 % and 67,2 % accordingly. The match of other plantations schemes requires the more exact DNA analyze of clones with SSR-markers.

Key words: Cedar, Siberian larch, clones archive, genetic identification of clones, RAPD-analyze

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время с целью осуществления плюсовой селекции на повышение продуктивности, качества и устойчивости создаваемых лесов (Указания по лесному..., 2000), во всех регионах России по основным лесообразующим видам древесных растений создано множество объектов единого генетико-селекционного комплекса (ЕГСК). В том числе выделены плюсовые деревья по комплексу хозяйственно важных признаков и созданы архивы клонов – насаждения, создаваемые клонами (вегетативным потомством) плюсовых деревьев в целях сохранения их генотипов, изучения и оценки наследственных свойств по общей и специфической комбинационным способностям сохранять в семенном потомстве ценные селективируемые признаки.

Кедр сибирский и лиственница сибирская являются наиболее ценными лесообразующими древесными породами таежной зоны и занимают особое место в экосистемах Сибири. Генофонд этих ценных хвойных видов, как совокупность наследственного материала, обеспечивающего адаптацию к широкому спектру климатических условий и продуктивность насаждений, является ценным генетическим ресурсом (Петрова, Горошкевич, 2008; Биоразнообразие лиственниц..., 2010). В Красноярском

крае и Республике Хакасии с 1989 г. ведутся работы по созданию архивов клонов плюсовых деревьев сосны кедровой сибирской и лиственницы сибирской (табл. 1).

Однако в производственных условиях добиться соответствия фактического расположения прививок составленной схеме крайне затруднительно. Проверка схем закладки плантаций на соответствие заявленным генотипам плюсовых деревьев можно проводить по фенотипическим признакам (Федоров, 2004; Кальченко, Тараканов, 2010). Однако такой метод неточен, и однозначный ответ может дать только генетический анализ.

Целью данной работы было проведение уточнения схем фактического размещения клонов в архивах сосны кедровой сибирской и лиственницы сибирской, представленных на территории Красноярского края и республики Хакасии путем генетической идентификации и сравнения прививок с соответствующими плюсовыми деревьями.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В течение 2010-2011 гг. сотрудниками отдела генетики и селекции ЦЗЛ Красноярского края были отобраны образцы хвои и древесины плюсовых деревьев и их клоновых прививок с трех аттестованных архивов клонов Красноярского края и республики Хакасии (см. табл. 1).

Некоторые характеристики плюсовых деревьев, представленных в архиве клонов сосны кедровой сибирской Ермаковского лесничества в Западно-

Исследования были проведены в рамках выполнения научно-исследовательской работы «Генетические исследования лиственницы сибирской» по тематическому плану Сибирского федерального университета

Саянском опытно-лесном хозяйстве, приведены в табл. 2.

Таблица 1 – Архивы клонов сосны кедровой сибирской и лиственницы сибирской, представленных на территории Красноярского края и республики Хакасии (по данным филиала ФГУ «Рослесозащита» ЦЗЛ Красноярского края)

Вид	Местоположение архива, лесничество	Площадь архива, га	Год закладки	Количество клонов
Сосна кедровая сибирская	Красноярский край, Ермаковское лесничество	12,73	1995	173
Сосна кедровая сибирская	Республика Хакасия, Абазинское лесничество	3	1989	25
Лиственница сибирская	Республика Хакасия, Усть-Бюрское лесничество	0,5	1997	26

Таблица 2 – Характеристики плюсовых деревьев сосны кедровой сибирской, представленных на архивах клонов Красноярского края и республики Хакасии

Лесничество / участковое лесничество	Число плюсовых деревьев	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Средняя протяженность бессучковой зоны, % от высоты ствола
Красноярский край:					
Ермаковское / Большереченское	32	228,4±33,7	30,2±3,9	66,2±13,7	30,4±4,2
Ермаковское / Щетинкинское	5	117,5±5,0	24,0±2,2	57,5±9,0	24,0±1,9
Ермаковское / Щетинкинское	16	200,9±34,4	32,9±1,5	74,2±8,9	31,2±2,6
Саяно-Шушенское / Субботинское	24	96,0±34,3	25,9±1,4	54,0±7,5	24,3±3,3
Усинское / Араданское	42	243,0±12,7	29,5±2,1	49,8±6,1	29,1±4,7
Республика Хакасия:					
Абазинское / Абазинское	18	148,9±28,9	22,6±3,0	41,0±9,2	26,3±6,6
Абазинское / Анзаское	20	151,1±20,6	24,7±3,1	45,9±7,5	25,6±3,6
Абазинское / Онинское	4	180,0±0,0	31,3±1,1	40,0±0,0	31,5±1,2
Копьевское / Хуторское	3	163,3±5,7	23,0±8,7	46,0±10,4	32,1±5,1
Таштыпское / Верхне-Таштыпское	1	141	30,5	62	30,0
Итого/среднее	165	167,0±46,7	27,5±3,8	53,7±11,3	28,5±3,1

Образцы хвои прививок и соответствующих плюсовых деревьев собирали с мутовок текущего вегетационного года с каждого архива клонов в бумажные пакеты. Всего было собрано 2400 образцов хвои с прививок архива клонов сосны кедровой сибирской Западно-Саянского ОЛХ, 470 – с архива клонов сосны кедровой сибирской Абазинского лесничества и 181 – с архива клонов лиственницы сибирской Усть-Бюрского лесничества.

Таблица 3 – RAPD-праймеры, подобранные для генетической идентификации клонов сосны кедровой сибирской и лиственницы сибирской

Вид	Обозначение праймера	Последовательность нуклеотидов	t ⁰ С плавления праймера
Сосна кедровая сибирская	4	саа-асг-гса-с	36,5
	12	сfc-аас-ggg-t	34,5
	16	gcc-cct-cgt-c	42,3
Лиственница сибирская	18	саа-тсг-сгг-т	40,8
	30	аас-гсг-саа-с	41,4
	16	gcc-cct-cgt-c	42,3
	18	саа-тсг-сгг-т	40,8
	30	аас-гсг-саа-с	41,4
	91	сгг-аас-ggg-t	40,0
	94	gga-cgg-gtg-c	40,0

Собранные образцы хвои в пакетах высушивались в лаборатории до воздушно-сухого состояния

при 40⁰С в сухожаровом шкафу. Для выделения ДНК 50 мг хвои каждого образца помещали в пробирки типа Eppendorf. К образцу добавляли 500 мкл буфера СТАВ, прогревали 15 мин при температуре 60⁰С, растирали стеклянной палочкой в течение 5 мин., добавляли 700 мкл буфера СТАВ. Далее выделение ДНК проводили укороченным СТАВ-методом (Падутов, 2007). Чистота выделенной ДНК (A260/A280) составляла в среднем 1,84±0,05. Измерения проводили на спектрофотометре BioRad Smartspec Plus.

Основным недостатком RAPD-анализа является его нестабильная воспроизводимость (Гостимкий и др., 1999; Гречко, 2002), поэтому соблюдались определенные требования к подготовке материала и проведению лабораторных анализов исследуемых образцов, позволяющие проводить их сравнение (Kutsev, 2008):

1. Использование материала, собранного в один период;
2. Процесс выделения ДНК максимально стандартизирован для всех исследуемых образцов;
3. Одинаковая концентрация ДНК в амплификационной реакции;
4. ПЦР-реакции проводились в одном амплификаторе, для каждого исследуемого клона одновременно ставилась ПЦР-реакция по

каждому из пяти подобранных праймеров (с использованием одного разведения ПЦР-смеси), где первым образцом являлось плюсовое дерево, остальные в ряду – его вегетативные прививки, согласно заявленной схеме;

5. Горизонтальный гель-электрофорез проводился также для пяти праймеров по каждому клону одновременно в одинаковых условиях.

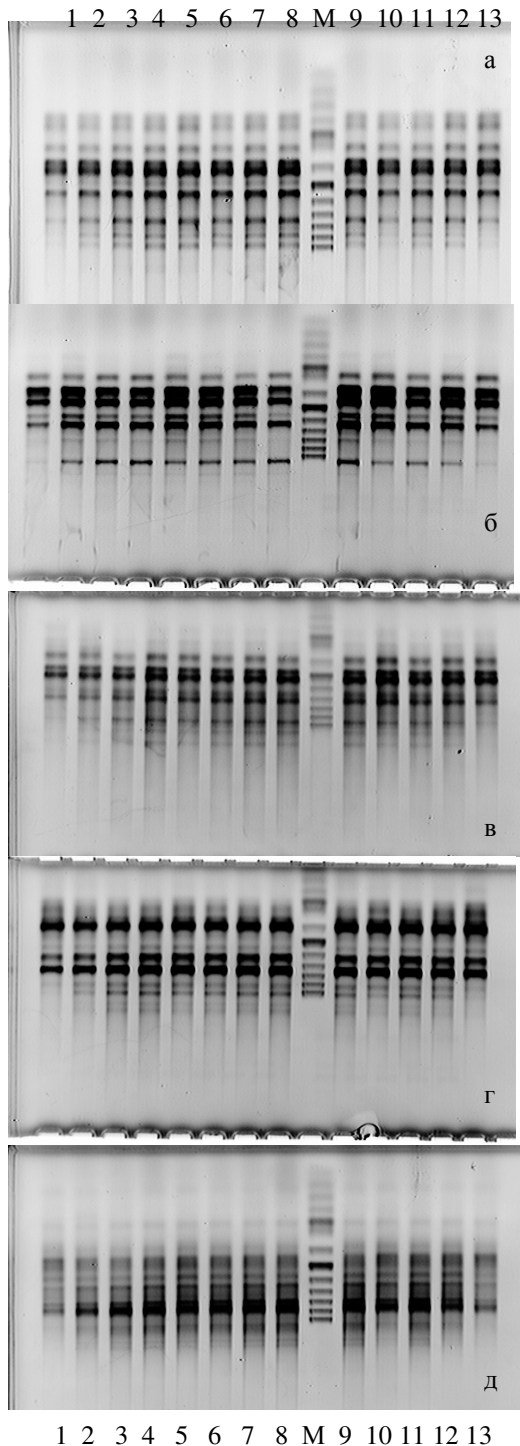


Рисунок 1 – RAPD-спектры плюсового дерева сосны кедровой сибирской №181 (1) и его прививок (2-13), заложенных на архиве клонов Западно-Саянского

ОЛХ, М- маркер молекулярного веса ДНК, по пяти праймерам: а – №4, б - №12, в - №16, г - №18, д - №30

Для анализа ДНК RAPD-методом были подобраны следующие наиболее информативные неспецифические праймеры для обеих исследуемых пород (табл. 3).

Аmplification проводилась в 25 мкл смеси (14,6 мкл H₂O; 2 мкл ДНК; 2,5 мкл 10x буфера; 2,5 мкл 25 mM MgCl₂; 2 мкл 10 mM праймера; 1,2 мкл 20 mM dNTPs; 0,2 мкл 25 Taq-полимеразы) на термальном циклере Mastercycler (Eppendorf). После проведения реакции амплификации образцы окрашивались бромфениловым синим, разделение ампликонов проводили методом горизонтального электрофореза в 1,5 % агарозном геле. После прохождения электрофореза гели окрашивали бромистым этидием, затем помещали на трансиллюминатор и фотографировали с помощью монохромной видеокамеры в проходящем УФ – свете.

Каждый образец амплифицировали по пяти отобраным праймерам, затем полученные фотографии электрофореграмм обрабатывались в программе «Генетическая паспортизация лесосеменных объектов России», разработанной специалистами ФБУ «Рослесозащита», позволяющей проводить сравнение полученных данных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование архива клонов сосны сибирской кедровой Западно-Саянского ОЛХ показало, что наилучшим по соответствию заявленным генотипам плюсовых деревьев является клоновая плантация первого блока архива.

Для примера на рис. 1 приведены фотографии электрофореграмм двенадцати прививок плюсового дерева №181 (по Госреестру плюсовых деревьев Красноярского края), заложенных в первом блоке плантации. Как видно из приведенных RAPD-спектров, в ряду все клоновые прививки соответствуют плюсовому дереву.

В программе обработки полученных данных для каждого исследуемого дерева был получен индивидуальный шифр (наличие или отсутствие полосы определенной молекулярной массы), который позволяет проводить сравнение с другими деревьями с точностью до 95 %, при условиях проведения ПЦР-реакции и гель-электрофореза, описанных в экспериментальной части. Таким образом, на плантациях с относительно низким содержанием ошибок сравнение клоновых прививок с соответствующими плюсовыми деревьями в производственных условиях возможно проводить при помощи RAPD-метода анализа ДНК с высокой достоверностью при относительной простоте и дешевизне метода.

В ходе обработки полученных данных по архиву клонов сосны кедровой сибирской Западно-Саянского ОЛХ нами было обработано первые три блока (табл. 4), произведено уточнение схем этих плантаций с пояснениями и рекомендациями по исправлению ошибок.

Таблица 4 – Результаты инвентаризации и генетической идентификации клоновой плантации сосны кедровой сибирской Западно-Саянского ОЛХ

Показатели	№ блока (поля)				
	1	2	3	4	5
Год закладки	1995	1996–1997	1998–1999	1999	2000
Площадь блока, га	4,25	3,03	1,33	1,8	2,32
Количество клонов	56	42	12	17	46
Количество привитых растений каждого клона, шт.	841	631	277	271	754
Сохранность, %	87,6	85,7	89,9	69,0	89,4
Расположены согласно схемы посадки, %	97,7	87,9	67,2	-	-

Как видно из таблицы 4, процент ошибок в архиве значительно возрастает от первого к третьему блоку. На первом блоке из 841 привитого растения нами было обнаружено всего 18 рамет клонов, не соответствующих плюсовому дереву, что составляет 2,3 %. На втором блоке подвоя в десять раз больше: из 631 привитых деревьев – 76 не соответствуют заявленному генотипу плюсового дерева – 12,1 % ошибок. На третьем блоке процент ошибки больше уже в пятнадцать раз – из 277 деревьев не

соответствуют схеме 186, и это уже треть плантации – 32,8 %.

При обработке данных 4 и 5 блока архива клонов Западно-Саянского ОЛХ, а также архивов клонов республики Хакасии (сосны кедровой сибирской в Абазинском лесничестве и лиственницы сибирской в Усть-Бюрском лесничестве), обнаружено, что соответствия заявленным генотипам плюсовых деревьев меньше 50 %. В некоторых случаях заявленных клонов не обнаруживается и вовсе.

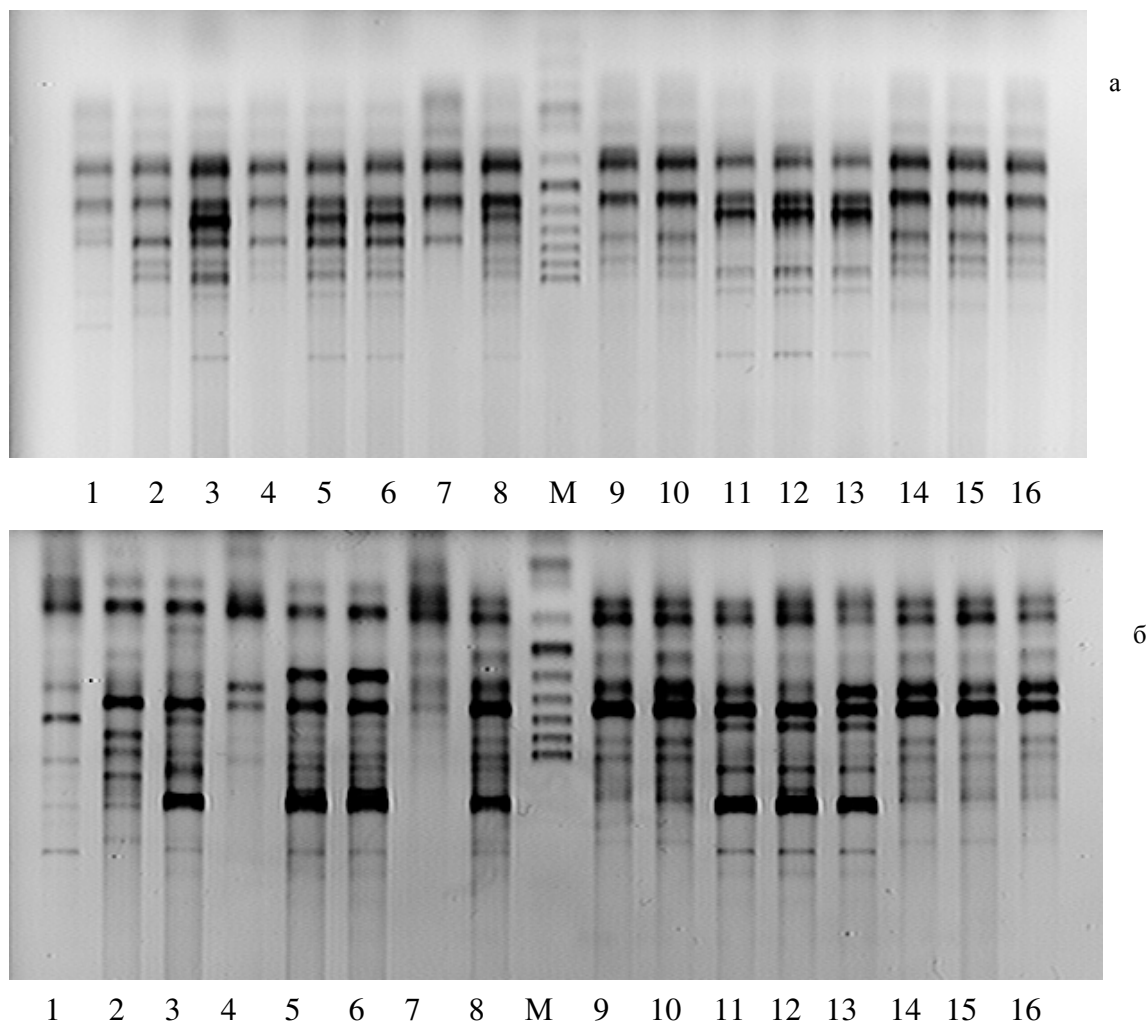


Рисунок 2 – RAPD-спектры двух плюсовых деревьев сосны кедровой сибирской и их клонов на пятом блоке архива клонов Западно-Саянского ОЛХ по двум праймерам: а - №4, б - №18; 1 – плюсовое дерево №425, 2-6 – прививки дерева №425, 7 – плюсовое дерево №429, 8-16 – прививки дерева №429, М – маркер молекулярного веса ДНК

Так, на представленных снимках электрофореграмм плюсового дерева сосны кедровой сибирской №389 и его вегетативных прививок, представленных на 5 блоке архива клонов Западно-Саянского ОЛХ (рис. 2), видно, что все исследуемые образцы не соответствуют генотипам плюсовых деревьев и между собой также не схожи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для решения возникающих спорных моментов при обработке RAPD-спектров, поскольку, несмотря на высокую разрешающую способность RAPD-метода, мы не можем сравнивать данные, полученные при проведении разных ПЦР и геле-электрофорезов для поиска возможных клонов на архивах, на лесосеменных плантациях и в случаях, где требуется восстановление утерянных схем плантаций, требуется использование более точного метода анализа ДНК с использованием микросателлитных маркеров (SSR). Метод имеет ряд преимуществ, поскольку помимо его надежности и однозначной трактовки полученных данных, результаты его полностью воспроизводимы при проведении параллельных исследований в различных лабораториях вне зависимости от оборудования, используемых реактивов и условий окружающей среды (Сулимова, 2004; Зеленина и др., 2006). Кроме того, создание базы данных генотипов плюсовых деревьев по микросателлитным локусам позволит с высокой степенью точности решать не только задачи уточнения схем архивно-маточных плантаций, но и получать уникальные данные о молекулярно-генетической структуре выборок плюсовых деревьев, представленных на территории Красноярского края и республики Хакасии.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Биоразнообразие лиственниц Азиатской России /Отв. ред. С.П. Ефремов, Л.И. Милютин.- Новосибирск: Академ. изд-во «Гео», 2010.- 159 с.
- Гостимский, С.А. Использование молекулярных маркеров для анализа генома растений /С.А. Гостимский, З.Г. Кокаева, В.К. Боброва // Генетика.- 1999.- №11.- С. 1538-1549.
- Гречко, В.В. Молекулярные маркеры ДНК в изучении филогении и систематики /В.В. Гречко// Генетика.- 2002.- № 8.- С. 1013-1033.
- Зеленина, Д.А. Сравнительное исследование популяционной структуры и определение популяционной принадлежности нерки (*Oncorhynchus nerka*) Западной Камчатки с помощью RAPD-PCR и анализа полиморфизма микросателлитных локусов /Д.А. Зеленина, А.М. Хрусталева, А.А. Волкова //Генетика.- 2006.- Т. 42.- № 5.- С. 693-704.
- Кальченко, Л.И. Поэтапная паспортизация деревьев на клоновых плантациях сосны обыкновенной: использование методов фенетики / Л.И. Кальченко, В.В. Тараканов // Хвойные бореальной зоны.- 2010.- № 1-2.- С. 87-90.
- Падутов, В.Е. Методы молекулярно-генетического анализа /В.Е. Падутов, О.Ю. Баранов, Е.В. Воропаев. - Минск: Юнипол, 2007.- 176 с.
- Петрова, Е.А. Генетические ресурсы 5-хвойных сосен России: комплексное исследование, резервация и использование для целей селекции /Е.А. Петрова, С.Н. Горошкевич // Лесохозяйственная информация.- 2008.- № 3-4.- С. 58-60.
- Сулимова, Г.Е. ДНК-маркеры в генетических исследованиях: типы маркеров, их свойства и области применения /Г.Е. Сулимова //Успехи современной биологии.- 2004.- № 3.- С. 260-271.
- Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации: утв. Федер. службой лесного хозяйства России 11.01.2000. – М., 2000. – 197 с.
- Федорков, А.Л. Идентификация клонов плюсовых деревьев сосны на лесосеменной плантации /А.Л. Федорков // Лесное хозяйство. - 2004. - № 1. - С. 38.
- Kutsev, M. Population variety of *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski revealed with use of RAPD-markers / M. Kutsev // Turchaninowia.- 2008.- № 11(4).- P. 86-94.

Поступила в редакцию 27 января 2012 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.

ОБРАЩЕНИЕ К АВТОРАМ

Журнал «Хвойные бореальной зоны» публикует результаты оригинальных (не опубликованных ранее) исследований, направленных на решение фундаментальных и прикладных вопросов по следующим основным направлениям:

- Биология и экология, лесное хозяйство;
- Технология заготовки и механической обработки древесины;
- Химическая технология переработки растительного сырья;

Редакция журнала просит руководствоваться приведенными ниже правилами и рекомендует авторам детально ознакомиться с ними, перед отправкой статьи в редакцию. Статьи, оформленные без соблюдения этих правил, возвращаются без рассмотрения.

Комплект материалов:

- текст статьи и реферат на русском и английском языках **в двух экземплярах**;
- электронная версия, в состав которой должны входить: файл, содержащий текст статьи, и файл(ы), содержащий(е) иллюстрации. Электронная и бумажная версия материалов должны быть идентичны;
- сведения об авторах должны быть представлены в бумажном и электронном виде;
- договор о передаче авторского права;
- заключение экспертной комиссии;
- направление для публикации с места работы.

Оформление текста статьи

К публикации принимаются статьи на русском (желательно с английским переводом, для дальнейшей публикации на английском языке) или английском языках. Перед основным текстом размещается реферат статьи на русском и английском языках (объем каждого не должен превышать 1/2 страницы и быть не менее 1/4 страницы).

Последняя страница текста должна быть подписана всеми авторами. Статья сопровождается направлением от всех учреждений, где работают авторы.

Обязательное наличие ключевых слов для каждой публикации.

В статье должно четко и сжато излагаться современное состояние вопроса, описание методики исследования и обсуждение полученных данных. Сокращения слов, кроме общепринятых, не допускаются. Названия учреждений, марки товаров при первом упоминании пишутся полностью.

Заглавие статьи должно полностью отражать ее содержание. Рекомендуется стандартизировать структуру статьи, используя подзаголовки: ВВЕДЕНИЕ (ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ), МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ, ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ, РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ, ЗАКЛЮЧЕНИЕ (или ВЫВОДЫ), БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.

Объем статьи до 10 м.п.с.

Форматирование

Текст

Для облегчения последующей работы с файлами статьи, необходимо избегать использования специальных стилей, шаблонов и макрокоманд. Настоятельно рекомендуется использовать настройки форматирования MS Word по умолчанию.

- Шрифт Times New Roman, 12 пт.
- Абзацный отступ - 1 см.
- Межстрочный интервал - одинарный.
- В тексте не должно быть двойных пробелов.

Таблицы

- Иллюстрации и таблицы вставлять после ссылок на них в тексте.
- Использовать форматирование таблицы по умолчанию.

Рисунки

- Растровые рисунки прилагаются к тексту в виде отдельных файлов формата JPG или JPEG с разрешением не менее 300dpi, векторные рисунки должны быть сгруппированы.

Графики

- Графики, построенные в Excel, Statistica, Statgraf, MathCAD, Matlab, Curve Expert должны сохранять связь с исходным файлом.
- Недопустимо соединение нескольких графиков в единый рисунок в растровом виде с неразборчивым текстом и элементами.

Формулы

Математические уравнения (химические формулы) начинаются с красной строки и нумеруются арабскими цифрами в круглых скобках у правого края страницы. Нумеровать следует лишь те химические формулы и математические уравнения, на которые есть ссылка в тексте, и по возможности избегать громоздких математических обозначений.

Библиографический список

Цитируемая литература приводится под заголовком БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК в конце статьи и оформляется в соответствии с ГОСТ 7.1-2003. на русском и английском языках (для системы РИНЦ).

Ответственность за точность библиографических ссылок несут авторы.

Расположение элементов оформления

Элемент 1 - УДК – слева.

Элемент 2 - название статьи. Оно должно быть кратким (не более 10 слов), но достаточно информативным, по возможности отражать основной результат работы (на русском и английском языках).

Элемент 3 - инициалы и фамилии авторов – слева (на русском и английском языках).

Элемент 4 - полное наименование научного учреждения (на русском и английском языках).

Элемент 5 - ключевые слова (на русском и английском языках).

Сведения об авторах

Необходимо указать Ф.И.О. всех авторов, место работы, должность, ученые степени и научные звания, контактную информацию (адрес, с указанием почтового индекса; телефоны; факс и адреса электронной почты). Необходимо также указать, с кем из авторов вести переписку.

Рецензирование

Редакция сохраняет за собой право не рассматривать рукописи, оформленные с нарушением правил оформления, а также в случае отсутствия или некомплектности сопроводительных документов.

Принятая к рассмотрению статья отправляется на отзыв рецензентам. Просьба редакции о доработке статьи не означает, что статья принята к печати, так как она вновь будет рассматриваться рецензентами.

Статья, направленная автору на доработку, должна быть возвращена в исправленном виде (в 2 экз.) вместе с ее первоначальным вариантом в максимально короткие сроки. К переработанной рукописи необходимо приложить письмо от авторов, содержащее ответы на все замечания и поясняющее все изменения, сделанные в статье. Переработанная статья, задержанная на срок более двух месяцев, рассматривается как вновь посту-

пившая.

Редакция оставляет за собой право на корректорскую правку и изменение стиля форматирования. Материалы, присланные в редакцию, авторам не возвращаются.

Содержание номеров журнала и другая полезная информация, включая настоящие правила, доступны на сайте журнала: <http://www.sibstu.kts.ru>.

Пример оформления статьи

УДК 630.2.56.9: 643.0.524

Изъятие фитомассы в насаждении: феноменологическая модель

А.С. Исаев¹, В.Г. Суховольский², А.И. Бузыкин², Т.М. Овчинникова², Р.Г. Хлебопр³

¹Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

²Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: institute@forest.akadem.ru

³Институт биофизики СО РАН, Красноярск, Россия

Работа поддержана РФФИ (гранты 02-04-48769 и 04-04-49279)

Метод фазовых портретов используется для описания процессов роста фитомассы насаждения. На примере роста насаждения после проведения рубок ухода различной интенсивности показано, что процесс обладает марковскими свойствами, и рост насаждения определяется текущим его состоянием и положением на фазовой плоскости.

Ключевые слова: фитомасса, феноменологическая модель, метод фазовых портретов

Stand Phytomass Withdrawals: A Phenomenological Model

A.S. Isaev¹, V.G. Sukhovolsky², A.I. Buzikin², T.M. Ovchinnikova², R.G. Chlebopr³

¹Center for Forest Ecology and Productivity of Russian Academy of Science, Moscow, Russia

²Institute of Forest, Krasnoyarsk, Russia; e-mail: institute@forest.akadem.ru

³Institute of Biophysics, Krasnoyarsk, Russia

The method of phase portraits is used for description of forest stand growth processes. On the example of stand growth after thinning cut of different volume it is shown that the process has Markov properties and the stand growth is determined by its current state and position on the phase plot.

Key words: phytomass, phenomenological model, method of phase portraits

ВВЕДЕНИЕ

Теоретические модели роста насаждений описывают изменения некоторой характеристики насаждения (фитомассы, числа деревьев и т.п.) во времени. Так как основным теоретическим положением является положение об ограниченности роста насаждения, то для описания роста насаждения используются уравнения ограниченного роста (Мелехов, 1980; Фуряев, Заблоцкий, 2002). Обычно эти уравнения рассматриваются в интегральной форме как функция изменения фитомассы x во.....

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Ирошников, А.И. Изучение генофонда, интродукции и селекции кедровых сосен / А.И. Ирошников, М.В. Твеленев // Лесоведение. – 2001. - № 4. – С.62-68.
- Марадулин, И.И. Пихтовые леса Салаира и их возобновление: автореф. дисс.... канд. с.-х. наук: 06.03.01. /И.И. Марадулин. – Свердловск, 1968. – 22 с.
- Мелехов, И.С. Лесоведение: учебник для вузов [Текст] / И.С. Мелехов. – М.: Лесн. пром-сть, 1980. – 408 с.
- Побединский, А.В. Изучение лесовосстановительных процессов / А.В. Побединский. – М.: Наука, 1966. – 64 с.
- Смагин, В.Н. Типы лесов гор южной Сибири / В.Н. Смагин [и др.]. – Новосибирск: Наука, 1980. – 336 с.
- Фуряев, В.В. Проблема повышения пожароустойчивости ленточных боров Алтая / В.В. Фуряев, В.И. Заблоцкий // Антропогенное воздействие на лесные экосистемы: сб. ст. - Барнаул, 2002. – С. 76 – 79.
- Dorrer, G.A. Mathematical Modelling Optimization of forest fire localization Processes / G.A. Dorrer, S.V. Ushanov // Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia. – London. – 1997. – P. 303-313.
- Holdrige, L.R. Life zone ecology / L.R. Holdrige. – San Jose. – 1967. – 206 pp.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ ТОМА XXX № 1 - 2 2012 г.

- Бажина Е.В.** Репродуктивный потенциал пихты сибирской в горах Западного Саяна и сохранение ее генофонда в культуре *in vitro*, с. 10-16.
- Барченков А.П., Милютин Л.И., Жамьянсурен С.** Морфологическая изменчивость генеративных органов лиственницы сибирской в Восточной Сибири и Северо-Восточной Монголии, с. 16-20.
- Белоконь М.М.**, см. Орешкова Н.В.; см. Петрова Е.А.
- Белоконь Ю.С.**, см. Петрова Е.А.
- Блохина Н.И., Бондаренко О.В., Осипов С.В.** Анатомическое строение древесины лиственницы Каяндера (*Larix kajanderi* Maug) из разных условий произрастания в Приамурье, с. 21-27.
- Беляев В.В.**, см. Ибе А.А.
- Бендер О.Г., Велисевич С.Н.**
- Бондаренко О.В.**, см. Блохина Н.И.
- Буторова О.Ф.**, см. Матвеева Р.Н.
- Васильева Г.В., Горошкевич С.Н.** Семеношение и рост потомства гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником в сравнении с родительскими видами, с. 28-33.
- Велисевич С.Н., Бендер О.Г., Читоркина О.Ю., Татаринцева И.И., Груздева С.В.** Репродуктивная дифференциация популяций кедра сибирского на южной границы западносибирской части ареала, с. 33-38.
- Ветрова В.П.** Фенотипическая изменчивость *Pinus pumila* (Pinaceae) на Камчатке, с. 39-45.
- Ворошилова Е.В.**, см. Третьякова И.Н.
- Горячкина О.В., Сизых О.А.** Цитогенетические реакции хвойных растений в антропогенно нарушенных районах г. Красноярска и его окрестностей, с. 46-51.
- Горошкевич С.Н.**, см. Васильева Г.В.; см. Жук Е.А.; см. Петрова Е.А.; см. Татаринцева И.И.
- Грек В.С., Нечаев А.А., Морин В.А.** Категенский кедр – памятник природы и генетический лесной резерват Хабаровского края, с. 52-54.
- Гродницкая И.Д., Кузнецова Г.В.** Заболевания *Pinus sylvestris* L. и *Pinus sibirica* Du Tour. в географических культурах и лесных питомниках Красноярского края и Хакасии, с. 55-60.
- Груздева С.В.**, см. Велисевич С.Н.
- Дейч К.О.**, см. Чубугина И.В.
- Дыгало И.П.**, см. Ибе А.А.
- Жамьянсурен С.**, см. Барченков А.П.; см. Орешкова Н.В.
- Жук Е.А., Горошкевич С.Н.** Факторы внутривидовой дифференциации кедра сибирского вдоль широтного и высотного профилей, с. 61-66.
- Зацепина К.Г., Экарт А.К., Тараканов В.В.** Генотипирование деревьев на клонных плантациях хвойных лесообразующих видов в Западной Сибири, с. 67-71.
- Земляной А.И.** Развитие лесного семеноводства в Сибири (к 100-летию со дня рождения доктора с.-х. наук, профессора, заслуженного деятеля науки РСФСР Т.П. Некрасовой (1911-1993), с. 72-76.
- Ибе А.А., Чубугина И.В., Лозицкая Г.М., Дыгало И.П., Шапран Е.Н., Беляев В.В.** Оценка состояния архива клонов сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica*) в Западно-Саянском ОЛХ, с. 77-79.
- Ильинов А.А., Топчинова Л.В., Раевский Б.В.** Использование микросателлитных маркеров в изучении генофонда ели финской *Picea fennica* (Regel) Kom. В Карелии, с. 80-86.
- Ильичев Ю.Н.** Генетико-селекционные объекты кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour.) в республике Алтай: структура, стратегия совершенствования и использования, с. 87-91.
- Карбаинов Ю.М.**, см. Кузнецова Г.В.
- Князева С.Г.** Морфолого-анатомические особенности хвои можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.), с. 92-96.
- Кравченко А.Н., Экарт А.К., Ларионова А.Я.** Аллозимное разнообразие и дифференциация популяций ели сибирской в Западном Забайкалье и Монголии, с. 97-101.
- Кузнецова Г.В., Карбаинов Ю.М.** Редкие формы кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour.) в местах рефугиума древней третичной флоры, с. 102-105.
- Кузьмин С.Р.** Динамика радиального роста сосны обыкновенной в географических культурах на дерново-подзолистой песчаной почве, с. 106-110.
- Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р.** Анализ семенного районирования сосны обыкновенной в Средней Сибири, с. 111-113.
- Ларионова А.Я.**, см. Кравченко А.Н.
- Лебедев В.Г., Шестибратов К.А.** Органогенез сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в культурах *in vitro*, с. 114-119.
- Лозицкая Г.М.**, см. Ибе А.А.
- Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Филимохин В.С.** Характеристика семенного потомства плюсовых деревьев кедра сибирского на плантациях Западно-Саянского опытного лесного хозяйства, с. 120-126.
- Машкина О.С., Тихонова И.В., Муратова Е.Н., Мурая Л.С.** Цитогенетические особенности семенного потомства карликовых сосен на юге Восточной Сибири, с. 127-135.
- Милютин Л.И.**, см. Барченков А.П.
- Морин В.А.**, см. Грек В.С.; см. Нечаев А.А.
- Муратова Е.Н.**, см. Машкина О.С.
- Мурая Л.С.**, см. Машкина О.С.
- Нечаев А.А., Грек В.С., Морин В.А.** Сохранение генофонда *Vaccinium axillare* Nakai в Нижнем Приамурье (Хабаровский край), с. 136-139.
- Новикова Т.Н.** Сибирские климатотипы сосны в географических культурах Западного Забайкалья: дифференциация по росту и цвету микростробилов, с. 140-144.
- Орешкова Н.В., Белоконь М.М., Жамьянсурен С.** Изменчивость ядерных микросателлитных локусов у лиственниц Гмелина (*Larix gmelina* Purp. (Purp.)) и камчатской (*Larix kamchatica* Purp. (Purp.)), с. 145-151.
- Осипов С.В.**, см. Блохина Н.И.
- Пак М.Э.**, см. Третьякова И.Н.
- Петрова Е.А., Горошкевич С.Н., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Политов Д.В.** Естественная гибридизация (*Pinus sibirica* Du Tour.) и кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) в южном Забайкалье, с. 152-156.
- Пименов А.В., Седельникова Т.С.** Качественная оценка формового разнообразия сосны обыкновенной в лесоболотных комплексах Западной Сибири, с. 157-161.
- Политов Д.В.**, см. Петрова Е.А.
- Раевский Б.В.** Прогноз урожая шишек и семян на лесосеменных плантациях сосны обыкновенной в Карелии, с. 162-168.
- Сизых О.А.**, см. Горячкина О.В.
- Тараканов В.В.**, см. Зацепина К.Г.
- Татаринцева И.И., Горошкевич С.Н., Хуторной О.В.** Сопряженный анализ погодичной и индивидуальной изменчивости плодоношения в припоселковых кедровниках, с. 169-173.

- Тихонова И.В.** Морфоструктура ствола и кроны низкорослых деревьев *Pinus sylvestris* L. в условиях недостаточного увлажнения, с. 174-179.
- Топчинова Л.В.**, см. Ильинов А.А.
- Третьякова И.Н., Ворошилова Е.В., Шуваев Д.Н., Пак М.Э.** Перспективы микроклонального размножения хвойных в культуре *in vitro* через соматический эмбриогенез, с. 180-186.
- Филимохин В.С.**, см. Матвеева Р.Н.
- Хуторной О.В.**, см. Татаринцева И.И.
- Чигоркина О.Ю.**, см. Велисевич С.Н.
- Чубугина И.В., Ибе А.А., Дейч К.О., Шилкина Е.А.** Уточнение схем посадки архивов клонов хвойных видов Красноярского края и Республики Хакасия RAPD-методом анализа ДНК, с. 187-191.
- Шапрун Е.Н.**, см. Ибе А.А.
- Шестибратов К.А., Лебедев В.Г.**
- Шилкина Е.А.**, см. Чубугина И.В.
- Шуваев Д.Н.**, см. Третьякова И.Н.
- Экерт А.К.**, см. Зацепина К.Г.; см. Кравченко А.Н.

Редакционно-издательский центр СибГТУ

Адрес редакции: 660049, Красноярск, пр. Мира, 82

Журнал «Хвойные бореальной зоны»

Телефон (391) 266-03-96, 227-32-28

e-mail: hbz@sibstu.kts.ru, <http://www.forest-culture.narod.ru>

Лицензия № ИД № 06543 16.01.02 г Подписано к печати 21.02.12
Формат. 60x84 ¹/₈ Печать офсетная. Усл. печ л 24,9. Тираж 700 экз.
Изд. №3/1 Заказ № 1391

Editing-Publishing Centre of SibSTU

Editorial office address: Journal "Conifers of the Boreal Area"

82 Mira Ave., Krasnoyarsk, 660049, RUSSIA

Tel. (391) 266 03 96, 227-32-28

e-mail: hbz@sibstu.kts.ru, <http://www.forest-culture.narod.ru>

License № ID .Nb 06543 of January 16, 2002. Added to print 01.03.12
Format 60x84 ¹/₈ Offset printing. Terms of print 24,9. Sheets circulation 700 copies
Publisher's № 3/1 Order № 1391