

Е. Н. Наквасина, Т. В. Бедрицкая

СЕМЕННЫЕ ПЛАНТАЦИИ СЕВЕРНЫХ ЭКОТИПОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ



Министерство общего и профессионального образования
Российской Федерации
Федеральная служба лесного хозяйства России
Поморский государственный университет
имени М. В. Ломоносова
Северный научно-исследовательский институт
лесного хозяйства

Е. Н. Наквасина, Т. В. Бедрицкая

СЕМЕННЫЕ ПЛАНТАЦИИ СЕВЕРНЫХ ЭКОТИПОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Монография

АРХАНГЕЛЬСК

Издательство Поморского государственного
университета имени М. В. Ломоносова

1999

УДК 634.95 : 582.475
ББК 43.811
Н 214

Рецензенты: заслуженный деятель науки Российской Федерации, академик РАЕН, доктор сельскохозяйственных наук, профессор **Г. И. Редько**;
академик МАН ВШ, доктор сельскохозяйственных наук, профессор **А. Р. Родин**;
профессор кафедры географии и геоэкологии Поморского государственного университета, доктор сельскохозяйственных наук, **В. В. Беляев**

Печатается по решению редакционно-издательского совета
Поморского государственного университета имени М. В. Ломоносова

Наквасина Е. Н., Бедрицкая Т. В.

Н 214 Семенные плантации северных экотипов сосны обыкновенной:
Монография. — Архангельск: Изд-во Поморского госуниверсите-
та, 1999. — 143 с.: ил.

ISBN 5-88086-178-3

В работе дано биолого-экологическое обоснование основных подходов к созданию лесосеменных плантаций клонами и семьями сосны северных экотипов в более южных районах России с целью обеспечения качественными семенами северных регионов страны, где наблюдается частое невызревание семян. Большое внимание уделено особенностям реакции сосны семеношением на улучшение климатических условий произрастания, особенностям вступления ее в репродукцию, качеству семенного потомства, полученного от спонтанного опыления пыльцой сосны более южного происхождения и т. п. Даны основные принципы создания семенных плантаций с использованием клонов (семей) сосны северных экотипов.

Предназначено для специалистов лесного хозяйства, научных работников, преподавателей и студентов лесных и биологических вузов и колледжей, специалистов экологов и биологов.

ББК 43.811

ISBN 5-88086-178-3

© Е. Н. Наквасина, Т. В. Бедрицкая, 1999
© Издательство Поморского государственного
университета имени М. В. Ломоносова, 1999

ВВЕДЕНИЕ

Создание лесосеменных плантаций северных экотипов сосны в более южных условиях вызвано необходимостью обеспечения семенами северных районов страны, где наблюдается частая невызреваемость семян и редкие урожайные годы. Использование стимулирующего эффекта условий произрастания путем переброски черенков (семян) с севера в южном направлении позволяет не только усилить семеношение северных сосен, но и значительно повышает качество семенного потомства.

При выращивании северных сосен в более благоприятных климатических условиях наблюдается ряд особенностей, связанных с их вступлением в репродукцию, с прохождением ее начальных этапов. Прослеживаются некоторые аспекты наследования признаков, связанных с семеношением. Это прежде всего касается фенологии "цветения" и опыления, созревания семян, устойчивости сохранения морфологических признаков шишек и т. п. Выделены признаки, наиболее реагирующие на улучшение климатических условий — масса семян и их всхожесть, выход полнозернистых семян.

Особое внимание при закладке лесосеменных плантаций (ЛСП) такого типа уделяется генетической ценности семян и возможной территории их использования. Установлено, что достичь полной фенологической изоляции северных сосен от местных не удастся даже при перемещении клонов (семей) на расстояние, соответствующее 10° с. ш. и более. Часть семян на плантации будет получена в результате гибридизации при опылении клонов (семей) пыльцой сосны естественного происхождения, окружающей плантацию. В результате большое значение приобретает оценка семенного потомства методами ранней диагностики и в специальных испытательных культурах, заложенных, что особенно важно, в местах расположения материнских (северных), отцовских (южных) популяций и на территории между ними. Это позволяет определить коридор возможного использования семенного материала с учетом его генетических особенностей.

Специфика создания лесосеменных плантаций северных экотипов сосны, связанная с дальностью переброски клонов (семей), не позволяет в полной мере пользоваться разработанными ранее рекомендациями по созданию типичных автохтонных лесосеменных плантаций. Для уточнения

основных методических вопросов создания ЛСП такого типа в 1989—1991 гг. Архангельским институтом леса и лесохимии (ныне Северным научно-исследовательским институтом лесного хозяйства) по договору с Министерством лесного хозяйства РСФСР были проведены исследования по теме "Разработка рекомендаций по созданию ЛСП клонами и семьями северного происхождения в более южных условиях РСФСР" (рук. Е. Н. Наквасина). Материалы, собранные авторами при проработке этой темы и ранее при изучении общих вопросов географической изменчивости, были дополнены и расширены в последующие годы как на базе географических культур сосны, так и на основе новых опытных и опытно-производственных объектов — серии испытательных культур и лесосеменных плантаций. Расширению исследований способствовала проработка в 1992—1996 гг. темы "Создание экспериментальных лесосеменных плантаций сосны клонами и семьями в более южных районах Российской Федерации", входящей в государственную программу "Лес" (рук. Бедрицкая Т. В.).

Представляемая работа содержит обобщающие материалы исследований по биологическим и экологическим аспектам реакции сосны северных экотипов на улучшение климатических условий произрастания, обоснование ряда методических вопросов по созданию лесосеменных плантаций сосны северных происхождений в более южных регионах страны. В ходе проведенных исследований разработаны основные принципы создания лесосеменных плантаций северных экотипов сосны в более южных регионах страны с целью получения высококачественных семян для Крайнего Севера России.

Авторы выражают искреннюю благодарность своей коллеге Н. В. Улисовой за всемерную поддержку их начинаний. Признательны канд. с.-х. наук В. Я. Попову за ценные и тактические замечания по работе. Благодарны директору СевНИИЛХ члену-корреспонденту ВАСХНИИЛ Г. А. Чибисову за помощь в издании этой книги.

ГЛАВА 1

НЕОБХОДИМОСТЬ СОЗДАНИЯ СЕМЕННЫХ ПЛАНТАЦИЙ КЛОНАМИ И СЕМЬЯМИ СОСНЫ СЕВЕРНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В БОЛЕЕ ЮЖНЫХ УСЛОВИЯХ

Леса Крайнего Севера отличаются от большей части лесов европейского Севера России. Своеобразие лесной растительности выражается в росте и внешнем облике деревьев. Древостои характеризуются V—V б классами бонитета и разновозрастной структурой, которая в сосняках часто нарушается пожарами и приводит к образованию древостоев одного поколения.

Северные (бореальные) леса являются одним из важных природных объектов, обеспечивающих устойчивое состояние биосферы. Они регулируют климатический и водный режимы, защищают почвы от деградации на больших площадях, а также являются местом обитания животных и хранилищем генофонда древесных пород (Беломорская декларация, Архангельск, 1990) [29]. Однако положение, создавшееся в северных лесах, вызывает тревогу ученых и мировой общественности. На это неоднократно указывали И. С. Мелехов [90, 92, 95], Г. М. Козубов [62], Г. М. Козубов, К. С. Бобкова [64], А. Р. Родин [166], А. И. Писаренко [137, 138], А. И. Писаренко, Г. И. Редько, М. Д. Мезленко [139], Э. Тикканен и др. [183], В. Ф. Цветков [203, 204], В. А. Шубин [209], Г. А. Чибисов, В. Ф. Цветков, Б. А. Семенов [206] и др.

В результате усиливающегося антропогенного воздействия уменьшается площадь этих лесов, их естественная структура. Особое воздействие на древесные породы и почвы северных лесов оказывают промышленные выбросы. Сегодня только на Кольском полуострове в зоне активного влияния промышленных выбросов оказалось около 400 тысяч га лесов. В зоне деятельности медно-никелевых заводов леса полностью погибли на площади около 15 тыс. га. На этих площадях образовались типичные техногенные пустыни. Еще примерно 90 тыс. га насаждений сильно повреждены и интенсивно деградируют [94, 95, 73, 206].

Перед лесоводами остро встает проблема сохранения и восстановления этих лесов. Естественное возобновление северных лесов, особенно на пределе их ареала, часто затруднено. Сильное влияние на течение

репродуктивных процессов оказывает специфика лесорастительных, климатических и погодных условий, связанных с положением региона. Возникает проблема искусственного возобновления лесов. При этом предпочтение должно отдаваться сосне — главной лесообразующей породе. Успешное искусственное воспроизводство лесов зависит прежде всего от того, каким количеством семян располагает лесное хозяйство и каково их качество.

Северные районы Архангельской области, Республик Карелия и Коми, вся Мурманская область постоянно испытывают недостаток сосновых семян. Так, лесохозяйственные предприятия в Республике Коми, по данным В. А. Артемова [4], обеспечены семенным материалом в среднем на 75%, а северные лесхозы — лишь на 25%. В Мурманской области обеспеченность своими семенами нередко составляет 18%. Причем, в северных лесхозах области за период с 1975 по 1987 г. (13 лет) ни разу не было полного вызревания семян [180]. В Архангельской области за 35-летний период неплохое семеношение (с наличием качественных семян) наблюдалось только 6 раз [71]. По данным Архангельской лесоустроительной экспедиции в северных лесхозах Архангельской области нередко потребность в семенах покрывается за счет своих семязаготовок лишь на 4—13% (табл. 1).

Таблица 1

Объемы заготовок семян сосны в северных лесхозах Архангельской области

Лесхоз	Потребность в семенах, кг/год	Заготавливают	
		всего, кг/год	в % от потребности
Лешуконский	110	75,0	68,2
Емецкий	319	115,5	36,2
Архангельский	70	2,4	3,9
Онежский	1068	41,0	3,8
Холмогорский	146	31,0	21,2
Каргопольский	164	123,2	75,1
Пинежский	100	47,0	47,0
Сурский	210	29,0	13,8
Северодвинский	147	20,0	13,6

Урожай и качество семян сосны на Севере ее ареала определяется как географическим положением популяций, так и особенностями биологии сосны. Из всего комплекса своеобразных условий Крайнего Севера наиболее существенное значение по отношению к генеративному циклу

сосны на всем его протяжении имеет тепловой режим. Его влияние сказывается на повторяемости урожаев шишек и семян, на ходе их развития и созревания, на посевных качествах семян и т. п.

С. Н. Санников [173] связывает резкое снижение величины, качества и частоты урожаев семян сосны, произрастающей вблизи северной границы ее ареала, с хроническим дефицитом тепла в летние месяцы, препятствующего нормальному протеканию мейоза, эффективному опылению, вызреванию пыльцы и семян.

Репродуктивный цикл сосны длится 3 года. За этот период благоприятные условия, определяющие формирование генеративных органоидов опыления, оплодотворения и вызревание семян, складываются крайне редко, что и сказывается на урожае и качестве семян сосны. Это подтверждается работами С. В. Алексеева, А. А. Молчанова [1], Т. П. Некрасовой [113, 115, 116], И. Б. Белецкого [21, 24, 25, 26], А. А. Молчанова [97, 98], Г. М. Козубова [61, 62, 63], R. Sarvas [238], В. Коски [65], А. А. Листова [71], А. И. Барабина [8], Г. А. Чибисова, В. Ф. Цветкова, Б. А. Семенова [206], В. Я. Попова, В. М. Жарикова, Б. А. Чулкова и др. [149].

Промежутки между семенными годами у сосны на Севере могут достигать 10—20 лет, а на границе ее распространения — 100 лет. Положение усугубляется неполным вызреванием семян даже в "урожайные" годы. Так, по данным И. И. Сизова [180], в Мурманской области в период с 1980 по 1987 г. 46,5% от общего количества заготовленных семян было нестандартным. В Республике Коми такие семена составляли 19,8% [194]. По данным И. Б. Белецкого [22, 23] в Мурманской области масса 1000 штук семян колеблется от 2,9 до 4,3 г при выходе из одной шишки от 1,7 до 17 штук семян, а абсолютная всхожесть составляла 17—51%. Близкие данные приводят для Карелии А. Д. Волков, С. С. Зябченко [34], для Республики Коми — В. А. Шульгин [210], для Архангельской области — Е. Н. Наквасина, Н. В. Улиссина, Т. В. Бедрицкая [112, 10].

Дефицит и низкое качество местных семян в северных лесхозах обусловили их ввоз из других регионов страны. Чаще всего семена сосны завозили из южных лесхозов Архангельской области и Республики Карелия, а также из Вологодской области. Наряду с этим поступали семена и из Ленинградской, Челябинской, Амурской областей, с Урала и из Якутии. Однако культуры, заложенные инорайонными семенами, зачастую не давали желаемых результатов, гибель их была значительна. Интродуцированная сосна отличалась меньшей устойчивостью к болезням. Гибель растений вызывалась прежде всего инфицированием снежным шютте (*Phacidium infestans*). На это указывали В. Г. Яковлев [218], Е. А. Чекризов [205], Н. И. Орлова [125]. Для того чтобы упорядочить заготовку и использование инорайонных семян, в 1970-е

годы в стране был заложен широкомасштабный, не имеющий аналогов в мировой практике эксперимент по закладке сети географических культур основных лесообразующих пород [160]. На Европейском Севере географические культуры были заложены в 4-х пунктах — в северной (Мурманская область, Мончегорский лесхоз), средней (Архангельская область, Плесецкий лесхоз и Республика Коми, Корткеросский лесхоз) и в южной (Вологодская область, Череповецкий лесхоз) подзонах тайги.

Географические культуры сосны, заложенные в Мурманской области, показали результативность использования при лесовосстановлении на Крайнем Севере инорайонных семян (табл. 2). Сохранность и рост климатипов снижается от подзоны северной тайги к южным лесорастительным поясам. Обмерзание верхушечного побега у южных сосен приводит к его смене и искривлению ствола. В этих условиях преимущество по выживаемости, росту, качеству ствола приобретают наиболее устойчивые северотаежные климатипы. Использование инорайонных семян не позволяет получить качественные насаждения из-за их низкой адаптационной способности к суровым условиям Севера. Предпочтение следует отдавать местной сосне и популяциям из близких к ней регионам, отличающихся от местных по срокам окончания, начала и продолжительности вегетации не более, чем на 1 — 2 недели [181, 202, 177].

Таблица 2

Рост культур сосны различного географического происхождения в Мурманской области [167]

Происхождение культур (подзона тайги)	Приживаемость культур, % в возрасте, лет			Высота культур, см, в возрасте, лет		Доля прямостоящих растений, %
	1	3	14	6	14	
Северная	90,6	80,2	61,8	21,7	68,8	35,1
Средняя	86,1	70,8	35,1	23,1	48,2	19,0
Южная	83,6	69,2	27,5	19,6	38,4	19,0

На преимущество местной сосны перед инорайонной указывали Э. Густафссон [40], П. И. Войчалъ [33], В. Я. Попов, П. И. Войчалъ [141—143], В. Я. Попов [140], Л. А. Рязанцева, А. М. Шутяев [172], А. Р. Родин [165], А. Я. Любавская [74], И. И. Сизов [177, 178], Е. Н. Наквашина и др. [107, 109, 111] и другие. Северная сосна в силу своих наследственных особенностей является наиболее ценной в генетическом отношении, отличается лучшей выживаемостью и повышенной устойчивостью к ржавчине и снежному шютте. Это подтверждено исследованиями Н. И. Орловой [125], В. Ф. Цветкова [204], И. С. Мелехова [90, 91, 93], L. Torbjorn [24], H. D. Gerhold et. al. [226].

Особенностью ее также является раннее возмужание, связанное с быстрым прохождением фаз развития в условиях долгого полярного дня и с разреженностью насаждений [116], а также более высокий уровень гомеостаза [167] и полиморфизма [162].

Все это говорит о необходимости организации на Севере страны постоянной лесосеменной базы для регулярного получения семян с высокими наследственными и посевными свойствами. Об этом неоднократно упоминали И. Б. Белецкий [24], Г. М. Козубов [63], Г. М. Козубов, К. С. Бобкова [64], А. А. Листов [71], А. И. Ирошников [58], В. Я. Попов, В. М. Жариков, П. В. Тучин [150, 151], А. А. Мордась, А. П. Богомаз [99], Е. П. Проказин [163], Д. Я. Гиргидов [36].

Было замечено, что слабое и редкое семеношение сосны на севере ее ареала не является наследственным и может изменяться при ее выращивании в более благоприятных климатических условиях. Усиление семеношения северных сосен в более южных условиях произрастания отмечалось рядом ученых в Белоруссии [85], на Украине [132], в Ленинградской [46, 188, 186], Вологодской [189, 191] и Архангельской областях [107, 111, 112]. Усиленное семеношение наблюдалось даже при перемещении сосны к югу в пределах Мурманской области [23]. Е. П. Проказин [162] связывает интенсивную репродуктивную способность северных сосен с их большей приспособленностью к жизни в неблагоприятных условиях. При низкой плодovitости они были бы элиминированы. Для ели подобной зависимости не замечено. Наоборот, в географических культурах более раннее семеношение отмечается у южных климатипов по сравнению с северными [130].

Учитывая выявленные закономерности, целесообразно создавать специализированные лесосеменные плантации северных экотипов сосны в более южных климатических условиях, решая вопрос об обеспечении северных районов качественным потомством. На это указывали М. М. Вересин [32], В. Коски [65], Е. П. Проказин [161], М. Хагнер [198], Г. Эрикссон [215], Е. Д. Манцевич [84], Е. Д. Манцевич, Л. А. Сероглазова [86], В. И. Долголиков и др. [46], А. А. Яблоков [217], Е. Н. Наквасина, Т. В. Бедрицкая [111], Ю. П. Ефимов [51] и другие.

Переброска семян (черенков) плюсовых деревьев сосны с севера на юг позволяет не только усилить семеношение, но и сократить периоды между урожайными годами [170]. При этом удастся избежать одного из самых жестких факторов, определяющих снижение качества семян на Севере — низких температур в период опыления, оплодотворения, формирования семян. Улучшение температурного режима способствует лучшему вызреванию семян. Увеличение срока их созревания у северных сосен — явление модифицированного характера, не передается по наследству и не сохраняется в других условиях произрастания. На таких

плантациях должен концентрироваться лучший генофонд северных популяций, адаптированных к экстремальным условиям Севера [58].

Перемещение семенных плантаций сосны на юг не только повысит ее урожайность, но и позволит получать гибридные семена за счет скрещивания северных климатипов с местными в качестве опылителя. Считается, что такая гибридизация весьма желательна, т. к. дает возможность рассчитывать на объединение в гибридном потомстве выносливости и устойчивости северных сосен с высокой продуктивностью южных. Это мнение высказывали М. М. Вересин [32], Е. П. Проказин [161], М. Хагнер [197, 198], Г. Эрикссон [215], Е. Д. Манцевич, Л. А. Сероглазова [85, 87], Н. Gerchold, G. Spark [227]. Однако рост таких гибридов не изучен в достаточной мере. Не ясно, будут ли новые гибридные популяции продуктивнее местных или продуктивность их снизится. По крайней мере, по мнению ряда ученых гетерозисный эффект наблюдается не во всех вариантах межгеографических скрещиваний. В большинстве случаев гибриды занимают промежуточное положение. Это подтверждено опытами В. Коски [66], Е. Д. Манцевича [83], J.-E. Nilson [234], R. A. Woessner [242], E. K. Morgenstern [232], M. J. Holst, D. R. Fowler [229], Е. П. Проказина [164], Л. Ф. Правдина [158], Т. В. Бедрицкой, А. Л. Федоркова [13], В. Н. Ненюхина [119, 120].

Между тем, существует и серьезная опасность "биологического загрязнения генофонда", что может привести к несбалансированности гибридных популяций [136, 243]. Фоновое "загрязнение" ЛСП северных экотипов пыльцой от естественных сосняков может дать снижение генетического улучшения, плохую адаптацию потомства к холоду при использовании его в северных регионах. Для снижения эффекта спонтанной гибридизации наиболее желательной может быть полная фенологическая изоляция лесосеменных плантаций от пыльцы окружающих сосняков.

Следовательно, при создании ЛСП северных экотипов прежде всего необходимо выяснить вопрос о дальности перемещения семян (черенков) к югу, о качестве получаемого потомства, наследовании свойств и их проявлении в потомстве, а также решить вопрос о возможных территориях использования семян, полученных на семенных плантациях такого типа. Несомненно, что чем дальше отстоят друг от друга материнская и отцовская популяции, чем больше их наследственные различия, тем резче будут проявляться в потомстве особенности межгеографической гибридизации. В связи с этим должен быть решен вопрос о территории возможного использования семян.

При создании семенных плантаций северных экотипов сосны в более южных условиях нужно также иметь в виду, что дальность перемещения будет определять и характер опыления на ЛСП. Идеальным для создания плантаций такого типа явилась бы полная временная (географическая) изоляция клонов (семей) от поступления фоновой пыльцы местных

сосновых насаждений. Однако, по данным В. Коски [65], А. А. Хирова [206], Е. Д. Манцевича, Л. А. Сероглазовой [85], Н. В. Улиссовой [189, 191], Е. Н. Наквасиной и др. [111, 112], Т. В. Бедрицкой, Е. Н. Наквасиной [12, 14] и др. перенос сосны на значительные расстояния (500—1000 км) не обеспечивает полной изоляции цветения. В опылении северных клонов (семей) сосны будет участвовать как "своя" (северная), так и "чужая" (окружающих сосняков) пыльца. Это будет создавать эффект гибридизации, особенно на молодых плантациях, когда количество микростробиллов недостаточно. Генетическая ценность гибридных семян, полученных от спонтанного опыления, по мнению В. Коски [66], наполовину меньше, чем у семян при опылении популяций собственной пыльцой. С возрастом доля "своей" пыльцы будет увеличиваться. Однако по данным финских исследователей [219, 220, 221] высокий уровень пыльцевого загрязнения проявляется даже на довольно старых плантациях с высокой пыльцевой продуктивностью. Подбором клонов (семей) по синхронности цветения с местной сосной можно добиться приоритетности "своей" пыльцы по срокам поступления к макростробилам и попадания к ним по крайней мере до середины периода восприимчивости женских цветков. Следовательно, при обосновании семенных плантаций северных экотипов, создаваемых в более южных районах, необходимо учитывать особенности пыления клонов (семей) и синхронность цветения и разлета пыльцы в новых условиях произрастания сосны.

При этом необходимо учитывать также биологические особенности сосны, растущей у северной границы ареала вида. К ним относится прежде всего достаточно четко проявляющееся преобладание у отдельных деревьев женского и мужского пола, что отмечали в своих работах Т. П. Некрасова [113], И. Б. Белецкий [22], Г. М. Козубов [63], И. И. Сизов [178], В. И. Некрасов и др. [128], Т. В. Бедрицкая [9], Е. Н. Наквасина, Т. В. Бедрицкая, И. И. Сизов [111], Л. Ф. Правдин [156], Л. М. Мушкетик [101]. По мнению Н. И. Орловой [125], изучавшей особенности сосны в Мурманской области, частичный половой диморфизм является ответной реакцией вида на неблагоприятные почвенные и климатические условия. В литературе нет сведений о наследовании этого признака в потомстве и его изменчивости при перемещении сосны в более южные условия произрастания. Однако на автохтонных южно-таежных семенных плантациях сосны отмечалось наличие клонов с преимущественным образованием макро- и микростробиллов [147, 153]. Склонность к половому диморфизму у северной сосны необходимо учитывать при подборе маточных деревьев. Заготовка черенков только со склонностью к женскому цветению может привести к недостатку пылящих особей на лесосеменных плантациях, и, следовательно, к нехватке своей пыльцы, что вызовет излишнюю гибридизацию и повышенное самоопыление клонов (семей) на плантации.

До настоящего времени остаются совершенно неизученными вопросы индивидуальной отзывчивости деревьев на улучшение условий произрастания. Считается, что связь между материнским деревом и потомством, полученном при вегетативном и семенном размножении, по росту, выживаемости, морфологическим признакам, сильная [40, 122, 151, 212]. В то же время Э. Андерссон [2] отмечает слабое соответствие между материнскими деревьями и производными от них клонами в отношении цветения и плодоношения. Это говорит о необходимости испытания потомства плюсовых деревьев на реакцию семеношением при улучшении климатических условий произрастания до принятия решения о размещении их на ЛСП. Однако это длительный процесс. Поэтому в случае создания лесосеменных плантаций северных экотипов можно рассмотреть предложение Л. Ф. Правдина, М. П. Абатуровой, Г. А. Абатуровой [159], С. А. Мамаева и А. К. Махнева [82] о том, что при заготовке черенков (семян) следует ориентироваться не на плюсовые деревья, а на целые популяции, которые несут в себе большее генетическое разнообразие и гарантируют более надежные результаты. Для этой цели рекомендуется выбирать лучшие древостои локальных популяций. В этом смысле большее значение приобретают ранее созданные географические культуры [125]. Климатипы и отборные деревья можно использовать в качестве маточников: географические культуры созданы семенами эталонных высокопродуктивных насаждений и прошли испытание на реакцию семеношения в результате улучшения условий среды. При этом есть возможность провести фенологические наблюдения и отобрать для размножения наиболее ценные рано- и обильноплоносящие деревья.

Как уже отмечалось, ценность семян, полученных на лесосеменных плантациях северных экотипов, размещенных в более южных районах, будет определяться фоном пыльцы. Для решения вопроса об использовании семян, полученных на семенных плантациях северных экотипов сосны, необходимо решить вопрос о наследовании в гибридном потомстве генетических изменений, возникающих при скрещивании географически отдаленных популяций. Однако это длительный процесс для древесных растений.

Считается, что при достижении полной фенологической изоляции, или при скрещивании не столь отдаленных друг от друга популяций можно гарантировать качество семенного потомства и наследования адаптивных линий северных экотипов. Такие семена могут быть использованы в северных регионах. При спонтанном опылении географически удаленных рас полученные семена могут быть непригодны для восстановления на Севере.

Плантации северных экотипов сосны с использованием ее реакции семеношением на более благоприятные климатические условия созда-

ются в Швеции, Норвегии, Финляндии, США, Канаде и других странах [65, 198, 215, 222, 223, 225]. Наиболее широко представлены опытные и производственные лесосеменные плантации северных экотипов сосны в более южных условиях в Финляндии. Большинство их располагается южнее г. Юваскюля [233], то есть между 60 и 62° с. ш. Исследования финских ученых по семеношению и пылению сосны в связи с переброской клонов (семей) северных сосен в более южные регионы страны, позволили им разработать основные требования к подбору клонов на ЛСП, к числу клонов (не более 30), к площади плантации (не менее 5 га), к территориальному размещению плантаций по отношению к окружающим соснякам (не ближе 100 м), к количеству посторонней пыльцы (не более 20%) и запасу своей (более 20 кг/га), к схемам смешения клонов на плантации и т. п. По нормативам финских лесоводов на одной плантации допускается совмещать клоны, места происхождения которых различаются не более, чем на 130°/дней.

В рекомендациях ученых Скандинавских стран дальность переброски черенков (семян) к югу для создания плантаций не оговаривается, что, видимо, связано с общей небольшой протяженностью стран в широтном направлении. Однако в настоящее время опытные лесосеменные плантации и испытательные культуры с использованием финских экотипов сосны создаются в Воронежской (Россия) и Винницкой (Украина) областях [133, 212]. Цель совместных исследований российских (НИИЛ-ГиС) и украинских ученых с Финским лесным институтом состоит в поиске территориальных возможностей достижения полной фенологической изоляции при сверхдальних географических перемещениях. Дальность переброски достигает 16° с. ш. Созданные объекты относятся к 1970—1980 гг., однако о семеношении сообщений нет.

Основной вопрос, который сейчас решается в Скандинавских странах — о территориях использования семян, имеющих гибридизационную природу при отсутствии фенологической изоляции [219, 220, 233]. Однозначного мнения по использованию таких семян пока нет из-за малого возраста испытательных культур. Рекомендуются использовать семенной материал, полученный на лесосеменных плантациях северофинских сосен, расположенных на юге страны, для лесовосстановления в зоне между родиной плюсовых деревьев и местонахождением плантации, и в районах немного южнее этой зоны.

Специфика создания лесосеменных плантаций подобного типа, связанная с особенностями репродукции северной сосны при выращивании клонов (семей) в более благоприятных климатических условиях, не позволяет в полной мере пользоваться разработанными ранее рекомендациями по закладке автохтонных лесосеменных плантаций [46, 49, 126, 127]. В 1989—1991 гг. Архангельским институтом леса и лесохимии, по договору с Министерством лесного хозяйства РСФСР, были прове-

дены исследования по теме "Разработка рекомендаций по созданию лесосеменных плантаций клонами и семьями северного происхождения в более южных условиях РСФСР" [112]. В последующие годы ввелась опытно-производственная проверка и уточнение ряда методических положений рекомендаций, создавались опытные объекты [11].

В настоящей работе рассматриваются биолого-экологические особенности реакции сосны семеношением на изменение (и прежде всего улучшение) климатических условий произрастания и, в связи с этим, дается обоснование ряда методических вопросов, которые необходимо учитывать при создании плантаций клонами (семьями) северных экотипов сосны в более южных регионах. Прежде всего это дальность переброски черенков (семян) на юг для создания ЛСП, которая в свою очередь будет определять особенности опыления на плантации, а, следовательно, качество и генетическую ценность семян. С дальностью переброски клонов (семей) связаны также особенности структуры лесосеменных плантаций (в частности, введение клонов-опылителей), подбора площадей и компонентов для плантаций, селекционное формирование ЛСП, использование семенного потомства.

ГЛАВА 2

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Объекты исследований

Основными источниками исследований при изучении реакции экотипов сосны северного происхождения на улучшение условий произрастания послужили географические культуры, представляющие собой уникальный банк происхождений, сконцентрированный в различных регионах страны. Эта природная лаборатория позволяет проследить сохранность, рост, особенности семеношения и пыления потомств различных популяций в новых для них климатических условиях [15, 16].

В 1971 году северный регион страны включен в государственную сеть географического испытания потомств климатипов. В рамках этой программы Архангельским институтом леса и лесохимии (ныне Северный НИИ лесного хозяйства) в 1976—1978 гг. созданы опытные культуры сосны из инорайонных семян общей площадью 51,5 га. Куратором работ и их непосредственным участником была Т. С. Непогодьева. Пункты испытания потомств расположены в разных подзонах европейской тайги: в северо-западной части северной подзоны (Мончегорский лесхоз Мурманской области), в западной и восточной частях средней подзоны (Плесецкий лесхоз Архангельской области и Корткеросский лесхоз Республики Коми) и в южной подзоне тайги (Череповецкий лесхоз Вологодской области) (рис. 1).

Разница между северным и южным пунктами исследований составляет 9° с. ш. Наиболее суровыми условиями отличается Мончегорский пункт испытания, самыми благоприятными — Вологодская область. Характеристика географических культур содержится в публикациях [102, 106, 105, 109, 196]. Согласно госреестру, в географических культурах европейского Севера испытывается потомство сосен из 56 пунктов.

Наиболее представительными по разнообразию испытываемых потомств являются географические культуры Плесецкого лесхоза, расположенного в средней подзоне тайги (Архангельская область). Здесь испытывается 44 климатипа, пункты сбора семян расположены от 68° до 55° с. ш. и от 26 до 130° в. д. (табл. 3). В коллекции представлены

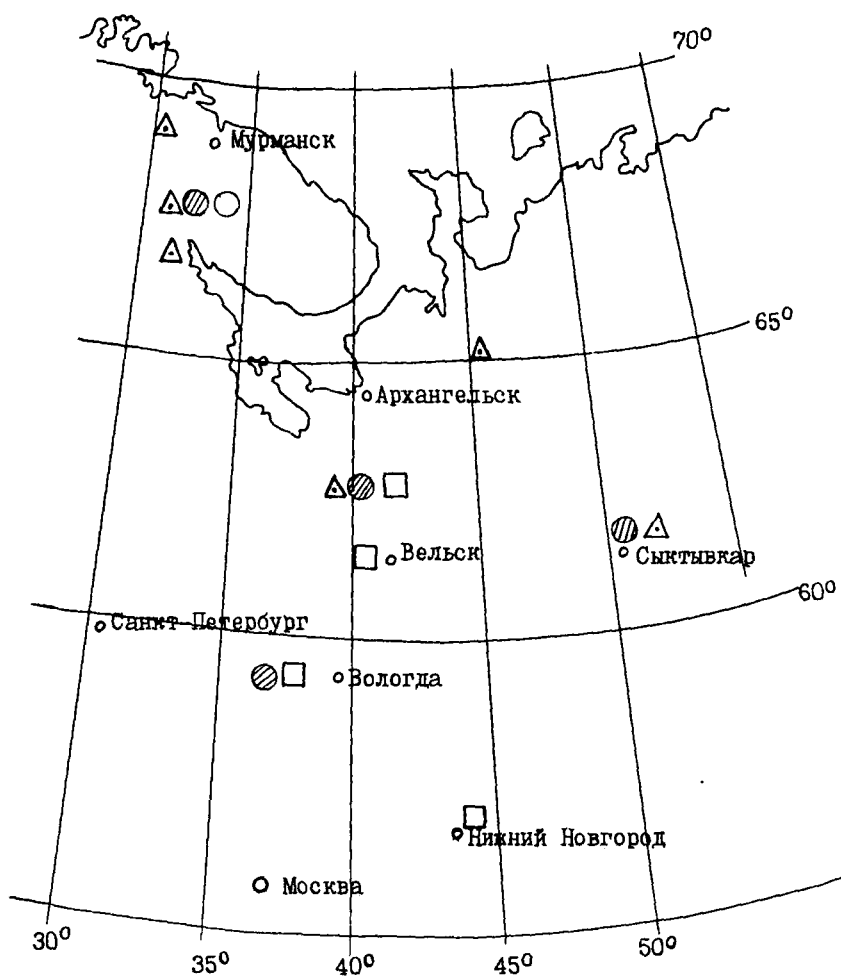


Рис. 1. Схема расположения объектов исследования

- | | |
|----------------------------|-----------------------------|
| □ - лесосеменные плантации | ● - географические культуры |
| △ - испытательные культуры | ○ - архив клонов |

и более северные, и более южные по сравнению с местом испытания потомства сосны. Именно этот пункт и был выбран основным объектом, где проводилось детальное изучение реакции северных экотипов сосны семеношением на улучшение условий произрастания. В Плесецком лесхозе географические культуры сосны заложены на площади 8 га. Лесокультурная площадь представлена вырубкой 30-летней давности из-под сосняка-черничного. Последние годы перед посадкой культур она использовалась под пастбище. Почву готовили в год, предшествующий закладке культур путем сплошной вспашки без оборота пласта плугом ПКС-3-35 в агрегате с трактором ДТ-75. Двухлетние сеянцы сосны высаживали вручную под меч Колесова с расстоянием между рядами 2,1—2,5 м, в ряду — 0,75 м. Размеры блоков происхождений (1—3 повторности) зависели от обеспеченности посадочным материалом и колебались от 0,05 до 0,25 га. В течение всех лет изучения в культурах проводились уходы: вырубались больные деревья, мелколиственная поросль.

Таблица 3

Представленность климатипов сосны, испытываемых в средней подзоне тайги
(в числителе — географические координаты северного лесхоза, в знаменателе — южного)

Лесорастительные зоны по С. Ф. Курнаеву [67]	Количество испытываемых вариантов	Географические координаты мест заготовки семян, град.-мин.	
		с. ш.	в. д.
Северная подзона тайги	7	67°51' 64°36'	32°57' 56°00'
Средняя подзона тайги	13	62°54' 56°30'	40°24' 130°00'
Южная подзона тайги	17	62°00' 52°40'	130°00' 90°00'
Северная подзона смешанных лесов	3	58°15' 57°03'	32°28' 54°00'
Южная подзона смешанных лесов	4	58°10' 55°32'	26°28' 38°57'
Всего:	44	—	—

С целью проверки роста и устойчивости спонтанного полусибирского потомства сосны, авторами в 1990 г. в различных пунктах европейского Севера заложены испытательные культуры II поколения [13]. Опытно-производственные посадки расположены в 5 лесхозах Мурманской, Архангельской и Вологодской областей (см. рис. 1). Семена для закладки культур получены в климатипах сосны в географических культурах Ар-

1284645

ВОЛОГДСКАЯ

ОТДЕЛ

хангельской и Вологодской областей. Высаженный материал (2-летние сеянцы) выращивался по общепринятым технологиям в базовых теплицах с полиэтиленовым покрытием. На каждый объект составлена схема посадки, подготовлены паспорта по общепринятой форме государственной регистрации.

Одна из серий испытательных культур включала в себя объекты проверки потомств одновременно в местах материнской, отцовской популяций и на территории между ними. С этой целью испытательные культуры заложены сеянцами одной репродукции, выращенными в одинаковых условиях, на территории Кольского, Кандалакшского лесхозов Мурманской области и Плесецкого лесхоза Архангельской области. В опыте представлено полусибсовое потомство климатипов, отличающихся ранним семеношением: № 1 — Мончегорский лесхоз Мурманской области, № 2 — Кандалакшский лесхоз Мурманской области, № 12 — Чупинский лесхоз Карелии. В качестве контролей использовано потомство отцовской и материнской популяций: А — контроль, Плесецкий лесхоз Архангельской области, М — контроль, Кандалакшский лесхоз Мурманской области. Все культуры этой серии созданы в близких лесорастительных условиях (сосняк брусничный, сосняк черничный), с одинаковым размещением сеянцев, в 3—5 повторностях, в зависимости от наличия посадочного материала по вариантам. В Мурманской области посадка проводилась без подготовки почвы, в Архангельской области — в борозды, напаханные плугом ПКЛ-70.

В Келдинском лесничестве Пинежского лесхоза Архангельской области заложены испытательные культуры 4 вариантов полусибсовых гибридов северных экотипов сосны среднетаежной репродукции. В опыте представлено потомство климатипов № 2. — Кандалакшский лесхоз Мурманской области, № 3 — Пинежский лесхоз Архангельской области, а также два варианта контроля — сеянцы из семян хозяйственной заготовки из Пинежского (северотаежного) и Плесецкого (среднетаежного) лесхозов Архангельской области. Лесокультурная площадь представляла нераскорчеванную вырубку из-под сосняка-брусничного. Подготовка почвы проводилась плугом ПДП-1 путем напашки борозд. Расстояние между бороздами до 5 м, шаг посадки — 0,7—0,8 м. Площадь опыта — 1 га.

В Корткеросском лесхозе Республики Коми (на широте 61°41' с. ш.) испытательные культуры были заложены в 1990 г. С. Н. Тархановым под методическим руководством авторов на вырубке 40-х годов из-под сосняка брусничного. Почва — подзол иллювиально-железистый средней мощности на двучленных отложениях. 2-летние сеянцы, выращенные в теплице Корткеросского лесхоза, высаживались вручную по микроповышениям, подготовленным плугом ПКЛ-70, с расстоянием между рядами 2,5 м, между растениями в ряду — 0,7—0,8 м. Количество

высаженных растений по вариантам составило от 165 до 380 шт., приживаемость сеянцев на первый год после посадки — 83—95%. На лесокультурную площадь было высажено три варианта сеянцев, представленных спонтанными гибридами северных экотипов сосны средне-таежной репродукции. Гибридные семена получены в климатах Мурманского и архангельского происхождения в географических культурах Архангельской области и Республики Коми. Наличие гибридов с различными отцовскими популяциями, участвующими в опылении стробилос северной сосны, вызвало необходимость введения в эксперимент двух вариантов контролей, в качестве которых использованы семена хозяйственной заготовки (того же года репродукции) из Плесецкого лесхоза Архангельской области и Корткеросского лесхоза Республики Коми.

Аналогичные испытательные культуры созданы Н. В. Улисовой в Вологодской области (Череповецкий лесхоз). В них испытывается полусибсовое потомство карельских сосен южно-таежной репродукции.

Объектами исследований служили также лесосеменные плантации северных экотипов сосны. Наибольший интерес в этом отношении представляла первая производственная ЛСП северных экотипов сосны, созданная в 1986 году по приказу Министерства лесного хозяйства в Семеновском лесхозе Нижегородской области (подзона хвойно-широколиственных лесов). Черенки для создания плантации заготовлены с 10 плюсовых деревьев в Кандалакшском лесхозе Мурманской области [12, 14]. Подробное описание объекта приводится в главе 8.

В 1988—1996 гг. Архангельским институтом леса и лесохимии по рекомендациям, разработанным авторами, и при их участии заложены более 10 га опытно-производственных клоновых и семейственных лесосеменных плантаций северных экотипов сосны в Архангельской (Плесецкий, Вельский лесхозы) и Вологодской (Череповецкий лесхоз) областях. В Вологодской области работы проводились под руководством и при непосредственном участии нашей коллеги Н. В. Улисовой.

В Шухтовском лесничестве Череповецкого лесхоза (южная подзона тайги) в 1988 году создана семейственная лесосеменная плантация северных экотипов сосны общей площадью 3,5 га. Для закладки ЛСП использовалось семенное потомство (3-летние сеянцы) отборных маточных деревьев с плантации сосны из Обозерского лесхоза Архангельской области, расположенного на широте 63° с. ш., и Вельского лесхоза Архангельской области (61°08' с. ш.). Посадочный материал выращен в питомнике Вельского лесхоза и предоставлен нам с. н. с. Северной ЛОС АИЛиЛХ В. М. Жариковым и инженером Вельского лесхоза А. Б. Чулковым. Всего высажено около 1,5 тыс. сеянцев (по 2 в одно посадочное место) 31 семьи. Плантация создана по общепринятым методикам на вырубке из-под лиственных пород, со сплошной подго-

товкой почвы [193]. Размещение посадочных мест — систематическое линейное с расстоянием между рядами 6—8 м, в ряду — 1 м.

При создании клоновых ЛСП в Вологодской и Архангельской областях черенки для привоев заготавливали в северных климатипах в географических культурах в Архангельской области (Плесецкий лесхоз), а также в естественных сосновых насаждениях Мезенского лесхоза (северная подзона тайги). Дальность переброски черенков от места их заготовки до пункта создания ЛСП составила от 3° до 10° с. ш. На плантациях представлено от 20 до 42 клонов. Посадочный материал выращивали в базовых теплицах Плесецкого и Череповецкого лесхозов. Прививку черенков проводили собственными силами на 2—4-летние растения. Привитый посадочный материал доращивали в теплице 1—2 года.

Методика исследований

Все работы по выращиванию сеянцев, закладке новых и изучению ранее созданных географических и испытательных культур проводили по методике, разработанной ВНИИЛМом [56] и утвержденной решением Проблемного совета по лесной генетике, селекции и семеноводству 05.04.72 г., а также по общепринятым лесокультурным и лесоселекционным методикам [5, 60, 124].

Генетико-селекционную оценку популяций и их потомств в серии испытательных культур проводили методами, предложенными С. А. Петровым [135] и Л. А. Животовским [53, 54]. При этом рассчитывали критерии идентичности и разнообразия популяций, показатели наследуемости количественных признаков (H^2), экологическую стабильность потомств (по Эберхарту и Расселу).

Все материалы обрабатывались методами вариационной статистики [96, 41, 175] с использованием корреляционного и дисперсионного анализов.

Учет "цветения" и семеношения сосны в географических культурах проводился ежегодно сплошным перечетом семеносящих деревьев на учетных рядах с маркированными деревьями (не менее 150 в климатипе). При этом учитывалось число деревьев, участвующих в репродукции, количество макро- и микростробилов, шишек на каждом дереве. Отбирались образцы шишек и семян. При анализе шишек измерялись их длина, ширина, описывалась окраска и форма апофиз по Л. Ф. Правдину [157]. Отмечалось наличие повреждений, а при высушивании шишек — доля нераскрывшихся. Определялась средняя масса одной шишки, выход полных и пустых семян, масса 1000 штук семян. Семена проращивались по ГОСТу 14.161—86 [39], определялась их всхожесть, энергия прорастания и структура потомства по семядолям [145]. Проводился рентгенографический анализ семян [213, 208].

Применяемые при исследованиях другие частные методики подробно представлены в соответствующих разделах.

При сравнительном анализе климатипов и их потомств в качестве контроля принимался местный вариант или близкий к нему. В ряде случаев для сравнения качественных характеристик семян в контроле было использовано потомство естественных популяций.

Исследования по изучению особенностей роста и семеношения северных экотипов сосны в более южных условиях произрастания проводились в течение 1984—1996 гг. и продолжаются в настоящее время в 9 лесхозах Российской Федерации в Мурманской, Архангельской, Вологодской областях и Республике Коми [104, 11].

ГЛАВА 3

РЕАКЦИЯ СЕВЕРНЫХ ЭКОТИПОВ СОСНЫ НА УЛУЧШЕНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Выживаемость и рост сосны

В географических культурах Архангельской области представлено 5 происхождений сосны, исходные популяции которых расположены в северной подзоне тайги, севернее места испытания их потомства. Характеристика мест произрастания материнских насаждений и данные по выживаемости и росту культур приведены в таблице 4.

Исследования, проведенные нами [107, 109, 110], показали, что в рамках всех представленных в коллекции климатипов выживаемость, качество ствола и рост потомства тесно связаны с географическим происхождением материнских популяций (корреляционное отношение $r = 0,55 - 0,89$, при $t = 4,0 - 22,0$). Хорошие показатели по всем параметрам у местных среднетаежных и близких к ним популяций.

Выживаемость потомства северных популяций, выращиваемых в более благоприятных для них условиях, выше, чем у местных и более южных происхождений. В 15-летних культурах приживаемость северных сосен составляет в среднем около 82%. Наиболее высокий показатель выживаемости (до 90%) имеет самый северный климатип из Мончегорского лесхоза Мурманской области (67°51' с. ш.), "перемещенный" к югу на 5° с. ш. Отпад особей в северных происхождениях прекратился уже на 3-й год после посадки растений на лесокультурную площадь. При выращивании потомства северных экотипов на родине исходных (маргинальных) популяций наблюдается ежегодное снижение приживаемости посадок. В 14-летних культурах она составила 68%, что почти на 20% ниже по сравнению с сохранностью таких же культур в средней подзоне тайги.

В то же время сосна северного происхождения в культурах средней подзоны тайги отстает в росте от более южных происхождений, хотя и растет лучше, чем у себя на родине. Так, высота сосны из Мурманской области, при выращивании в средней подзоне тайги Архангельской области, в 15-летнем возрасте составляет 2,4—2,8 м, что на 13% ниже среднетаежных сосен. На родине материнских насаждений (в северной подзоне

Таблица 4

Характеристика климатипов сосны северного происхождения в географических культурах Архангельской области

Происхождение культур			Климатические характеристики района сбора семян*		Приживаемость 15-летних культур, %	Средние показатели 15-летней сосны, $\bar{X} \pm m_x$		Густота культур, шт./га
область (республика), лесхоз	северная широта, град.-мин.	восточная долгота, град.-мин.	средняя продолжительность вегетационного периода, дни	сумма температур выше 5°C, градусы		высота, м	диаметр на 1,3 м, см	
Мурманская Мончегорский	67°51'	32°57'	90	1220	89,4	2,43±0,07	3,9±0,2	4768
Мурманская Канда拉克шский	67°00'	32°33'	90	1220	85,7	2,83±0,07	4,2±0,2	4570
Карелия Чупинский	66°22'	33°00'	120	1300	75,2	3,08±0,07	4,3±0,2	4010
Архангельская Пинежский	64°45'	43°14'	132	1510	80,0	2,78±0,07	4,4±0,2	4266
Архангельская Плесецкий (контроль)	62°54'	40°24'	148	1768	63,1	3,37±0,08	5,3±0,2	3269

Примечание: * — по "Лесосеменному районированию..." [70]

тайги) высота одновозрастных культур составила 0,7 м. Северное потомство в средней подзоне тайги имеет лучшее качество ствола (количество прямых деревьев составляет 93—100%), чем у более южных популяций.

Семеношение сосны

Установлено, что редкое и слабое семеношение сосны, присущее ей на Севере, не является наследственным и при улучшении условий произрастания может меняться [231, 232]. Раннее семеношение северных сосен в более южных условиях произрастания отмечалось учеными в ряде регионов: в Белоруссии [85], на Украине [132], в Московской [169] и Ленинградской [46, 186, 187], Вологодской [189, 191] областях и др. На основании выявленных закономерностей сделаны предположения о возможности создания семенных плантаций сосны северных экотипов в более южных условиях произрастания для обеспечения семенами северных регионов страны.

Наши исследования [17, 103, 108, 111] показали, что в условиях средней подзоны тайги сосна северного происхождения вступила в стадию семеношения в 10-летнем возрасте. Первые макростробилы начали образовывать самые северные в коллекции географических культур сосны из Субарктики. У местных и близких к ним сосен макростробилы начали появляться спустя 1—2 года. По числу деревьев, вступивших в семеношение, наибольшую отзывчивость на улучшение условий произрастания проявили сосны из Мурманской области, местоположение исходных популяций у которых отстоит от места испытания на 4—5° с. ш. (табл. 5).

Таблица 5

Количество семеносящих деревьев (%) у сосны северных экотипов в географических культурах в Плесецком лесхозе Архангельской области

Возраст деревьев, лет	Происхождение семян (область, республика, лесхоз)				
	Мурманская Мончегорский 67°51' с. ш.	Мурманская Кандалакшский 67°00' с. ш.	Карелия Чупинский 66°22' с. ш.	Архангельская Пинежский 64°45' с. ш.	Архангельская Плесецкий 62°54' с. ш.
10	31,1	25,5	5,7	7,8	1,0
11	29,0	20,5	8,6	5,8	0
12	38,2	29,1	9,8	7,0	1,0
13	60,1	55,3	20,7	19,4	1,0
14	51,4	37,1	10,2	11,9	1,0
15	27,0	7,6	1,7	2,0	1,0
16	49,3	30,4	11,4	19,6	6,3
17	43,9	29,4	14,9	15,4	4,5
18	52,7	25,7	23,4	20,3	16,1
20	59,8	30,5	22,5	23,4	15,4

Значительное улучшение условий произрастания при выращивании в средней подзоне тайги (различия в сумме эффективных температур составляет более 500° С) обусловило интенсивное "цветение" потомства (24—31% особей) уже на следующий год после образования первых единичных макростробилов. В последующие годы эти климатипы сохранили лидирующее положение по интенсивности вступления в репродукцию. В 13-летнем возрасте сосны число семеносящих деревьев достигало 55—60% от общего числа наблюдаемых растений. У потомства северотаежных популяций из Архангельской области и Карелии, которое было "перемещено" в новые условия выращивания в пределах 2—3° с. ш. к югу, показатели участия деревьев в семеношении несколько ниже, чем у крайнесеверных климатипов. Количество семеносящих деревьев в наиболее благоприятные для образования макростробилов годы составило 19—23%.

Установлено, что характер "цветения" в значительной степени определяется географическим положением исходных популяций и зависит от условий, в которых формируется климатип (табл. 6). Связь достаточно тесная и достоверная на 1% уровне значимости. Дисперсионный анализ интенсивности семеношения северотаежных сосен (табл. 7) показал, что коэффициент наследуемости этого признака достаточно высок и составляет 0,677. Следовательно, признак раннего и интенсивного "цветения" в большей степени определяется генотипически, в меньшей степени подвержен влиянию экологических вариантов при его проявлении. Высокая доля влияния популяционных свойств в цветении сосны подтверждается и показателем Плохинского [131]. В потомстве северотаежных популяций она может достигать 64,6% от общего влияния всех факторов.

Таблица 6

Связь между интенсивностью семеношения северных экотипов сосны и происхождением популяции в географических культурах Архангельской области

Показатели географического происхождения климатипов	Коэффициент корреляции, r	Ошибка коэффициента корреляции, $\pm m$	Достоверность значения, t
Географические координаты, град.-мин. с. ш.	0,870	0,11	7,8
Средняя продолжительность вегетационного периода, дни	-0,918	0,07	13,1
Сумма температур выше +5°С, град.	0,774	0,15	5,2
Масса 1000 шт. семян исходных популяций, г	-0,961	0,04	28,2

Таблица 7

Дисперсионный анализ интенсивности "цветения" северотаежных климатипов сосны в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области

Источник дисперсии	Число степеней свободы	Сумма квадратов отклонений	Средний квадрат	Варианса		Критерий Фишера	Коэффициент наследуемости, H^2
				генетическая	экологическая		
Межгрупповой	3	6726	2242	213,97	102,26	21,91	0,677
Случайный (внутригрупповой)	36	3683	102				
Общий	39	10409					

В первые годы репродукции число женских стробилов в среднем на одно дерево невелико — от 1 до 25 штук. Оно колеблется по годам и увеличивается незначительно, вероятно, из-за быстрого смыкания культур в рядах и между рядами. По количеству образующихся на дереве макростробилов наблюдается закономерность, аналогичная интенсивности вступления сосны в репродукцию: чем больше различия в климатических характеристиках в месте произрастания потомства и на его родине, где сформировался климатип, тем более отзывчива сосна на улучшение условий произрастания (рис. 2). В период до смыкания крон наибольшее количество макростробилов образуется у потомства самых северных популяций из Субарктики. Меньшее — у северотаежных сосен из Архангельской области и Карелии (табл. 8). В культурах, созданных из местных семян (Плесецкий лесхоз Архангельской области), до 16-летнего возраста потомства наблюдалось единичное образование макростробилов, и только позднее отдельные деревья стали образовывать до 45 женских шишечек. Доля таких деревьев не превышала 4% от общего числа особей в климатипе.

В то же время у потомства крайнесеверных сосен, произрастающего в культурах средней подзоны тайги, на отдельных деревьях образовывалось до 100 и более женских стробилов. Уже в 11—12-летних культурах доля таких деревьев составляла 7,5—12%. Максимальное количество макростробилов на одном семеносящем дереве было учтено в наиболее благоприятные для семеношения годы и в 12—13-летних культурах составило 137 шт. По мере удаления родины климатипа к северу от пункта испытания число таких "обильносеменосящих" деревьев увеличивается, а количество деревьев с единичным образованием женских стробилов снижается.

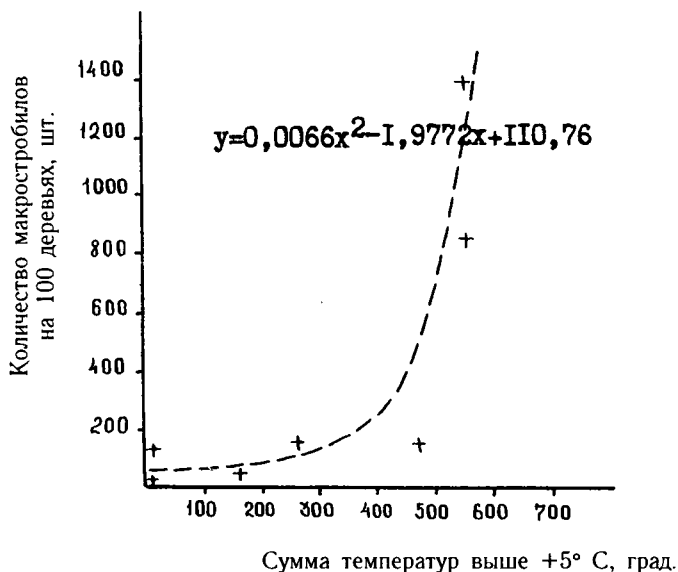


Рис. 2. Интенсивность образования макростробилов у сосны в зависимости от различий в сумме эффективных температур в местах расположения материнских насаждений и выращивания потомства

Статистически достоверно установлено, что сосна крайнесеверного происхождения, при выращивании в средней подзоне тайги, обладает наиболее высоким уровнем разнообразия популяций по количеству женских стробилов. Показатель уровня разнообразия популяций, рассчитанный по К. Шеннону [135], составляет 0,694 — 0,882 (при $S = \pm 0,039$ — 0,053). В северотаежных популяциях из Архангельской области и Карелии уровень разнообразия популяций несколько ниже и составляет 0,402 — 0,358 (при $S = \pm 0,060$).

Оценка фенотипического разнообразия популяций с использованием индекса Л. А. Животовского [53, 54] показала, что потомство мончегорской и кандалакшской популяций из Мурманской области имеют идентичное распределение по числу макростробилов (табл. 9) так же, как и северотаежные популяции из Карелии и Архангельской области. Эти группы популяций заметно отличаются друг от друга (индекс Животовского равен 11,2 и значительно выше стандартного критерия). Фенотипическое разнообразие потомств сосны различного географического происхождения следует учитывать при подборе компонентов для ЛСП и при разработке критериев отбора оценки клонов (семей).

Таблица 8

Количество макростробилов на одном дереве в культурах сосны северных экотипов в средней подзоне
Архангельской области (в числителе — среднее значение, в знаменателе — максимальное)

Происхождение культур		Количество макростробилов, шт. в возрасте сосны, лет							Среднее за 9 лет, шт.
область (республика), лесхоз	северная широта, град.-мин.	10	11	12	13	14	16	18	
Мурманская, Мончегорский	67°51'	$\frac{3,9}{20}$	$\frac{9,5}{119}$	$\frac{23,3}{137}$	$\frac{19,5}{137}$	$\frac{10,4}{56}$	$\frac{21,3}{103}$	$\frac{10,2}{57}$	$\frac{14,0}{137}$
Мурманская, Кандалакшский	67°00'	$\frac{4,5}{28}$	$\frac{8,4}{61}$	$\frac{15,8}{84}$	$\frac{11,4}{45}$	$\frac{6,9}{18}$	$\frac{9,4}{70}$	$\frac{6,2}{31}$	$\frac{8,9}{84}$
Карелия, Чупинский	66°22'	$\frac{4,8}{17}$	$\frac{7,1}{47}$	$\frac{8,6}{51}$	$\frac{5,8}{17}$	$\frac{3,0}{6}$	$\frac{5,7}{22}$	$\frac{7,9}{40}$	$\frac{6,1}{51}$
Архангельская, Пинежский	64°45'	$\frac{4,8}{18}$	$\frac{5,5}{26}$	$\frac{8,7}{52}$	$\frac{3,2}{36}$	$\frac{1,3}{12}$	$\frac{6,3}{19}$	$\frac{4,3}{15}$	$\frac{4,9}{52}$
Архангельская, Плесецкий (контроль)	62°54'	$\frac{4,5}{8}$	$\frac{2,4}{6}$	$\frac{6,0}{13}$	$\frac{1,0}{2}$	$\frac{1,1}{2}$	$\frac{10,2}{24}$	$\frac{5,1}{43}$	$\frac{4,3}{43}$

Таблица 9

**Фенотипическое разнообразие потомств северных экотипов
по количеству макростробилов в 10—15-летних культурах
Плесецкого лесхоза Архангельской области**

Происхождение культур (область, республика)	Процент деревьев с количеством макростробилов (среднее за 6 лет)				Индекс разнообразия популяций*	
	1—10 шт.	11—50 шт.	51—100 шт.	более 100 шт.	$I \pm S$	χ^2
Мурманская	56,0	38,1	5,3	0,6	$4,6 \pm 0,011$	7,81
Мурманская	69,0	29,4	1,6	—		
Карелия	88,1	11,4	0,5	—	$11,2 \pm 0,018$	5,99
Архангельская	90,2	9,2	0,6	—	$0,4 \pm 0,001$	5,99

* Показатель рассчитан между 1—2, 2—12, 12—3 климатипами соответственно.

Наши исследования подтверждают сделанный ранее вывод Т. П. Некрасовой [115] о том, что для сосны характерна генетическая предрасположенность одних деревьев к высокому, а других к низкому нерегулярному семеношению. Это свойство сосны проявляется и в потомстве при испытании в более благоприятных условиях его выращивания. Высокая изменчивость северотаежных сосен по количеству репродуктивных органов, при выращивании в средней подзоне тайги, говорит о разной степени отзывчивости отдельных деревьев в популяции на улучшение условий произрастания и, в свою очередь, служит основанием для отбора в культурах наиболее перспективных "рано- и обильносеменных" деревьев. Такие особи в географических культурах выделяются с первых лет репродукции и с возрастом их позиции сохраняются. После проверки на выход и качество семян они смогут служить в качестве маточников для создания лесосеменных плантаций.

Пыление сосны

Вопросы мужского "цветения" сосны в молодняках в литературе освещены недостаточно. В то же время изучение особенностей пыления сосны на ранних этапах вступления в репродукцию имеет большое значение при создании семенных плантаций северных экотипов сосны. На плантациях такого типа для повышения генетической ценности семян важно, чтобы опыление женских стробилов северных сосен происходило "своей" пылью, за счет микростробилов, образующихся у сосен северного происхождения. В литературе есть сведения [35, 85, 115, 164,

169], что в сосновых молодняках образование макростробилов, как правило, опережает формирование микростробилов. При испытании потомства северных сосен в культурах в средней подзоне тайги в первые годы после начала репродукции опыление женских соцветий происходило пылью близлежащих сосняков естественного происхождения, что приводило к спонтанной внутривидовой гибридизации. Образование микростробилов началось на четыре года позже женского [9, 20]. Первые немногочисленные колоски появились в 11-летних культурах мурманского и пинежского происхождения (табл. 10). В первые годы число сосен с микростробилами было невелико (1—8%). К концу первого класса возраста культур доля деревьев с колосками во всех вариантах северных экотипов увеличилась до 8—15%, но оставалась ниже, чем число семеносящих деревьев. В местном экотипе деревья с микростробилами преобладают над семеносящими, достигая 39% от общего количества особей.

Таблица 10

Количество деревьев с микростробилами (%) у сосен северных экотипов в культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области

Возраст сосны, лет	Происхождение семян (область, республика)				
	Мурманская 67°51' с. ш.	Мурманская 67°00' с. ш.	Карелия 66°22' с. ш.	Архангельская 64°45' с. ш.	Архангельская 62°54' с. ш.
14	1,4	3,5	2,3	9,1	3,6
15	4,5	3,9	6,6	7,9	4,4
16	11,5	5,3	1,7	7,7	6,3
17	14,9	7,6	8,6	9,1	20,5
19	12,2	8,2	9,7	14,7	39,3

Количество микростробилов на одном дереве в культурах I класса возраста невелико. Вначале образуются единичные колоски, с возрастом их число увеличивается. В пределах климатипов выделяются деревья с обильным образованием микростробилов, количество которых в 2,5—5 раз больше среднего по варианту. Число "обильнопылящих" деревьев и общее количество колосков на дереве выше у климатипов, "перемещенных" на 2—3° с. ш. к югу, по сравнению с крайнесеверными соснами (табл. 11). Наблюдается зависимость, обратная семеношению: с увеличением широты места расположения родительской популяции снижается количество деревьев с микростробилами и число микростробилов на них. Количество деревьев с мужскими стробилами (среднее

за 5 лет) в климатах обратно коррелирует (на 5% уровне значимости) с географическим положением материнской популяции и с ее средним бонитетом (коэффициент корреляции $r = -0,518 - -0,578$ при $t = 2,24 - 2,74$).

Таблица 11

Количество микростробилов на одном дереве у сосны северных экотипов в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области (в числителе — среднее значение, в знаменателе — максимальное)

Происхождение культур		Количество микростробилов, шт. в возрасте сосны, лет		
область (республика), лесхоз	северная широта, град.-мин.	16	18	20
Мурманская Мончегорский	67°51'	$\frac{13,3}{32}$	$\frac{14,8}{126}$	$\frac{29,7}{70}$
Мурманская Кандалакшский	67°00'	$\frac{15,4}{59}$	$\frac{44,8}{105}$	$\frac{28,3}{81}$
Карелия Чупинский	66°22'	$\frac{32,2}{170}$	$\frac{9,3}{30}$	$\frac{24,9}{71}$
Архангельская Пинежский	64°45'	$\frac{17,7}{125}$	$\frac{71,7}{310}$	$\frac{30,8}{90}$
Архангельская Плесецкий	62°54'	$\frac{27,9}{106}$	$\frac{24,3}{250}$	$\frac{40,3}{100}$

В то же время, при выращивании северотаежных сосен в средней подзоне тайги, влияние генотипа на характер пыления незначительно. В отличие от семеношения, именно факторы окружающей среды оказывают большое влияние на интенсивность образования мужских стробилов. Коэффициент наследуемости в широком смысле (H^2) равен 0,25 (табл. 12), а сила влияния генотипа (по Плохинскому) не превышает 35,7%.

В начале репродуктивной фазы характер пыления отличался нестабильностью. Анализ ранговой корреляции показал, что количество пылящих деревьев и число мужских соцветий значительно варьировало по годам и климатам (коэффициент корреляции $r = -0,15 - 0,406$ при $t = 0,4 - 1,5$). Стабилизация пыления произошла к 17-летнему возрасту культур (коэффициент корреляции $r = 0,624 - 0,939$, при $t = 3,2 - 25,3$).

Дисперсионный анализ интенсивности пыления северотаежных климатипов сосны в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области

Источник дисперсии	Число степеней свободы	Сумма квадратов отклонений	Средний квадрат	Варианса		Критерий Фишера	Коэффициент наследуемости, H^2
				генетическая	экологическая		
Межгрупповой	9	1363	151,4	20,43	61,36	2,47	0,25
Случайный (внутригрупповой)	40	2455	61,4				
Общий	49	3818					

В потомстве сосны выделяется 2 формы деревьев по окраске пыльников: красно- и желтопыльниковая. При вступлении в репродуктивную фазу у северных сосен в средней подзоне тайги по количеству деревьев преобладает желтопыльниковая форма (70—82%), тогда как у деревьев местной популяции сохраняется преобладание краснопыльниковой (57%). По мнению Т. П. Некрасовой [14] краснопыльниковая форма сосны более холодостойкая, чем желтопыльниковая. Она чаще встречается в сосняках Крайнего Севера, имея преимущество в более жестких для вида условиях существования [128]. Первоочередное вступление в репродукцию желтопыльниковых форм сосны позволяет сделать предположение о ее большей отзывчивости на улучшение условий произрастания.

Сосна северотаежного происхождения в условиях средней подзоны тайги формирует жизнеспособную пыльцу. Жизнеспособность пыльцы, определяемая прорастиванием в висячей капле [37], составляет 72—92%, средняя длина пыльцевых трубок — 145 мк.

Структура потомства по типам сексуализации сосны

Учитывая, что сосна относится к однодомным раздельнополым растениям с тенденцией к двудомности [81, 113, 128], одновременно с изучением характера семеношения и пыления деревьев на ранних этапах вступления в репродукцию интересно проследить особенности сексуализации деревьев в потомстве северотаежных сосен в культурах Архангельской области.

Исследования, проведенные Архангельским институтом леса и лесохимии в Мурманской области [179], показали, что на севере ареала

сосны в естественных насаждениях преобладают деревья со смешанным типом сексуализации (более 80%). В то же время, по мнению Т.П. Некрасовой [113], у северных сосен четко выражен половой диморфизм и встречаются деревья с устойчивым чисто женским и мужским типами сексуализации. При селекционной оценке сосняков установлено, что нередко деревья, лучшие по росту, имеют мужской тип сексуализации. Это необходимо учитывать при отборе клонов (деревьев) — опылителей на ЛСП северных экотипов.

На ранней стадии вступления в репродукцию деревья часто имели стробилы только одного пола. Поэтому при разделении деревьев по типам сексуализации к женским экземплярам относили деревья с одними макростробилами, к мужским — с одними микростробилами [77]. Деревья со стробилами обоих полов относили к типу смешанного "цветения" (однодомным). Несомненно, что такое деление на типы в период "цветения" несколько условно, так как пол учитывался по сформировавшимся в текущем году репродуктивным органам. По мнению Г. М. Козубова [63] направленность сексуализации побегов определяется задолго до семеношения.

В потомстве северотаежных климатипов сосны, выращиваемом в средней подзоне тайги, до 19-летнего возраста, как правило, преобладали условно стерильные особи, не образывавшие репродуктивные органы (табл. 13).

Таблица 13

**Распределение потомства сосны северных экотипов
по типу сексуализации деревьев в географических культурах
Плесецкого лесхоза Архангельской области**

Возраст сосны, лет	Количество деревьев, по типам сексуализации, %				Не вступившие в репродукцию
	женский	мужской	смешанный с преобладанием		
			макро- стробилов	микро- стробилов	
1	2	3	4	5	6

Мурманская область, 67°51' с. ш.

13	60,1	—	—	—	39,9
14	50,5	—	1,4	—	48,6
15	26,1	1,1	0,5	0,4	71,9
16	38,3	0,5	7,6	3,4	50,2
17	33,4	4,4	8,5	2,0	51,7
19	41,3	2,2	2,4	7,6	46,5

1	2	3	4	5	6
Архангельская область, 64°45' с. ш.					
14	11,9	9,1	—	—	79,0
15	2,0	1,4	—	—	96,6
16	17,5	5,6	—	2,1	74,8
17	14,5	8,2	—	0,9	76,4
19	16,3	10,7	—	4,0	69,0
Архангельская область, 62°54' с. ш.					
14	1,0	3,6	—	—	95,4
15	1,0	2,7	—	—	96,3
16	4,5	4,5	—	1,8	89,2
17	3,6	19,6	—	0,9	75,9
19	4,5	27,7	—	11,6	56,2

В самом северном климатипе из Мончегорского лесхоза Мурманской области доля "цветущих" сосен в отдельные годы преобладала над деревьями, не вступившими в репродукцию, а среди "цветущих" деревьев было больше сосен женского типа сексуализации (соотношение женских и мужских деревьев составляет 20:1). У других климатипов из северной тайги доля мужских деревьев увеличивается, а соотношение между женскими и мужскими особями снижается и составляет от 3:1 до 1,6:1 [19].

В 15—17-летних среднетаежных культурах наблюдается наибольшее число особей мужского типа сексуализации (28%). Здесь доля мужских деревьев в 5—5,5 раза больше, чем женских.

В культурах I класса возраста у деревьев смешанного "цветения" преимущественно образуются микростробилы. Только у крайнесеверного климатипа из Субарктики "перемещение" в более южные условия выращивания в первые годы вступления в репродукцию сдвигает пол у таких деревьев в сторону преобладания женских органов.

Урожай шишек и семян сосны

Интегральным показателем семеношения, позволяющим учесть активность вступления сосны в репродуктивную фазу и обилие "цветения", влияние погодных условий в период пыления, оплодотворения и вызре-

вания "плодов" является урожай шишек (семян). Потери урожая в климатипах северного происхождения в средней подзоне тайги составляют в отдельные годы от 25 до 80% от первоначального количества макростробилов. Большой отпад завязи мог произойти из-за недоопыления, так как "своей" пыльцы в молодых культурах недостаточно и опыление идет в основном фоновой пылью близлежащих сосняков. Этой же причиной, например, объясняется большой отпад завязи на молодой лесосеменной плантации в Вологодской области [147]. На высокую степень отпада стробилов при свободном опылении указывали также Т. П. Некрасова [115] и А. А. Дрейманис [47]. В географических культурах, густота которых значительно выше, чем клонов (семей) на семенных плантациях, и составляет 4 тыс. и более деревьев на 1 га, доступ пыльцы осложнен еще и тем, что происходит смыкание крон в рядах.

Несмотря на значительный отпад завязи, в первые годы репродукции в формировании урожая шишек самого северного климатипа участвовало до 55% деревьев. Ранговое положение, которое занимали изучаемые происхождения, по интенсивности и обилию "цветения" сохраняется и при учете семеношения. В 10—17-летних культурах самого северного происхождения в средней подзоне тайги среднее количество шишек на одном "плодоносящем" дереве было невелико (2—10 шт.), а максимальное достигало до 100 и более штук. Есть сведения [22], что в Мурманской области даже в спелых насаждениях среднее количество шишек на одном дереве колеблется от 14 до 48 штук.

При отборе плюсовых деревьев в Мурманской области установлена значительная вариабельность деревьев по количеству шишек на одном дереве. Максимальное количество шишек достигало 102—162 шт. Из 33 отобранных деревьев доля деревьев с таким количеством шишек достигала всего 8—20%. Причем до трети деревьев либо не имели шишек совсем, либо на них насчитывалось не более 10 шишек [11].

За годы исследования наиболее высокий урожай шишек в географических культурах учтен в 1988 г. (биологический возраст сосен 14 лет), когда в климатипе самого северного происхождения из Мончегорского лесхоза Мурманской области получено более 20 тыс. шишек с 1 га (табл. 14). В пересчете на семена (с учетом фактического выхода полнозернистых семян из шишки и массы семян) урожай составил от 0,24 кг в потомстве северотаежных популяций из Архангельской области до 2,61 кг в потомстве из Субарктики. Культуры, созданные из местных семян среднетаежных сосен, а также аборигенные культуры на севере ареала сосны в этом возрасте не "плодоносят". Несомненно, что на лесосеменной плантации, где проводится разреженная посадка, специальные лесоводственные и агротехнические мероприятия, направленные на повышение семеношения, эффект стимулирующего влияния пере-

броски северных экотипов на юг будет выше, чем в культурах, созданных по промышленной технологии.

Таблица 14

**Урожай шишек и семян сосны северных экотипов
в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области**

Происхождение культур (область, республика, лесхоз)	Количество зрелых шишек на 1 га, тыс. штук, в возрасте культур, лет					Количество полно- зернистых семян на 1 га, кг, в возрасте культур, лет	
	10	11	12	13	14	12	13
Мурманская Мончегорский	0,4	7,5	9,7	20,4	1,6	1,13	2,61
Мурманская Кандалакшский	0,2	5,0	6,7	14,5	1,1	0,56	1,74
Карелия Чупинский	0,1	1,5	2,1	4,0	0,2	0,18	0,30
Архангельская Пинежский	0,2	1,0	1,1	2,9	0,1	0,09	0,24
Архангельская Плесецкий	—	—	0,1	—	—	—	—

Морфометрическая характеристика шишек сосны

Давно известна закономерность снижения размеров шишек сосны у северных популяций по сравнению с южными [55, 59]. Установлено [22, 125], что для популяций мурманской сосны характерны желтоватые, округлые мелкие (массой 1,4—3,3 г) шишки. По данным Л. Эрkki [216] у сосны лапландской в северной части Финляндии даже в годы с высокой температурой лета около 60% всех шишек были короче 30 мм.

Результаты анализа шишек, собранных нами в 10—13-летнем потомстве северных экотипов сосны при испытании в средней подзоне тайги, показали, что общий опылитель (сосняки естественного происхождения) и одни условия вызревания нивелируют различия между климатипами по размерам шишек. Длина и ширина их в потомствах, различающихся на 3—5° с. ш., отличалась незначительно и составляла 3—3,6 и 1,7—2,1 см соответственно (табл. 15). Масса шишки в свежем состоянии колебалась по климатипам от 3 до 5,5 г. В отдельные годы самые тяжелые шишки были у крайнесеверного потомства сосны из Мурманской области.

**Характеристика шишек в культурах сосны северных экотипов
в Плесецком лесхозе Архангельской области**

Происхождение культур (область, республика, лесхоз)	Возраст культур, лет	Масса шишки в свежем состоянии, г	Длина шишки		Ширина шишки	
			$\bar{X} \pm m_x$, мм	С. %	$\bar{X} \pm m_x$, мм	С. %
Мурманская	11	3,0	33,8 \pm 0,5	12,8	19,0 \pm 0,2	11,1
Мончегорский	12	4,3	35,6 \pm 0,9	16,2	20,0 \pm 0,5	13,4
67°51' с. ш.	13	5,5	30,3 \pm 0,4	20,3	21,2 \pm 0,2	13,5
Мурманская	11	3,2	34,7 \pm 0,4	14,1	18,9 \pm 0,2	12,3
Кандалакшский	12	3,5	31,8 \pm 0,7	18,8	16,6 \pm 0,3	15,7
67°00' с. ш.	13	5,1	35,7 \pm 0,4	17,1	18,9 \pm 0,2	13,2
Карелия	11	3,8	33,9 \pm 0,4	14,6	18,3 \pm 0,2	12,4
Чупнинский	12	3,7	33,5 \pm 0,6	20,1	17,9 \pm 0,3	16,8
66°22' с. ш.	13	3,6	30,5 \pm 0,5	20,4	16,7 \pm 0,2	14,0
Архангельская	11	3,3	33,1 \pm 0,4	15,1	18,0 \pm 0,2	12,3
Пинежский	12	3,8	36,4 \pm 0,9	20,0	20,4 \pm 0,5	16,0
64°45' с. ш.	13	4,6	32,7 \pm 0,4	17,1	18,9 \pm 0,2	13,2

В потомстве северных сосен преобладают шишки бежевой и серой окраски (светлые), хотя встречаются и коричневые. По форме [157] преобладают широкие и яйцевидные шишки (94—96% от общего количества). Доля продолговатых и круглых шишек невелика. Круглые по форме шишки встречаются лишь у сосен крайнесеверного происхождения из Мурманской области (2,5—3,3%). Преобладают шишки с апофизом в виде пирамидок с освещенной стороны шишки (форма Б₁). В крайнесеверных популяциях встречаются отдельные деревья с шишками с хорошо выраженными апофизами в виде крючка (форма В₁). Чаще встречаются шишки с правой изомерией апофизов.

В пределах климатипов наблюдается индивидуальная изменчивость деревьев по размерам и массе шишек. Среди мурманских сосен встречаются деревья, имеющие массу шишек 2,0—2,8 г. Длина шишек у таких деревьев не превышала 3 см, а процент недоразвившихся шишек был в 5 раз выше, чем в среднем по климатипу и достигал 15%. Кроме того, среди семеносящих деревьев в северных экотипах встречались единичные сосны с мелкими смолистыми шишками, более половины которых (до 58%) не раскрывались при высушивании.

Есть мнение [182], что это приспособительный признак, сохраняющийся в потомстве, и что доля таких деревьев увеличивается с увеличением широты. Наличие высокоурожайных, но не дающих полноценных семян деревьев в северных сосняках отмечалось и другими авторами [24, 134]. Видимо, индивидуальные особенности деревьев, такие как мелкошишечность при раннем и обильном семеношении и засмоленность шишек находятся под сильным генетическим контролем и сохраняются в потомстве при выращивании его в более благоприятных климатических условиях. Такие особи, оставленные на лесосеменных плантациях, могут значительно снизить ее общую семенную продуктивность. Они должны исключаться из числа маточников для ЛСП или выбраковываться в процессе формирования плантаций.

Таким образом, при выращивании потомства северных популяций сосны в более благоприятных климатических условиях, сокращается период вступления деревьев в репродуктивную фазу, усиливается интенсивность и обилие семеношения. Причем, в пределах опыта, чем дальше удалено место исходной популяции от пункта испытания, тем более значительно проявляется стимулирующее действие более благоприятных условий произрастания. Максимальное увеличение интенсивности семеношения наблюдалось у экотипов, "перемещенных" на 4—5° с. ш. к югу. Количество семеносящих деревьев у них достигало 55—60% в 12—15-летнем возрасте культур. У потомств популяций, "перемещенных" к югу в пределах 2—3° с. ш., доля семеносящих деревьев ниже (10—23%). Аналогичная закономерность наблюдается и по количеству макростробилов на одном дереве. Отмечена высокая популяционная и индивидуальная стабильность семеношения северных экотипов с первых лет репродукции. Высокий уровень разнообразия в потомстве по количеству макростробилов позволит уже в раннем возрасте отбирать на ЛСП клоны (семьи) с регулярным и обильным семеношением.

В средней подзоне тайги пыление северотаежных сосен наступает на 4—5 лет позже женского "цветения". В первые годы оно прерывисто и относительно стабилизируется лишь к 17-летнему возрасту культур. Установлена достаточно четкая закономерность: чем севернее родина климатипа, тем больше у него образуется макростробилов и меньше микростробилов.

В потомстве северотаежных сосен I класса возраста преобладают деревья женского типа сексуализации, тогда как у среднетаежного (местного) — мужского. "Перемещение" сосны к югу способствовало увеличению количества деревьев смешанного типа сексуализации с преобладанием макростробилов.

Вызревание шишек в более благоприятных климатических условиях увеличивает их массу и общий выход с 1 га, позволяя получить реальный урожай семян уже в раннем (12—15-летнем) возрасте потомства. Куль-

туры того же происхождения на родине материнских популяций к этому возрасту не "плодоносят". Для северных популяций характерно наличие в потомстве особей с высокой устойчивостью генотипа, слабоизменяющихся под воздействием новых условий среды. В потомстве наследуются такие признаки как мелкошишечность при раннем и обильном семеношении и засмоленность шишек. Это следует учитывать при отборе плюсовых деревьев в автохтонных популяциях для перемещения их потомства с целью создания семенных и вегетативных ЛСП в более южных условиях.

ГЛАВА 4

СИНХРОННОСТЬ ПЫЛЕНИЯ И "ЦВЕТЕНИЯ" СОСНЫ РАЗЛИЧНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

В создании ЛСП северных экотипов в более южных условиях наиболее важной является синхронность их "цветения" и пыления. В первые годы после вступления в репродукцию сосны северных экотипов, произрастающие в более благоприятных климатических условиях средней подзоны тайги, при достаточно обильном женском "цветении" образуют незначительное число микростробилов, не способное обеспечить опыление и полноценное завязывание семян [9, 111, 112]. В этом случае семена образуются за счет фонового опыления пылью естественных сосняков, расположенных вблизи опытных участков. Наличие урожая зависит от совпадения фаз "цветения" местной сосны и сосны на ЛСП.

Участие "своей" или "чужой" пыли в опылении северных экотипов определяет генетическую ценность семян. На целевых ЛСП, рассчитанных на возврат семян в условиях Крайнего Севера, большее значение будет иметь опыление макростробилов собственной пылью. Генетическая ценность таких семян будет выше, чем полученных при гибридизации с сосной более южного происхождения. С возрастом на ЛСП доля "своей" пыли будет увеличиваться. Однако, с точки зрения генетической ценности семян и выращенного из них потомства, лесосеменные плантации должны создаваться в таких районах, где может быть обеспечена географическая изоляция клонов (семей) на ЛСП от пыли окружающих сосняков. Полной фенологической изоляции ЛСП добиться трудно из-за значительной индивидуальной изменчивости сосны по срокам "цветения" и пыления. Так, по данным В. Коски [26] "перемещение" сосны с севера к югу на 500 км (около 5° с. ш.) в пределах Финляндии не обеспечивает полной временной изоляции.

Фенологические особенности "цветения" необходимо учитывать и при одновременном использовании нескольких клонов (семей) разного географического происхождения для закладки лесосеменной плантации. Асинхронность их "цветения" может усугубить и без того значительный отпад стробилов, особенно на молодых плантациях. Так, по данным ряда авторов [47, 115, 147] именно из-за недоопыления на молодых план-

тациях местного происхождения отпадает в среднем 26—39% завязи (до 80% в отдельные годы). В Финляндии [120], где плантации северных экотипов в более южных районах создаются уже давно, значительное снижение урожая происходит именно из-за нарушения синхронности в "цветении" клонов.

Наши исследования по изучению синхронности "цветения" сосны проводились в 14—15-летних географических культурах, расположенных в средней подзоне тайги Архангельской области. К моменту наблюдения в репродуктивную фазу вступили самые северные в коллекции северотаежные климатипы из Мурманской, Архангельской областей, Республики Карелия. У местного климатипа в этом возрасте наблюдалось только образование микростробилов. Поэтому, в качестве контроля в исследовании был включен расположенный вблизи опытного участка сосняк II класса возраста. Выделение фенологических фаз проводилось по методике Н. Е. Булыгина [31]. При этом наблюдения велись за обособлением макро- и микростробилов (фаза Ц3), за началом (Ц4) и окончанием (Ц5) проявления признака собственно пыления или "цветения": раскрытия микростробилов и высыпания пыльцы.

При выращивании в других климатических условиях потомство северных сосен сохраняет выработанные в процессе эволюции и закрепленные наследственно особенности фенологического ритма. В более благоприятных условиях средней подзоны тайги северные сосны не только раньше начинают вегетативный рост, но и цветение. Аналогичная закономерность отмечена и Н. В. Улисовой [190], проводившей параллельные исследования в географических культурах южной подзоны тайги Вологодской области, где объектами наблюдения были среднетаежные сосны из Карелии, Вологодской и Тюменской областей.

Несмотря на более раннее начало "цветения" и пыления, северным климатипам сосны для начала проявления генеративных фаз требуется сумма тепла значительно выше, чем у себя на родине (табл. 16). По нашим данным, пыление северотаежной сосны в средней подзоне тайги началось при сумме температур выше 5° С, равной 326—358°. В то же время, по данным А. Л. Федоркова [195] в Мурманской области пыление наступало на месяц позже, чем в средней подзоне тайги при сумме эффективных температур 137° С. Установлено, что чем меньше среднегодовая температура в районе автохтонного произрастания климатипа, тем раньше он начинает образовывать макро- и микростробилы, и, наоборот, климатипам из более южных районов требуется для начала репродуктивных фаз большая сумма тепла. Эти различия сохраняются в разные годы, хотя календарные даты фенологических фаз зависят от погодных условий периода вегетации. При понижении температуры фенологические фазы могут быть растянуты во времени за счет постепенного вступления особей в репродукцию. Различия между климатипами

в большей степени проявляются по фазе массового "цветения", когда в нее вступают более 50% растений еще и из-за того, что в потомствах разного географического происхождения имеются отдельные рано- и позднезапускающиеся особи. Разница в датах начала фаз у климатических типов наиболее заметно проявляется в более прохладную весну, чем при теплой погоде, когда рост сосны носит "взрывной" характер и различия сглаживаются.

Таблица 16

**Сумма среднесуточных температур по фенологическим фазам "цветения"
северных экотипов сосны в 15-летних географических культурах
Плесецкого лесхоза Архангельской области**

Происхождение семян		Сумма температур выше 5°C, градусы, по фазам "цветения"*			Сумма температур выше 5°C, град., за время прохождения фаз Ц4 и Ц5
область (республика), лесхоз	сумма температур выше 5°C, градусы	Ц3	Ц4	Ц5	

Образование мужских стробилов

Мурманская Мончегорский	1220	326,5	400,4	476,2	75,8
Карелия Чупинский	1300	326,5	416,1	494,6	78,5
Архангельская Пинежский	1510	358,2	416,1	494,6	78,5
Архангельская Плесецкий	1810	358,2	430,1	513,0	82,9

Образование женских стробилов

Мурманская Мончегорский	1220	430,1	442,5	494,6	52,1
Архангельская Плесецкий (сосняк II кл. возраста)	1810	—	457,0	513,0	56,0

* Пояснения в тексте.

В средней подзоне тайги (на широте 62°54' с. ш.) за 2 года наблюдений женское "цветение" сосен северных экотипов наступало одновременно или на 2—3 дня позже пыления. Причем, раскрытие женских стробилов у северных сосен совпадает по срокам с амплитудой пыления местной сосны как в одновозрастных культурах, так и в насаждении вблизи

опытного участка. Длительность пыления местной сосны во взрослом (II кл. возраста) естественном насаждении составляет 8—9 дней, тогда как продолжительность пыления и "цветения" северных и местных сосен 17-летнего возраста на 4—6 дней меньше (табл. 17). Климатипы близкого происхождения (в пределах 5° с. ш.) пылят и "цветут" практически одновременно. Различия в датах составляют 1—2 дня.

Таблица 17

**Продолжительность "цветения" и пыления сосны северных экотипов
в 15-летних географических культурах
Плесецкого лесхоза Архангельской области**

Происхождение семян		Генера- тивный орган	Средняя продолжи- тельность фаз Ц 4 + Ц5*, дни	Самая ранняя дата наступления фазы Ц4	Самая позд- няя дата окончания фазы Ц5
область (республика), лесхоз	северная широта, град. -мин.				
Мурманская	67°51'	жен.	3,8	2.VI	8.VI
Мончегорский		муж.	5,3	30.V	6.VI
Мурманская	67°00'	жен.	3,0	2.VI	6.VI
Кандалакшский		муж.	5,7	30.VI	8.VI
Карелия	66°22'	муж.	6,8	31.V	7.VI
Чупинский					
Архангельская	64°45'	муж.	6,2	31.V	8.VI
Пинежский					
Архангельская	62°54'	муж.	6,2	1.VI	8.VI
Плесецкий					
Архангельская	62°54'	жен.	4,0	3.VI	8.VI
Плесецкий		муж.	8,0	29.V	9.VI
(сосняк II кл. возраста)					

* Пояснения в тексте

Считается, что сумма температур, предшествующая цветению, является показателем адаптации древесных растений к длительности вегетационного периода [174]. Именно по количеству тепла, необходимому для наступления генеративных фаз, рекомендуется проводить прогноз свободного скрещивания растений [44, 87].

Наши исследования показали, что северным экотипам сосны для прохождения фазы "цветения" требуется сумма тепла около 50° С, тогда как для пыления — на 20—30° С больше. Потребность тепла у среднетаежных экотипов на 30—60° С выше, чем у северотаежных (см.

табл. 16). По датам массового проявления генеративных фаз различия между северными и местными климатипами не превышают 30—40° С, что соответствует 2—3 дням сухой жаркой погоды. Это говорит о том, что при совместном выращивании вполне возможно свободное ветроопыляемое скрещивание между местными потомствами и потомствами популяций, расположенных к северу от пункта испытания. Аналогичная картина по синхронности "цветения" и пыления местных и более северных климатипов наблюдалась в географических культурах Вологодской области [190]. Здесь свободно могут скрещиваться с местной сосной среднетаежные экотипы из Архангельской области и Карелии, дальность "переброски" которых составляет 3—4° с. ш. Эти же климатипы могут свободно скрещиваться и между собой.

Территория наших исследований ограничивалась средней подзоной тайги. Дальность "перемещения" северных экотипов сосны составляла не более 5° с. ш. Для уточнения синхронности прохождения сосной сезонных генеративных фаз развития при большей дальности переброски и выращивания потомства можно воспользоваться данными ряда авторов в других регионах страны. Это позволит расширить территориальный ряд наблюдений, однако следует учитывать, что их выводы сделаны по разным годам наблюдений и в насаждениях разного возраста. Так, по данным В. И. Долголикова [44] при выращивании в Ленинградской области сосны из Карелии и Архангельской области (различия в географическом положении достигает 4° с. ш.) фазы их "цветения" и местной сосны совпадают. Меньшая вероятность скрещивания ленинградской сосны с минской и воронежской (различия составляют 6—9° с. ш.), маловероятно ветроопыляемое скрещивание при совместном выращивании местной сосны с харьковской и оренбургской (8—10° с. ш.). На клоновых лесосеменных плантациях в Ленинградской области у большинства клонов географически отдаленных климатипов сосны фенологических барьеров не наблюдалось [100].

Е. Д. Манцевич и Л. М. Сероглазова [87, 88] по сумме эффективных температур установили, что в Белоруссии ленинградская сосна может свободно переопылиться с минской и псковской соснами (различия в их географическом положении достигают 2—6° с. ш.).

Исследуя географические культуры в Бузулукском бору (53° с. ш.), А. А. Хиров [200] пришел к выводу о несовпадении сроков цветения северной сосны (Мурманская, Архангельская области) с бузулукской сосной. Различия в географическом положении исходных популяций достигали 9—13° с. ш. По его мнению это обусловило низкий выход шишек у данных климатипов при спонтанном опылении.

В работах Е. П. Проказина [161] и Л. В. Седельниковой [176] имеются сведения о возможности свободного скрещивания в отдельные годы мурманской сосны с московской, архангельской — с воронежской

(различие по широте в обоих случаях составляет 10—11° с. ш.). Однако в источниках не приводятся данные о том, насколько точно совпадают амплитуды "цветения". Указывается, что разница в сроках начала цветения климатипов достигает 8 дней.

Эти сведения говорят об отсутствии полной фенологической изоляции при "цветении" северной сосны даже при ее сверхдальнем перемещении и выращивании в условиях, удаленных от места происхождения популяции на 10° с. ш. и более. При этом может, видимо, наблюдаться частичная фенологическая изоляция, т. е. продолжительность активной восприимчивости пыльцы сосны (фаза открытой шишки) длится в среднем 3 суток [44]. Финские ученые [66] установили, что даже при перемещении сосны с севера на юг на расстояние 500 км (что соответствует 4—5° с. ш.) пыльца естественных сосняков попадает на ЛСП северных экотипов во второй половине периода восприимчивости "цветков" клонов, а максимум ее поступления совпадает с окончанием периода массового "цветения". При сверхотдаленных "перемещениях" северных сосен опыление стробилов местной пыльцой (в случае отсутствия "своей") может, видимо, происходить за счет определенной группы деревьев: поздноцветущих в северных экотипах и ранопылящих в южных. Шишки будут образовываться, но, предположительно, основная группа деревьев со средними сроками цветения в урожай участвовать не будет и обильных урожаев гибридных семян получить не удастся.

Таким образом, анализ наших данных и литературных источников показывает, что при "перемещении" сосны с севера на юг, по крайней мере, на расстояние, соответствующее 8° с. ш., вполне возможно достаточно полное свободное скрещивание ее с местной сосной в качестве опылителя. При больших расстояниях переброски сосны в более южные условия выращивания (до 13° с. ш.) амплитуды цветения северной и местной сосны совпадают не полностью, однако и в этом случае фенологическая изоляция клонов (семей) северного происхождения не достигается.

Имея ввиду огромную территориальную протяженность России в широтном направлении (в отличие от Швеции и Финляндии), при создании ЛСП северных экотипов необходимо учитывать дальность "переброски" семей (клонов) на юг. Это будет связано с особенностями подбора участков для закладки ЛСП и компонентов плантаций, с качеством и генетической ценностью семян. Для синхронизации цветения (клонов) семей на ЛСП должны быть разработаны определенные требования к их подбору. Так, согласно нашим данным, вполне возможно свободное спонтанное скрещивание при достаточно полном совпадении амплитуды цветения и пыления популяций, родина которых расположена в пределах 5° с. ш. Финские ученые [237, 238], имея опыт создания таких плантаций на юге Финляндии, считают, что на ЛСП надо включать

ны, различия в сумме эффективных температур на родине которых не превышают 6%. Для северных экотипов в связи с их меньшей изменчивостью по цветению этот показатель увеличивается до 12%. Если более 10% клонов не удовлетворяют требованиям по сумме температур, то синхронизация считается плохой.

Учитывая их опыт и наши результаты исследований при создании семенных плантаций сосны клонами и семьями в средней и южной подзоне тайги, можно считать допустимым смешение клонов различного географического происхождения, если родины их популяций расположены в пределах 3° с. ш. Это обеспечит необходимую синхронность при переопылении, позволит сократить отпад стробилов и увеличить выход семян.

ГЛАВА 5

ОСОБЕННОСТИ НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПОВ ФОРМИРОВАНИЯ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ СОСНЫ СЕВЕРНЫХ ЭКОТИПОВ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ

Северные сосны при выращивании в более благоприятных условиях произрастания сохраняют наследственно обусловленный рост. При этом для них характерно более раннее, чем у себя на родине, вступление в генеративную фазу. Эта особенность делает их ценными для создания целевых лесосеменных плантаций. Однако для правильной эксплуатации таких плантаций, для организации отбора клонов (семей) на них необходимо знать особенности реакции генеративной сферы как у отдельных деревьев сосны, так и у микропопуляций в целом на стимулирующее влияние новых для них условий среды. Большое значение эти исследования будут иметь для прогнозирования семеношения и формирования урожая у сосны разного географического происхождения на плантациях такого типа.

Географические культуры стали уникальным объектом, где можно проследить особенности вступления различных климатипов в репродукцию. Особый интерес представляют начальные этапы семеношения. До смыкания культур в рядах, а затем между рядами на формирование генеративной сферы не накладывались факторы затенения и угнетения кроны соседними деревьями. В этот период обеспечивалось "свободное" проявление всех биологических особенностей формирования репродуктивных органов. Позднее, с началом дифференциации деревьев, крона сосны в рядовых культурах начинает испытывать угнетение со стороны других особей, что заметно изменяет количество и характер распределения макро- и микростробиллов на дереве. Следовательно, в более старшем возрасте культур особенности формирования генеративной сферы в аллейных загущенных посадках будут значительно отличаться от клонов (семей) сосны на плантациях, при редком размещении деревьев. Учитывая это, в 1985—1993 годах в географических культурах средней подзоны тайги нами проведен ряд исследований по изучению особенностей формирования генеративной сферы сосны разного географического происхождения, и прежде всего северных экотипов, вступивших в

репродукцию первыми. Особое внимание обращено на полиморфизм деревьев, на участие в формировании урожая, на распределение макро- и микростробил в кроне.

Периодичность семеношения и пыления сосны

В 18-летних культурах сосны северных экотипов доля семеносящих деревьев составляла от 15 до 60% и зависела от происхождения материнских популяций. Наибольшей интенсивностью образования макростробил, как уже отмечалось ранее, отличались самые северные сосны из районов Крайнего Севера. Проведенные исследования позволили проследить периодичность и стабильность семеношения у деревьев, вступивших в репродукцию первыми.

Считается, что во взрослых насаждениях ежегодно происходит смена родительских деревьев, участвующих в "цветении" и формировании урожая семян [128, 201]. По данным Л. В. Хромовой [128] в сосняках (болотных и суходольных) каждый год обновляется состав родительских деревьев. Часть деревьев участвует в "цветении" повторно, но каждый год в "цветение" вступает новая группа деревьев после периода покоя, который может длиться несколько лет. Такое распределение характерно для женской и мужской генеративной сферы. Закономерно возникают вопросы: наблюдается ли такая тенденция на ранних этапах вступления в репродукцию, сохраняют ли стабильность семеношения особи, первыми вступившие в репродукцию, то есть отличающиеся ранним семеношением?

Наши исследования показали, что явление смены родительских пар у сосны начинает проявляться с первых лет вступления климатипа в репродукцию. В 12-летних культурах северных экотипов сосны, растущих в Архангельской области, за три года репродукции 37—67% всех семеносящих деревьев участвовали в формировании урожая только один раз (таблица 18). Наименьший процент смены родительских деревьев — у сосны из Субарктики. Остальные деревья, участвующие в семеношении, продуцировали стробилы 2—3 года. Причем деревья, семеносящие дважды за три года учета, могли иметь год перерыва, а затем вновь образовывать макростробилы и давать урожай. Доля деревьев, формирующих женские стробилы ежегодно (три года подряд), невелика — 4—15%. Среди климатипов, вступивших в репродукцию, наибольшее число таких сосен отмечено в более северных потомствах.

Дальнейшие наблюдения, проведенные нами в динамике за 9 лет по модельным деревьям, позволили выявить общую картину смены родительских пар — деревьев с макро- и микростробилами в климатипах различного географического происхождения. В северных климатипах сосны с 1985 года вступление особей в фазу семеношения носило

"взрывной" характер. В первые три года после начала генеративной фазы в репродукцию ежегодно вступало 6—34% деревьев из числа наблюдаемых. Не исключено, что такое массовое вступление сосен в стадию семеношения было отчасти стимулировано погодными условиями в эти годы. В последующие годы доля новых деревьев, формирующих макростробилы, увеличивалась незначительно — 1—6% в год, а в отдельные годы новые семеносящие деревья не появлялись — в формировании урожая участвовали сосны, уже образовывавшие женские стробилы ранее. В местном климатипе (Архангельская область, Плесецкий лесхоз) стабильное вступление деревьев в репродукцию началось на пять лет позже, чем в культурах северных происхождений. До этого лишь 1—2 дерева продуцировали единичные стробилы, но не ежегодно. В 14—18-летнем возрасте в репродукцию вступало по 1—15% деревьев в год.

Таблица 18

**Периодичность семеношения сосны в первые три года репродукции
в географических культурах I класса возраста Плесецкого лесхоза
Архангельской области**

Происхождение семян		Число семеносящих деревьев, %	В т. ч. по числу лет семеношения, %*		
область (республика), лесхоз	северная широта, град.-мин.		1 год	2 года	3 года
Мурманская Мончегорский	67°51'	46,5	37,1	50,5	12,4
Мурманская Кандалакшский	67°00'	33,3	43,0	43,0	14,0
Архангельская Пинежский	64°45'	10,8	53,9	30,8	15,3
Карелия Чупинский	66°22'	12,6	57,1	38,8	4,1
Карелия Пряжинский	61°40'	9,1	66,7	33,3	—

* — процент от общего числа семеносящих деревьев

Мужское цветение, в отличие от женского, в северных климатипах началось позже, в 13-летнем возрасте, и подвержено меньшей изменчивости по годам. Среднее число деревьев, ежегодно впервые начинающих образовывать микростробилы, составляло 1—10% с колебаниями по годам в этих пределах. У местного климатипа сосны пыление началось

одновременно с семеношением в возрасте культур 13 лет. К 19-летнему возрасту сосны количество деревьев с микростробилами увеличилось с 2 до 26%.

Наблюдения показали, что в структуре репродуцирующего потомства часть деревьев имеют склонность к повторяющемуся семеношению и пылению, часть деревьев могут прерывать генеративный цикл, затем вновь начинать образовывать стробилы. По мнению Т. П. Некрасовой [115], такая особенность деревьев является генетически обусловленной. В первое десятилетие генеративного цикла ежегодно появляются новые деревья, впервые участвующие в репродукции, не образовывавшие стробилы ранее. Их можно отнести к деревьям, склонным к более позднему образованию стробил.

Установлена достаточно тесная коррелятивная связь у индивидуальных деревьев между периодичностью семеношения в первые 5 лет после начала репродукции с его повторяемостью в последующие 5 лет. Коэффициент корреляции для сосны северных происхождений, растущих в средней подзоне тайги, составил 0,441—0,725 при $t = 7,2-18,6$. В культурах северных экотипов сосны наибольшая стабильность по периодичности семеношения в первые годы репродукции, на самых ранних ее этапах. В эти годы повторное образование макростробилов у деревьев, вступающих в репродукцию, происходило значительно чаще, чем в последующие годы, когда в фазу репродукции вступила почти половина наблюдаемых деревьев (рис. 3). С возрастом доля деревьев, чередующих образование макростробилов с репродуктивной паузой, увеличивается. Выделяется группа деревьев со слабым, нерегулярным "цветением", составляющим примерно 5% от числа семеносящих деревьев. Это, как правило, деревья, позже других вступающие в репродукцию. В то же

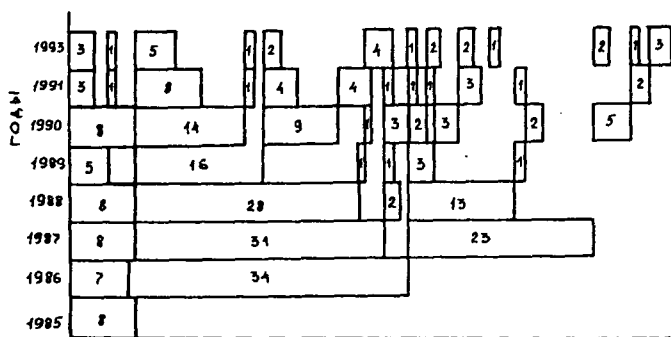


Рис. 3. Представленность деревьев (%) с макростробилами в динамике наблюдений в климатипе сосны из Мурманской области в географических культурах Плесского лесхоза Архангельской области

время сохраняется установленный для культур 12-летнего возраста процент стабильно семеносящих деревьев. Доля их составляет 15—16% от числа особей, вступивших в репродукцию в первые три года генеративной фазы.

В этом отношении наиболее показательным является характер семеношения самого северного из испытываемых климатипов из Мурманской области. Сосны этого происхождения наиболее заметно реагировали семеношением на улучшение климатических условий произрастания в средней подзоне тайги Архангельской области. Прохождение генеративной фазы как бы "сжато" в возрастном аспекте. В культурах I класса возраста в стадию семеношения вступили до 60% деревьев. В этом климатипе в 11-летнем возрасте вступили в семеношение 12 деревьев (8% от числа наблюдаемых). Все они стабильно образовывали макростробилы в течение 4-х лет. К 19-летнему возрасту из их числа выделялась группа сосен, семеносящих ежегодно, и группа образующих стробилы с периодичностью в 1 год (условно стабильно семеносящие). Эти деревья составляют половину от числа вступивших в репродукцию в первый год. Из числа деревьев, начавших образовывать макростробилы в 12-летнем возрасте, через 8 лет наблюдений также выделилась группа стабильно семеносящих (15%) и условно стабильно семеносящих (12%). Они составляют примерно четверть особей, вступивших в репродукцию на второй год. Из числа деревьев, начавших образовывать макростробилы в 13-летнем возрасте, доля стабильно — и условно стабильно семеносящих составила 10%. В последующие годы доля таких деревьев снижалась. Увеличивалось количество деревьев с прерывистым, нерегулярным семеношением.

Таким образом, чем позже деревья вступают в репродуктивную фазу, тем меньше может быть стабильность их семеношения, а, следовательно, снижается возможность раннего отбора семеносящих особей. Вероятность отбора по прямому признаку из числа деревьев, вступивших в репродукцию в первые 3 года генеративной фазы, достигает 90%.

В местном климатипе сосны, как уже отмечалось выше, ранним семеношением отличались единичные деревья, которые после одного года образования единичных стробилов, на несколько лет вошли в репродуктивную паузу (покой). Относительно стабильное вступление деревьев в репродукцию, которое и можно считать началом генеративной фазы климатипа, отмечено в 15-летнем возрасте культур, когда в стадию семеношения вступило 6% деревьев из числа наблюдаемых. Только одно из деревьев, рано начавших образовывать макростробилы, повторило генерацию после 3-летней паузы.

Закономерность, аналогичная семеношению, наблюдается у деревьев, продуцирующих микростробилы (рис. 4). В 13-летнем возрасте начали образовывать единичные пыльники отдельные деревья. Примерно 50—75%

их сохраняют стабильное образование микростробилов за весь период наблюдения до 20-летнего возраста сосны. Ежегодно число пылящих деревьев увеличивалось за счет вступления в репродукцию новых сосен. Наиболее интенсивно увеличение количества пылящих деревьев идет в более южных климатипах из числа наблюдаемых (из Архангельской области), чем в более северных (из Мурманской области). В культурах средней подзоны тайги, созданных из семян северного происхождения, в первые годы репродукции наблюдаются общие закономерности по периодичности семеношения и формирования урожая, хотя абсолютные показатели по участию деревьев в семеношении и числу продуцируемых стробилов варьируют в зависимости от происхождения климатипа.

Уже с первых лет образования генеративной сферы происходит смена

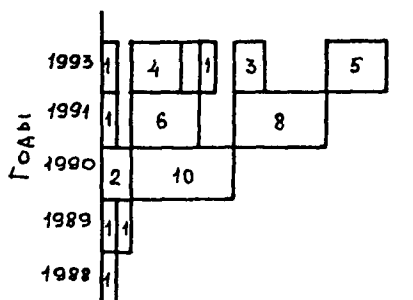


Рис 4. Представленность деревьев (%) с макростробилами в динамике наблюдений в климатипе сосны из Мурманской области в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области

родительских деревьев. Ежегодно меняется 40—60% всех деревьев, участвующих в формировании урожая. Смена семеносящих и пылящих деревьев увеличивает гетерогенность семенного потомства сосны. В то же время, в первые годы семеношения, когда наблюдается значительная стабильность репродукции семеносящих деревьев, на фоне отсутствия достаточного количества пыльцы в популяции уровень гомозиготности потомства может быть выше. Семена первых лет сборов могут дать потомство, отличающееся пониженной устойчивостью.

Выделяется ряд особей, отличающихся стабильностью семеношения и продуцирующих женские стробилы ежегодно. Эти деревья в дальнейшем отличаются и по обилию семеношения. Доля их в популяции невелика, до 15%, однако именно на них и следует ориентироваться при раннем отборе клонов (семей) на лесосеменных плантациях северных экотипов сосны.

Обилие семеношения сосны

Наблюдения, проведенные в первые три года репродукции сосны в географических культурах средней подзоны тайги, показали, что чем чаще семеносило дерево, тем больше макростробилов оно образовывало. Так, в 12-летних культурах из Мурманской области и Карелии число "цветков" было минимальным у деревьев, образовавших стробилов первый раз, а максимальным — у деревьев, которые "цвели" три года подряд. Количество стробилов отличалось в 2—7 раз. В культурах из северной подзоны тайги Архангельской области (дальность "перемещения" климата 2° с. ш.) число макростробилов у сосны, семеносившей 2—3 года за 3-летний период начального этапа вступления в репродукцию, и у сосны, семенящей один раз в этот период, отмечалось незначительно, но все же было несколько выше. Связь между периодичностью семеношения и числом образовавшихся стробилов подтверждается статистически, как по индивидуальным деревьям, так и при группировке их по повторяющимся годам семеношения (табл. 19). Хотя объединение деревьев в группы в ряде случаев может нивелировать эти зависимости.

Таблица 19

Связь периодичности и обилия семеношения сосны в первые три года репродукции в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области

Показатель связи	Происхождение семян		
	Мурманская Мончегорский 67°51' с. ш.	Архангельская Пинежский 64°45' с. ш.	Карелия Чупинский 66°22' с. ш.

а) по индивидуальным деревьям

Коэффициент корреляции, r	0,520	0,608	0,527
Ошибка коэффициента корреляции, $\pm m_r$	0,046	0,040	0,046
Достоверность, t	12,0	15,2	11,5

б) по группам периодичности семеношения

Коэффициент корреляции, r	0,990	0,701	0,993
Ошибка коэффициента корреляции, $\pm m_r$	0,012	0,293	0,008
Достоверность, t	82,9	2,4	123,2

По количеству образовавшихся шишек различия между однократно и повторносеменосными деревьями менее заметны, так как на формирование урожая оказывает ряд факторов, связанных с опылением, погодными условиями и т. п. В 12-летних культурах примерно 1/3 всего урожая шишек (семян) была продуцирована повторносеменосными деревьями. С возрастом связь между периодичностью семеношения и обилием образования стробилов у деревьев стала тесной (табл. 20).

Таблица 20

Связь обилия и периодичности семеношения в 17-летних культурах сосны разного географического происхождения, произрастающих в Плесецком лесхозе Архангельской области

Происхождение семян		Показатели связи между количеством макростробилов и числом лет семеношения			
область (республика), лесхоз	северная широта, град.-мин.	в первые 9 лет репродуктивного цикла		в первые 5 лет репродуктивного цикла	
		коэффициент корреляции, $r \pm m_r$	достоверность, t	коэффициент корреляции, $r \pm m_r$	достоверность, t
Мурманская Мончегорский	67°51'	0,732±0,039	18,8	0,650±0,048	13,5
Мурманская Кандалакшский	67°00'	0,730±0,036	20,3	0,680±0,042	16,2
Карелия Чупинский	66°22'	0,784±0,029	27,0	0,580±0,050	11,6
Архангельская Пинежский	64°45'	0,800±0,031	25,8	0,729±0,040	18,2

Достаточно тесная связь наблюдается между повторяемостью семеношения в первые годы после вступления сосны в репродукцию с последующей интенсивностью образования стробилов. Чем чаще дерево продуцировало женские стробилы в первые годы после начала репродукции, тем больше оно образовывало стробилов (по крайней мере суммарно за 9 лет наблюдений).

Аналогичная зависимость была установлена [149] для 33-летней сосны на лесосеменной плантации: чем чаще повторяется семеношение, тем обильнее плодоносит дерево в любой репродукционный год.

Это подтверждает высказанное нами ранее предположение о возможности и целесообразности раннего отбора по прямому признаку в северных экотипах сосны, выращиваемых в более южных климатических

условиях, когда фаза репродукции у деревьев начинается раньше, чем в местных популяциях. Стабильно семеносящие в первые годы деревья в последующем будут более урожайными. Наши исследования согласуются с предположением, высказанным W. A. Stiel [240] о достоверности прогноза урожайности сосны (смолистой) по данным первого обильного урожая.

Рост семеносящих деревьев сосны

Ранний отбор обильно семеносящих деревьев (клонов) задолго до начала их репродуктивной деятельности считается одной из важных проблем современного семеноводства. Идет поиск косвенных признаков, положительно коррелирующих с обилием семенования. К ним относятся, в частности, формы по цвету шишек у лиственницы [148], угол ветвления и треххвойность у сосны [154], признак пучковатости у ели [152, 185], количество семядолей [146, 151] и т. п. Особый интерес среди морфологических признаков вызывает высота деревьев.

В автохтонных насаждениях и плантациях, как правило, первыми вступают в репродукцию и обильно семенуют наиболее быстрорастущие (быстроразвивающиеся) деревья и клоны [46, 131, 149, 240]. От высоты, диаметра, а следовательно, и развитости кроны, зависит обилие как макро- так и микростробилов на отдельных деревьях (клонах) и в популяции в целом [120, 222, 238]. На финских клонowych плантациях связь достигала 0,86—0,94. Здесь первыми начинают продуцировать пыльцу деревья, достигшие высоты 4 м, диаметра 6 см [222].

Для 33-летней сосны на лесосеменной плантации в Архангельской области установлено [149], что наиболее обильно "плодоносят" самые развитые по высоте, диаметру ствола и кроны деревья. Так, высота сосны, семеносившей ежегодно за 6 лет наблюдений, составляет 10,5 м, диаметр ствола — 20 см, диаметр кроны — 4,6 м, тогда как эти же показатели у одновозрастных несеменосивших деревьев составили 7,5 м, 12,5 см и 3,1 м, соответственно.

Ранний отбор по высоте может быть перспективным в селекции. В. Н. Ненюхиным [123] установлена достаточно высокая достоверная связь между высотой и диаметром материнских деревьев и их полусибсовым и сибсовым потомством. Он рекомендует вести отбор для получения быстрорастущего потомства по максимальным показателям роста деревьев в популяции. Хотя есть мнение, что наиболее крупные деревья не всегда имеют наибольший урожай шишек [240].

Ранние этапы вступления сосны в репродукцию вызывают особый интерес, так как у сосны автохтонных популяций активная репродуктивная деятельность отстает от формирования кроны [154]. У сосны северных экотипов, произрастающей в средней подзоне тайги, эти фазы

могут быть совмещены из-за значительного ускорения генеративных процессов в более благоприятных климатических условиях.

Изучение роста деревьев, участвующих в семеношении в первые годы репродукции, проводилось в 4 климатипах сосны из Мурманской, Архангельской областей и Республики Карелия. Различия в сумме эффективных температур выше 5°C в пунктах заготовки семян и месте испытания составляют 600° , 300° и 500°C , соответственно. В этих климатипах одновременно с учетом макро- и микростробилов замерены высоты 14-летних сосен (более 250 деревьев в варианте, в т. ч. большинства — семеносящих). Это позволило нам проследить динамику развития генеративной сферы у отдельных деревьев, имеющих изначально различную интенсивность роста в возрасте предполагаемого отбора, по косвенным признакам, в частности, по высоте.

В 12-летних культурах сосны северного происхождения изменчивость деревьев по высоте средняя — $26\text{—}31\%$, хотя в абсолютном выражении максимальные деревья отличаются от минимальных в $7\text{—}13$ раз. Изменчивость по росту семеносящей части молодняков ниже ($18\text{—}23\%$), что говорит о сужении диапазона высот у сосен, образующих стробилов в первые три года репродукции. Высота деревьев, вступивших в семеношение первыми, существенно (на 1% уровне значимости) выше по сравнению с соснами из несеменосящей части потомства (табл. 21).

Таблица 21

Существенность различия по высоте 14-летних сосен различной периодичности семеношения в первые три года репродукции в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области

Категории деревьев	Происхождение семян (область, республика, лесхоз)					
	Мурманская Мончегорский, $67^{\circ}51'$ с. ш.		Архангельская Пинежский, $64^{\circ}45'$ с. ш.		Карелия Чупинский, $66^{\circ}22'$ с. ш.	
	относительно средней высоты климатипа	относительно высоты несеменосящих деревьев	относительно средней высоты климатипа	относительно высоты несеменосящих деревьев	относительно средней высоты климатипа	относительно высоты несеменосящих деревьев
Семеношили:						
3 года	6,8*	8,3*	3,8*	4,0*	3,3**	3,7**
2 года	3,5*	5,4*	1,9**	2,1**	2,6*	3,1*
1 год	1,8**	3,5*	2,4*	2,6*	3,6*	4,1*
Не семеношили	2,8*	—	0,5	—	0,7	—

Примечание: * — различия достоверны при 1% уровне значимости;
 ** — различия достоверны при 5% уровне значимости.

Эта группа особей была немногочисленна и отличалась слабой дифференциацией высот (коэффициент изменчивости 9—10%). Среди деревьев, семеносивших в первые три года репродукции с перерывами, изменчивость по высоте была значительно выше (16—23%). Различия в абсолютных значениях высот этих групп деревьев были незначительны, но наиболее низкие особи из числа вступивших в репродукцию образовывали стробилы реже. Уже на ранних этапах репродукции установлена прямая, хотя и невысокая корреляционная связь периодичности и обилия семеношения от размеров сосны. Наиболее заметно она проявилась у северного климатипа из Субарктики (табл. 22).

Таблица 22

Связь периодичности семеношения в первые три года репродукции с высотой 14-летней сосны различного происхождения в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области

Показатель связи	Происхождение семян (область, республика, лесхоз)		
	Мурманская Мончегорский, 67°51' с. ш.	Карелия Чупинский, 66°22' с. ш.	Архангельская Пинежский, 64°45' с. ш.
а) по индивидуальным деревьям			
Коэффициент корреляции, r	0,360	0,245	0,129
Ошибка коэффициента корреляции, $\pm m_r$	0,058	0,019	0,063
Достоверность, t	6,2	12,9	2,1
б) по группам периодичности семеношения			
Коэффициент корреляции, r	0,979	0,888	0,849
Ошибка коэффициента корреляции, $\pm m_r$	0,021	0,106	0,140
Достоверность, t	47,6	8,4	6,1

Ежегодные наблюдения за "цветением" сосны, проведенные нами до 18-летнего возраста культур, подтвердили выводы о более узком диапазоне изменчивости высот у группы деревьев с часто повторяющимся семеношением в первое десятилетие репродуктивного цикла (табл. 23). Наиболее высокий уровень изменчивости высот (25—40%) сохраняется у деревьев, входящих в группу несеменосящих или имеющих редкое семеношение (1—3 раза за период в 9 лет). Среднее и минимальное значение высот деревьев разных групп по периодичности семеношения деревьев закономерно уменьшаются по мере снижения повторяемости

(частоты) образования макростробилов. Те деревья, которые в 1 десятилетие не образовывали макростробилов, в 12-летнем возрасте отличались наименьшей высотой. Эта закономерность характерна для всех изученных климатипов северного происхождения, независимо от абсолютных значений высот в вариантах.

В культурах крайнесеверного происхождения, отличающихся наиболее стабильным семеношением, средняя высота семеносящих деревьев (по группам периодичности) была выше или близка к средней высоте деревьев в климатипе (см. табл. 23).

В климатипах с наименьшей интенсивностью "цветения" (из Карелии, Архангельской области) высоты деревьев по группам семеношения отличаются незначительно. В одновозрастном местном климатипе, отличающемся редким нестабильным семеношением, связь семеношения с высотой пока не проявляется.

Распределение отдельных особей в климатипах северного происхождения в зависимости от высоты деревьев в начале репродуктивной фазы и периодичности их семеношения в последующие годы, показало, что деревья, имеющие склонность к более частому образованию женских стробилов (по крайней мере 5 и более лет за 9-летний период), как правило, имели в 14-летнем возрасте высоту не ниже $\bar{X} - \sigma$ (рис. 5.). Ретроспективный анализ показывает, что все эти деревья входят в группу особей, семеносивших в первые 3 года после начала репродукции.

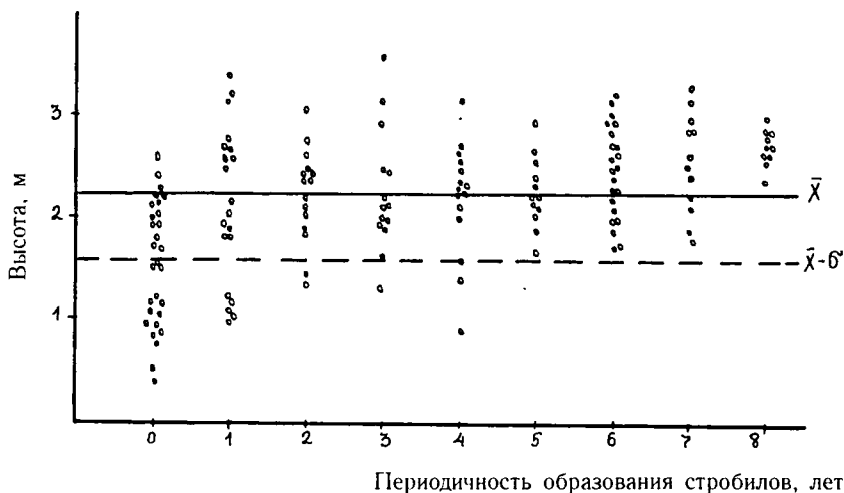


Рис. 5. Зависимость между повторяемостью образования макростробилов и высотой 14-летней сосны мурманского происхождения в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области. На рисунке отмечена средняя высота сосны в климатике.

Таблица 23

Высота сосны в 14-летнем возрасте по группам периодичности семеношения за первые 9 лет
в различных климатипах, область, лесхоз

Категория деревьев по периодичности семеношения	Мурманская Мончегорский 67°51' с. ш.		Мурманская Кандалакшский 67°00' с. ш.		Карелия Чупинский 66°22' с. ш.		Архангельская Пинежский 64°45' с. ш.	
	<u>min-max</u> средняя	С, %	<u>min-max</u> средняя	С, %	<u>min-max</u> средняя	С, %	<u>min-max</u> средняя	С, %
Все деревья	<u>0,4 - 3,6</u> 2,17±0,05	29,79	<u>0,60 - 3,9</u> 2,50±0,05	27,55	<u>1,15 - 4,0</u> 2,71±0,05	25,1	<u>0,95 - 3,9</u> 2,59±0,05	24,65
Семеношили более 6 раз	<u>1,71 - 3,3*</u> 2,53±0,07	17,07	<u>2,0 - 3,8*</u> 3,08±0,13	16,62	<u>3,0 - 3,4*</u> 3,18±0,12	6,49	<u>2,5 - 3,15</u> 2,85±0,15	11,02
Семеношили 4—5 раз	<u>0,90 - 3,1</u> 2,21±0,10	21,43	<u>1,96 - 3,7*</u> 2,97±0,08	14,8	<u>2,55 - 3,4*</u> 3,05±0,10	9,00	<u>2,4 - 3,8*</u> 2,99±0,15	16,27
Семеношили 1—3 раза	<u>1,07 - 3,6</u> 2,17±0,09	29,2	<u>0,90 - 3,9</u> 2,38±0,08	25,49	<u>1,18 - 4,0</u> 2,75±0,10	26,59	<u>1,45 - 3,8</u> 2,69±0,08	21,25
Не семеношили	<u>0,4 - 2,6*</u> 1,55±0,12	40,1	<u>0,60 - 3,65*</u> 2,15±0,10	32,48	<u>1,15 - 4,0</u> 2,65±0,07	25,64	<u>0,95 - 3,9</u> 2,45±0,07	27,62

* — различия относительно средней высоты климатипа достоверны на 5% уровне значимости.

Доля таких деревьев в климатах из Субарктики составляет 30—31,5%, в материковых северотаежных климатах — 9—11,5%. Более того, деревья, семеносившие ежегодно, или в крайнем случае с одной репродуктивной паузой, имели в 14-летнем возрасте высоты близкие или выше среднего значения высоты климата.

В целом, в климатах из Субарктики, родина которых удалена от места испытания на 5° с. ш., наблюдается достаточно тесная связь между повторяемостью семеношения отдельных особей в первые 9 лет репродуктивного цикла и их высотой в 14-летнем возрасте (коэффициент корреляции равен 0,482 при $t=7-8$). Для материковых климатов из Карелии и Архангельской области, имеющих более низкую степень реакции семеношением на улучшение климатических условий произрастания, этот показатель составляет 0,192—0,250 при $t=2,6-3,1$. Ссылаясь на С. А. Мамаева [80], даже такой слабой связью нельзя пренебрегать, т. к. для лесных деревьев характерна высокая степень дифференциации микросреды и большая генетическая гетерогенность. В данном случае на эти факторы накладывается и специфика реакции климатов семеношением на улучшение условий произрастания. При усилении семеношения с возрастом до уровня потомств субарктических популяций вполне возможно повышение тесноты связей, прежде всего за счет количества семеносящих деревьев.

Обилие макростробилов на отдельных деревьях в климатах сосны разного географического происхождения также связано с высотой в 14-летнем возрасте, хотя связь и менее тесная, чем с повторяемостью семеношения. В культурах I класса возраста достоверная связь наблюдалась только для климатов из Субарктики (коэффициент корреляции равен 0,369-0,402 при $t=5,5-5,7$). Для потомств из Карелии и Архангельской области, отличающихся в этом возрасте более низким уровнем образования стробил, коэффициент корреляции составляет всего 0,143-0,167 при $t=1,7-2,3$. Хотя связь недостоверна, но она, по нашему мнению, может усиливаться на более поздних этапах репродукции.

Распределение деревьев в климатах по обилию семеношения в первое десятилетие репродуктивного цикла показывает закономерность, аналогичную связи периодичности образования стробилов с высотой потомства в 14-летнем возрасте (рис. 6). Наиболее характерна картина в потомстве самых северных климатов, отличающихся большей представленностью семеносящих деревьев в годы наблюдений. Деревья, не образующие стробилы или образующие их единично (до 10 шт.) на одно дерево (суммарно за 9 лет), имеют наибольшую изменчивость по высоте. В эту группу попадают и самые мелкие деревья (до 0,5 м в 14-летнем возрасте) и самые крупные, превосходившие среднее значение высоты культур. Все деревья слабого и среднего обилия образования макростробилов (10—200 шт. на одно дерево), в 14-летнем возрасте по

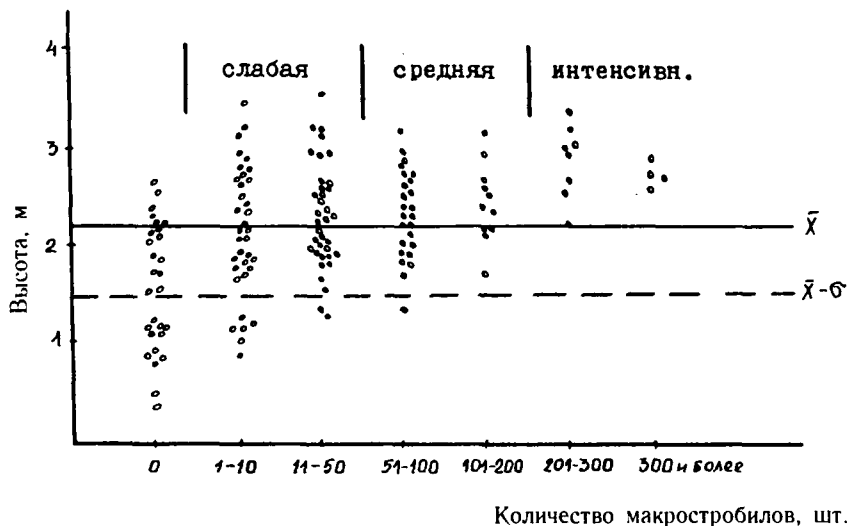


Рис. 6. Зависимость между интенсивностью образования макростробилов (суммарно за 9 лет) и высотой 14-летней сосны мурманского происхождения в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области. На рисунке отмечена средняя высота сосны в климатипе

высоте были близки к среднему значению высоты климатипа, по крайней мере, высота таких деревьев не была ниже среднего значения более чем на одно стандартное отклонение ($\bar{X} - \sigma$). Деревья, отличающиеся наиболее обильным образованием макростробилов (более 200 штук на одно дерево суммарно за период наблюдений), в 14-летнем возрасте имели высоты равные или выше средней высоты климатипа. Доля таких деревьев в северных климатипах в 20-летнем возрасте достигала 10%.

Немаловажным является наличие пылящих деревьев в микропопуляциях, что позволяет судить о возможности образования семян и обеспечения приоритетного попадания "своей" пыльцы как барьера от окружающих сосняков, позволяющего снизить уровень "загрязнения" потомства.

В климатипах разного географического происхождения количество пылящих деревьев зависит от места заготовки семян. Так, у 20-летнего потомства из Субарктики количество мужских деревьев составляло 2,9—5,6%, в северотаежных климатипах из Архангельской области и Карелии — 52—57%, а у среднетаежной автохтонной сосны из Архангельской области достигало 70,6%. Разумеется, с возрастом, по мере достижения особями половой зрелости эти цифры изменяются.

По данным С. А. Мамаева [78, 79], во взрослых популяциях может быть до 4,4% генетически обусловленных двудомных деревьев. Потомство популяций из Мурманской области наиболее близко к этому показателю, что позволяет говорить о том, что при значительном улучшении климатических условий сосна северных маргинальных популяций формирует генеративную сферу на уровне взрослых насаждений уже в первое 20-летие. На прохождение этапа вступления в репродукцию ей требуется значительно меньший период по сравнению с более южными происхождениями. По крайней мере, в условиях северной подзоны тайги этот период составил не более 10 лет.

На ранних этапах генеративной фазы большое значение имеют деревья смешанного типа цветения, которые образуют макро- и микро-стробилов. Именно такие деревья более желательны на лесосеменных плантациях [43, 184] для снижения доли инсуктированных семян. Количество деревьев смешанного типа зависит от происхождения климатипа и изменяется с возрастом потомства (см. главу 3). Распределение деревьев смешанного типа сексуализации по обилию образования женских стробиллов показало, что среди них преобладают особи со слабой и средней интенсивностью семеношения (до 200 шт. на одно дерево за 9 лет). В первое десятилетие генеративной фазы только в климатипах из Субарктики, отличающихся более интенсивной реакцией семеношением на изменение климатических условий произрастания, доля обильно семеносящих деревьев (более 200 шт. макро- и стробиллов на 1 дерево) достигла 6—21%. Можно предположить, что в климатипах более южного происхождения с возрастом доля особей смешанного типа сексуализации с обильным образованием макро- и стробиллов будет возрастать.

Особый интерес представляет вопрос о раннем отборе деревьев с пыльниками в популяции, а в связи с ним — и о их росте. Диапазон высот в 14-летнем возрасте у чисто мужских деревьев ниже, чем у деревьев смешанного типа "цветения" (коэффициент изменчивости 15,8-16,5% и 21,5-22,8% соответственно). Средние высоты этих групп деревьев во всех изучаемых климатипах близки или достаточно выше среднего значения высоты в потомстве (табл. 24).

Диапазон высот деревьев, проявивших к 20-летнему возрасту мужской и смешанный тип сексуализации, в начале репродуктивной фазы был ниже, чем разлет высот деревьев в целом по популяции. Коэффициент изменчивости находился в пределах 14—21%. Минимальные высоты деревьев, проявивших склонность к образованию микро- и стробиллов, отличались от средней высоты климатипа не более, чем на одно стандартное отклонение. Эта особенность характерна для всех северных экотипов. В потомстве автохтонных популяций, которые не подвергались стимулирующему воздействию климатических условий в эти рамки высот вписывается 94% деревьев. Только 6% особей имели высоты ниже

среднего значения высоты климатипа более чем на одно стандартное отклонение $X-\delta$. Более того, в местных популяциях, отличающихся наиболее интенсивным пылением по сравнению с северными климатипами, выделяется группа рано- и обильнопылящих деревьев смешанного типа "цветения". Их высота в 14-летнем возрасте, как правило, превышала среднюю высоту деревьев климатипа. Эти деревья вступили в репродукцию с образования микростробилов, а спустя несколько лет у них начали образовываться первые макростробилы. В 20-летнем возрасте сосны пыление по-прежнему преобладало над семеношением.

Таблица 24

Сравнение высоты сосны смешанного и мужского типов сексуализации со средними высотами климатипов разного географического происхождения (биологический возраст 14 лет), произрастающих в Плесецком лесхозе Архангельской области

Происхождение климатипа		Высота деревьев в климатипе, м		Высота деревьев смешанного типа "цветения", м	Высота деревьев мужского типа "цветения", м
область (республика), лесхоз	северная широта, град.-мин.	$X \pm m_x$	$X - \delta$	$X \pm m_x$	$X \pm m_x$
Мурманская Мончегорский	67°51'	2,17±0,05	1,52	2,57±0,09*	2,6
Мурманская Кандалакшский	67°00'	2,50±0,05	1,81	2,96±0,16*	3,1
Карелия Чупинский	66°22'	2,71±0,05	2,01	2,97±0,19	3,12±0,15*
Архангельская Пинежский	64°45'	2,59±0,05	1,95	2,98±0,14*	2,93±0,14*
Архангельская Плесецкий	62°54'	2,87±0,09	2,17	3,11±0,19	3,19±0,09*

* — различия со средней высотой климатипа достоверны на 5% уровне значимости.

Таким образом, у сосны северных экотипов при выращивании в более благоприятных климатических условиях средней подзоны тайги не наблюдается разрыва между формированием кроны и генеративной сферы деревьев. Репродуктивная сфера формируется уже к концу I класса возраста. В этот период у потомств северных экотипов сосны наблюдается хорошо заметная связь репродуктивных особенностей с высотой деревьев, отражающаяся в периодичности и обилии их семе-

ношения с пыления. Несомненно то, что характер связи (теснота) зависит от различий в условиях формирования генотипа сосны и его реализации. Это связано с реакцией особей ростом и семеношением на изменение климатических условий произрастания. Можно считать, что наиболее стабильным и ранним семеношением и пылением отличаются сосны, по высоте превосходящие средние значения. Установленные зависимости позволяют говорить об организации отбора обильно семяносящих и пылящих сосен в качестве маточных деревьев и опылителей на лесосеменных плантациях по прямым и косвенным признакам. На ЛСП северных экотипов эти два приема можно совместить.

Распределение стробилов в кроне сосны

Распределение стробилов в кроне при семеношении сосны имеет большое значение для организации работ на лесосеменных плантациях, а также для прогноза урожая и оценки семенной продуктивности [36, 168]. В доступной нам литературе имеется ряд сведений, хотя и достаточно фрагментарных, касающихся в основном распределении стробилов и шишек у привитых сосен в возрасте 15—20 лет. Распределение макростробилов и побегов, несущих микростробилы, одни авторы считают генетически закрепленным фактором [129], другие указывают, что оно в какой-то мере зависит от географического происхождения растений [222] и от освещенности кроны [230]. Причем побеги с женскими стробилами в раннем возрасте встречаются главным образом в верхней части кроны, в основном на 5—6 или 5—8 мутовках [171]. В этой же части кроны преобладает и урожай. Считается, что с возрастом макростробилов перемещаются вниз (считая по мутовкам), хотя зона максимального их количества остается на месте. Побеги с мужскими колосками располагаются в более нижней части кроны, и только у северных сосен встречаются в верхней ее части [36, 222].

Реже рассматривался вопрос о соотношении расположения макро- и микростробилов на периферийной и внутренней частях кроны деревьев (привитых растений). Есть сведения, что до 90% женских стробилов средней части кроны располагаются в глубине ветвей на побегах 2 и 3 порядков, а в нижней части кроны они образуются ближе к ее периферии [171]. В. М. Белобородов [28] считает, что женские стробилы закладываются в основном у побегов 1, реже 2 порядков. Более общий вывод был сделан Косински и Гертихом [198] о том, что много макростробилов завязывается на периферии кроны, наиболее отдаленной от ствола, независимо от сторон света.

Нами проводилось изучение распределения женских шишечек и мужских колосков как по высоте, так и по "глубине" кроны на начальных этапах семеношения у тех же климатипов сосны из Мурманской, Ар-

хангельской областей и Республики Карелии в 12—15-летних географических культурах средней подзоны тайги [18]. Сосна в этих климатипах, начала семеношение в 10-летнем возрасте и стабильно образовывала женские шишечки в последующие годы.

На самых ранних этапах вступления в репродукцию, когда образуются первые стробилы, женские генеративные органы могут быть сконцентрированы на одной или двух мутовках. Они могут образовываться на 1—2-й реже на 3—5-й мутовках, но очень редко ниже. Позже, спустя 2—3 года, когда наступает более или менее устойчивое "цветение" дерева, основная масса женских стробиллов формируется на второй — третьей (четвертой) мутовках. Редкие стробилы встречаются на 1-й мутовке, иногда — на мутовках 5—6-летней давности. В целом, по всем модельным деревьям в климатипах наблюдается общая тенденция, не зависящая от родины потомства: большинство женских стробиллов у 14—17-летних сосен формируется на 2—3-ей, отчасти на 4-й мутовках от вершинки. Хотя заметна несколько большая растянутость зоны образования стробиллов к нижним мутовкам у самого северного климатипа из Субарктики. Отдельные макростробилы у потомства мурманской сосны образовывались даже на 8—9-й мутовках от вершинки. В динамике зона максимального образования стробиллов (2—4 мутовки) не менялась, она как бы "скользила" по мере роста дерева.

Количество женских стробиллов определяет биологический потенциал семенной продуктивности дерева. Однако в течение полутора последующих лет, когда идет развитие стробиллов в шишку, наблюдаются значительные протери завязи и озимы. Путем повторных учетов установлено, что потери макростробиллов за этот период наблюдаются во всей части кроны, однако наибольшая доля их, независимо от географического происхождения потомства, приходится на верхнюю и центральную части, где по отдельным мутовкам достигает 10—20%.

Не всегда наибольший отпад завязи был на мутовках с большим количеством стробиллов. Долевое участие мутовок в обеспечении урожая семян на дереве сохранилось и ко времени созревания шишек. Учитывая, что за время созревания шишек сосны появляется еще одна мутовка, то урожай шишек из стробиллов 2—4-й мутовок оказался сосредоточен на 3—5 мутовках. Более того, на модельных деревьях большинство или все сохранившиеся шишки, как правило, концентрируются на какой-то одной мутовке, из тех, где было максимальное количество стробиллов, то есть из 2—5-й мутовок.

В период вступления в репродукцию северотаежных сосен, при выращивании в географических культурах средней подзоны тайги, большинство макростробиллов формируется на боковых побегах ветвления 1 и 2 порядков (43—82%), за исключением первой мутовки, у которой боковые побеги ветвления в первый год не образуются и все макро-

стробилы сосредоточены на концах осевых побегов мутовки. Хорошо заметно, что чем больше макростробилов сформировалось на мутовке, тем больше их образуется на боковых побегах ветвления (табл. 25).

Таблица 25

Распределение макростробилов по внешней и внутренней частям кроны 14-летней сосны из Мурманской области в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области

Год образования мутовки	Всего макростробилов, образовавшихся на боковых побегах текущего года, шт. ¹⁾	В том числе, %	
		на осевых побегах (на периферии кроны)	на побегах ветвления (внутри кроны)
1986	14	100 ²⁾	нет побегов ветвления
1985	54	44	56
1984	86	31	69
1983	66	20	80
1982	49	18	82
1981	7	57	43

Примечание: 1) в расчете на 15 модельных деревьев;

2) в год образования мутовки боковые побеги на осевых отсутствуют

Не все осевые побеги мутовок в кроне несут макростробилы, а всего лишь 15—37% их. Причем, наибольшее количество "занятых" макростробилами осевых побегов приходится на 2—3-ю мутовки, то есть на те, где образуется наибольшее число стробилов (табл. 26). Из боковых побегов в первые годы репродукции только 5—22% были семяносежными.

Первые мужские колоски у северотаежных сосен появились спустя 4—5 лет после начала семеношения. Независимо от географического происхождения культур, их наибольшее количество сосредоточено в более нижней части кроны — на 6—7 мутовках от вершинки. Единичные экземпляры мужских колосков встречались, начиная с 3 по 10 мутовки.

Таким образом, на ранних этапах репродукции северотаежных сосен, при выращивании в условиях средней подзоны тайги, зона их максимального семеношения сосредоточена в верхней части кроны. Исходя из этого, прогноз урожая по женским стробилам следует проводить по 2—4-й мутовкам от вершинки — по озими, по 3—5 мутовкам — по шишкам. При учете макростробилов следует иметь в виду, что они могут быть не только на осевых побегах (периферии кроны), но и на

боковых побегов ветвления, в основном на побегах 1—2 порядков. На них может формироваться до 80% всех макростробилов. Видимо, в дальнейшем тенденция к "заселенности" боковых побегов ветвления будет сохраняться, так как в раннем возрасте только до 20% из них оказались семеносящими. На ранних этапах вступления северотаежных сосен в репродукцию зоны максимального образования женских и мужских стробилов в кроне не совпадают.

Таблица 26

Количество семеносящих осевых и боковых побегов ветвления на мутовках разного возраста 14-летней сосны из Мурманской области в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области

Год образования мутовки	Количество осевых побегов в год образования мутовки		Количество боковых (внутренних) побегов с макростробилами, %
	всего, шт. ¹⁾	в том числе с макростробилами, % ²⁾	
1986	97	14	-
1985	93	27	20
1984	65	37	22
1983	74	15	6
1982	71	15	5

Примечание: 1) в расчете на 15 модельных деревьев;

2) процент от общего количества побегов в мутовках каждого возраста.

Наибольшее количество побегов с мужскими колосками формируется на 6—7-й мутовках, что при густом стоянии деревьев в культурах может препятствовать опылению женских шишечек "своей" пылью из-за большой влажности, меньшей диффузии ветра в нижней части кроны и оседания пыли.

Изучение особенностей начальных этапов формирования генеративной сферы потомства сосны северных экотипов, произрастающего в географических культурах Архангельской области, показало, что степень реакции климатипа семеношением зависит от суровости условий на родине экотипа и проявляется как в увеличении количества семеносящих деревьев, так и в периодичности и обилии семеношения. Улучшение климатических условий произрастания провоцирует семеношение. На ранних этапах репродукции северных климатипов сосны наблюдается ежегодная смена до 60% родительских деревьев, что не гарантирует чистоту отбора обильносеменосящих деревьев при однократном учете

(по одному году семеношения). Накопление урожая с возрастом обусловлено не увеличением количества семеносящих деревьев, а усилением обилия продуцируемых стробилов у повторно "цветущих" деревьев. Отбор деревьев на обилие семеношения следует проводить, по крайней мере, по учету семеношения за три года, отбирая деревья, образовавшие стробилы 2—3 раза за этот период.

Ранний отбор по косвенным признакам — высоте в культурах I класса возраста вполне может дать положительный эффект и позволит отселектировать группу деревьев, отличающихся стабильным женским и мужским "цветением", в том числе деревьев смешанного типа сексуализации, наиболее ценных для формирования лесосеменных плантаций. Уровнем отбора можно считать показатель "среднее квадратическое отклонение" высот соответствующей популяции. При первой ступени отбора на семейных и популяционных лесосеменных плантациях, ПЛСУ допускается удалять мелкие деревья, имеющие высоты ниже среднего значения на одно стандартное отклонение ($X-\delta$). Этот отбор можно проводить в 10—15-летнем возрасте сосны. Второй этап отбора следует проводить по прямому признаку семеношения деревьев. Наиболее эффективен отбор по стабильности семеношения в первые 3 года репродукции. На плантациях северных экотипов, созданных в более благоприятных климатических условиях, семеношение начинается раньше, чем в автохтонных популяциях. Здесь можно второй этап отбора совместить с отбором по высоте.

Учитывая, что на ранних этапах репродукции северных сосен, при выращивании в культурах средней подзоны тайги, зона максимального семеношения сосредоточена в верхней части кроны, учет органов семеношения можно ограничить 2—4-й мутовками от вершинки. При этом следует учитывать, что генеративная сфера "охватывает" не только внешнюю часть кроны, но и боковые побеги ветвления, на которых может формироваться большая часть стробилов. При раннем отборе деревьев-опылителей следует помнить, что мужские стробилы образуются главным образом на 6—7-й мутовках от вершинки дерева.

ГЛАВА 6

КАЧЕСТВО СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА СОСНЫ

При создании ЛСП северных экотипов в более южных условиях прежде всего возникает вопрос о качестве полученных семян. Как уже отмечалось выше, в первые годы вступления сосны северного происхождения в репродукцию опыление семенных шишек происходит за счет пыльцы близлежащих сосняков. Позже при достаточном образовании микростробилов у клонов (семей) на ЛСП пыльцевое облако будет состоять из смеси компонентов, включающих "свою" пыльцу северных экотипов и фоновую пыльцу от окружающих сосен. Происхождение пыльцы будет оказывать влияние на наследственные особенности потомства. Качество семян определяется прежде всего условиями их вызревания.

Урожай семян и его качественные характеристики зависят от комплекса факторов. На Крайнем Севере наибольшее влияние оказывают погодные условия [4, 63, 116, 238]. По мнению ряда авторов [5, 21] основной причиной невызревания семян на Севере является то, что процесс формирования шишек у сосны протекает в течение 3-х лет (зачатки шишек формируются за год до "цветения"), а сочетание трех благоприятных лет для северных регионов — явление крайне редкое. Наступление неблагоприятных погодных условий в один из этих периодов нарушает генеративный цикл, снижает урожай или способствует полному неурожаю. При выращивании северных экотипов в более благоприятных условиях есть возможность избежать погодных катаклизмов в периоды опыления, оплодотворения и вызревания семян, что позволяет ожидать улучшения их качества.

Качество семян автохтонных популяций сосны

Для правильной оценки качества семян северных сосен, полученных в более южных условиях произрастания, необходимо дать краткую характеристику семеношения автохтонных насаждений на Севере.

На низкое качество семян сосны на севере ее ареала указывали ряд авторов [4, 21, 24, 34, 62, 63, 55, 116]. Так, по данным И. Б. Белецкого [22] в Мурманской области масса 1000 шт. семян сосны колеблется

от 2,3 до 4,3 г при выходе из шашки 1,7—17 шт. (или от 0,16 до 2,02% от веса шишки), а абсолютная всхожесть составляет 17—51%. При этом автор отмечает [21], что бывают годы, когда наблюдается очень хороший урожай, семена с хорошей всхожестью, либо, наоборот, невсхожие.

За период с 1974 по 1986 гг. на Кольском полуострове ни разу не было полного вызревания семян сосны. За этот период в Мурманской области заготовлено всего 11 кг семян I класса, 11 кг — II класса, 321 кг — III класса и 846 кг нестандартных семян [57]. В северных районах Республики Коми (севернее 64°50' с. ш.) всхожесть семян колебалась от 0 до 30,4%, а масса 1000 шт. семян составила 3,0—3,3 г. В более южных районах республики масса семян и их всхожесть были выше и составили 4,1—5,2 г и 30,4—80,8% соответственно [72].

На севере Архангельской области за 36-летний период (1950—1986 гг.) относительно неплохое семеношение наблюдалось 6 раз. За этот период только 1 раз (1960 г.) удалось собрать меньше половины 5-летней потребности семян [71, 72]. По данным Т. П. Некрасовой [116] в Мурманской области "урожайные" годы наступают примерно через 6 лет. По мнению ряда авторов [21, 216] промежутки между семенными годами могут достигать 10—20 лет, а на границе ареала распространения сосны до 100 лет.

Наши исследования [111], проведенные в автохтонных популяциях северо- и среднетаежного происхождения, подтверждают вышеуказанные закономерности (табл. 27).

Таблица 27

Характеристика семян массового сбора северных популяций сосны (репродукция 1988 г.)

Происхождение популяций	Воздушно-сухая масса 1000 шт. семян, г		Лабораторная всхожесть, %	
	среднее	лимиты	среднее	лимиты
Мурманская область (67 - 69° с. ш.)	4,3	3,9 - 5,0	57,0	25,8 - 85,5
Архангельская область (63 - 65° с. ш.)	4,5	4,1 - 5,7	73,9	40,0 - 92,0
Архангельская область, Плесецкий лесхоз (62°54' с. ш.)	5,8	5,5 - 6,0	83,4	81,0 - 85,8

Изучение плюсовых деревьев [11] сосны в Мурманской области показало значительную вариабельность не только по количеству про-

дуцируемых шишек (различия у отдельных деревьев достигали 40-кратной величины), но и по выходу полнозернистых семян. Средний выход семян из одной шишки изменяется от 8 до 30 шт. Причем выход семян не связан с обилием семеношения. Дерево, продуцирующее много шишек, может давать меньше семян, чем дерево со средним количеством шишек, но большим выходом семян. Это подтверждает сделанный ранее вывод [25] о том, что в условиях Мурманской области следует строго различать урожай шишек и урожай семян. Обильный урожай шишек может быть нулевым в отношении семян. Такова одна из особенностей в семеношении сосны в Заполярье, которая не наблюдается в более южных широтах.

У изученных плюсовых деревьев, произрастающих на северном пределе ареала сосны, значительно варьирует и масса 1000 шт. семян (от 3,32 до 5,04 г.). В силу этих причин разница в семенной продуктивности отдельных деревьев достигает 5—6-кратной величины. Абсолютная всхожесть семян колеблется от 0 до 78%. Этот показатель коррелирует с грунтовой всхожестью (коэффициент корреляции $r = 0,885$). Замечено, что семена, имеющие абсолютную всхожесть менее 30%, вообще не давали всходов при посеве.

Особое значение имеет полнозернистость семян в условиях Заполярья. По результатам рентгенографического анализа плюсовых деревьев сосны в Мурманской области, проведенного А. Л. Федорковым [11], наблюдаются значительные индивидуальные отличия по содержанию в шишках полнозернистых и пустых семян. Количество пустых семян колебалось от 4 до 27%. Преобладали семена II—III классов развития. Доля полностью выполненных семян, имеющих нормальное развитие зародыша, составляла всего от 1 до 17,6%. У трети деревьев такие семена вообще не встречаются. Высока доля полиэмбриональных семян (2,2 — 22,6%). Причиной появления большого количества пустых семян, вероятно, являются самоопыление, действие летальных генов, неблагоприятные климатические факторы [22, 25, 68].

Скорее всего индивидуальная изменчивость семеношения отдельных деревьев в исходных популяциях вызовет различную отзывчивость этих деревьев на изменение климатических условий при перемещении черенков (семян) в более благоприятные условия произрастания. Считается [45, 50, 28, 75, 85, 151], что предрасположенность к определенной интенсивности семеношения деревьев сохраняется при их размножении прививкой, а способы стимулирования семеношения не устраняют различия между клонами на плантации.

Качество семян потомства сосны

Как показывают исследования, нестабильное и слабое "плодоношение" с образованием большого количества пустых семян, характерное

для насаждений сосны на севере ареала, не является наследственным и может изменяться при улучшении условий произрастания. На лучшее качество семян северных экотипов сосны при выращивании в условиях Белоруссии, Ленинградской, Вологодской и других областей указывали ряд авторов [46, 83, 85, 189, 191].

У северных сосен при вызревании в средней подзоне тайги (Архангельская область) выход полных семян из шишки составил по годам 15—25 шт. Наиболее высокий выход полнозернистых семян во все годы наблюдения отмечался у самого северного климатипа из Субарктики (21—25 шт. из одной шишки). В результате этот же экотип имел и наиболее высокий показатель весового выхода семян — 2,3—3,9%. Масса 1000 шт. семян, как правило, была выше 5 г, а в отдельные годы достигала 6 и более граммов (табл. 28). Семена имели хорошую всхожесть (64—91%). Качество семян, полученных в потомстве северных экотипов сосны в культурах средней подзоны тайги (Архангельская область), соответствует семенам автохтонных среднетаежных популяций и значительно выше, чем у материнских насаждений (см. табл. 27).

Таблица 28

**Некоторые показатели качества семян сосны в географических культурах
Плесецкого лесхоза Архангельской области**

Происхождение культур (область, республика, лесхоз)	Воздушно-сухая масса 1000 шт. семян, г. в возрасте культур, лет				Лабораторная всхожесть семян, %, в возрасте культур, лет		
	11	12	13	14	11	12	13
Мурманская Мончегорский	5,11	4,89	6,14	5,86	83,5	90,1	84,5
Мурманская Кандалакшский	5,10	5,10	5,96	6,04	87,3	84,7	77,0
Карелия Чупинский	5,29	5,09	4,96	—	75,0	90,7	67,6
Архангельская Пинежский	5,10	5,31	5,63	—	64,3	76,9	75,6

Исследования семенного потомства, проведенные нами по всем семеносящим климатипам, входящим в коллекцию географических культур, доказали тесную связь показателей качества семян с географическим положением исходных популяций и характеристиками материнских насаждений (табл. 29).

Наиболее отзывчивы на стимулирующее влияние более благоприятных условий произрастания самые северные популяции из Субарктики.

Однако улучшающее действие климатических условий оказывает влияние и на другие северотаежные климатипы (из Архангельской области и Карелии). Более того, "перемещение" потомства среднетаежных экотипов сосны, родина которых находится в пределах 61,5—63° с. ш., в условиях южной тайги, также способствовало лучшему вызреванию семян [189, 191]. Выход семян из одной шишки достигал 29—33 шт., что в 2—2,5 раза выше контроля (местных одновозрастных культур). В 1,5 раза увеличивался выход полных семян. Масса и всхожесть семян были близки к показателям южно-таежных сосен.

Таблица 29

Корреляционные зависимости качества семян потомства северных экотипов сосны, произрастающего в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области, с характеристиками исходных популяций

Показатели качества семян сосны в географических культурах	Характеристики исходных популяций сосны			
	северная широта, град.-мин.	продолжительность вегетационного периода, дни	сумма температур выше +5° С, град.	масса 1000 шт. семян, г
Количество полнозернистых семян в одной шишке, шт.	0,780*	-0,759**	-0,571	-0,976*
Масса 1000 шт. семян, г	0,801*	-0,943*	-0,895*	-0,558
Лабораторная всхожесть, %	0,985*	-0,945*	-0,935*	-0,780**

Примечание: * — достоверны на 1% уровне значимости;
 ** — достоверны на 5% уровне значимости.

Чем дальше "перемещен" экотип, чем лучше климатические условия в период опыления, оплодотворения и вызревания семян, тем резче сказываются они на качественные характеристики семян. Так, на лесосеменной плантации мурманских экотипов, созданной в Нижегородской области (дальность переброски черенков достигала 10° с. ш.). Масса 1000 шт. семян достигала 7 г и была на уровне местной сосны, близкой по возрасту. Видимо, этот показатель является наиболее отзывчивым на улучшение климатических условий вызревания семян. Это позволило нам проследить зависимость влияния дальности "перемещения" потомства (различия в сумме эффективных температур) на увеличение (прирост) массы семян (относительно усредненной массы 1000 шт. семян исходных насаждений). При применении скользящей средней величины,

рассчитанной для каждого региона, откуда перемещали семена, был построен график для культур средней и южной подзон тайги (рис. 7).

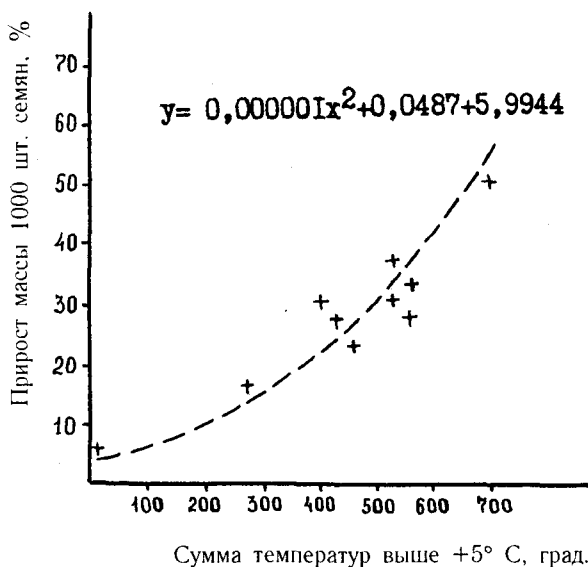


Рис. 7. Увеличение массы семян северной сосны в зависимости от различий в сумме эффективных температур в местах произрастания материнских насаждений и выращивания потомства

"Перемещение" потомства в пределах 3° с. ш. (что соответствует примерно различиям в сумме эффективных температур около 300° С) приводит к увеличению массы семян не более, чем на 20% относительно массы исходных (материнских) популяций. Чем больше дальность переброски, тем значительно увеличивается масса 1000 шт. семян, независимо от зоны (региона) формирования самой популяции. Полученные данные дают возможность прогноза увеличения массы семян при "перемещении" клонов (семей) на ЛСП в более южные условия произрастания.

В потомстве северных сосен наблюдается значительная изменчивость деревьев по выходу семян и их массе. В отдельные годы репродукции выход семян из одной шишки у особей варьирует от 3 до 32 шт. Доля полных семян в среднем достаточно велика — 74—96%, однако встречаются деревья, у которых количество полнозернистых семян составляет всего 36%. У таких деревьев низкий и общий выход семян — 1,025%. Масса 1000 шт. семян у отдельных деревьев колеблется от 3,2 до 6,2 г (в пределах одного года репродукции). Такая вариабельность позволяет

говорить о наследственно обусловленном и закрепленном генетически характере формирования семенного потомства, которое не могут сгладить даже более благоприятные климатические условия вызревания семян.

Таким образом, при выращивании сосны северных популяций в более южных условиях произрастания нарушаются ранее отмеченные закономерности снижения качества ее семян по мере продвижения к северу ареала. В потомстве северных экотипов, выращенных в средней подзоне тайги и более южных широтах, в 1,5—2 раза увеличивается выход семян из шишки, их масса, всхожесть по сравнению с автохтонными насаждениями. Семена, полученные от спонтанного опыления, по параметрам не уступают местным популяциям (опылителям), а иногда и превосходят их. Качество таких семян лучше, чем исходных северотажных популяций. Наиболее отзывчивым на стимуляцию качества семян оказался самый северный экотип из Субарктики. Общий отец и одни условия опыления, оплодотворения, вызревания семян нивелируют показатели по ряду признаков между климатипами, в частности, по массе и всхожести семян. Наиболее изменчивым и зависящим от степени "перемещения" потомства к югу, оказались два показателя — количество полных семян в шишке и их масса. Разная отзывчивость потомства на улучшение стимулирующего влияния климатических условий, требует предварительного испытания маточных деревьев перед использованием для клоновых (семейственных) семенных плантаций и многоступенчатого отбора при их формировании.

Динамика вызревания семян сосны

От срока созревания семян зависит качество семенного материала, экономическая эффективность его заготовки [38, 67, 76]. Особенно это важно для северных районов страны, где суровые климатические условия препятствуют вызреванию семян [22]. Обычно здесь семена собирают зимой, осенние сборы проводятся редко из-за распространенного мнения о невызревании семян. В то же время, исследования А. А. Листова [72] в северной подзоне тайги Архангельской области (Лешуконский район) показали, что семена сосны созревают уже в конце сентября. Более того, в насаждениях выделяются сосны с разными сроками созревания семян, в том числе раносозревающие (семена созревают на 2 недели раньше). Для решения вопроса о сроках заготовки семян на ЛСП северных экотипов в более южных районах следует выяснить характер генетического наследования признака в популяции и отзывчивости его на улучшение условий роста культур и формирования шишек и семян. Для этого в 15-летних географических культурах средней подзоны тайги нами изучена динамика вызревания семян 4-х северных

климатипов сосны. Одновозрастные сосны местного происхождения "не плодоносят", поэтому для сравнения велись параллельные наблюдения за вызреванием шишек и семян в сосняке II класса возраста с полнотой 0,3, расположенном в непосредственной близости от географических культур.

Шишки для анализа собирали каждые две недели, начиная с 3 августа и по 27 октября. В климатипах, отличающихся более обильным семеношением (Мурманская область), шишки отбирали с одних и тех же деревьев. В каждый срок отбора образцов определяли влажность шишек, выход семян в расчете на одну шишку, массу 1000 шт. семян. При анализе выхода семян учитывали отдельно семена, свободно выпавшие из шишек и полученные при ручной их обработке. Для установления степени развития зародыша в разные сроки сбора шишек проводился рентгенографический анализ семян (ВЛСС, г. Пушкино) и определялась их всхожесть [39].

Исследования показали, что к началу августа шишки всех климатипов сосны закончили рост, масса их стабилизировалась (табл. 30).

Характер изменения влажности шишек в период вызревания семян у сосны различного географического происхождения отличался незначительно. В начале августа влажность шишек достигала 54—60,7%, затем постепенно снижалась и к началу октября составила 22,6—28,7%. Как показывают исследования ряда авторов [89, 224], к моменту сбора шишек их влажность должна быть в пределах 25—40%. Следовательно, в год исследования сбор шишек можно было начинать с середины сентября.

Одним из показателей зрелости шишек является их способность раскрываться при высушивании, что, видимо, связано с одревеснением тканей. Установлена закономерность: чем севернее сформировался климатип, тем раньше вызревают шишки, тем раньше они могут начать рассеивание семян. Так, у мурманских сосен шишки свободно раскрываются при высушивании уже в начале августа. В этот период из них легко высыпается до 46% семян. У северотаежного климатипа из Архангельской области — только 6%.

Как уже отмечалось, одним из показателей, наиболее отзывчивым на улучшение условий произрастания деревьев, является выход семян из шишки. При этом нарушается общая закономерность уменьшения выхода семян из шишки по мере продвижения родины климатипа к северу, присущая автохтонным популяциям. При выращивании северных сосен в более благоприятных условиях произрастания выход семян из шишки заметно увеличивается. Выход семян у потомства сосны из Мурманской области, произрастающего в средней подзоне тайги, составил 22—25 шт. из одной шишки.

Таблица 30

**Характеристика шишек и семян сосны северных экотипов при различных сроках сбора
в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области**

Происхождение культур (область, республика, лесхоз)	Дата сбора	Влажность шишек, %	Масса одной шишки, а. с., г	Масса 1000 шт. семян, г	Распределение семян по степени развития зародыша, %		
					II	III	IV
Мурманская	3 августа	58,9	3,3	5,66	3,2	58,1	38,7
Мончегорский	2 сентября	49,3	3,5	6,17	0,7	2,8	96,5
67°51' с. ш.	5 октября	25,0	3,3	6,28	—	1,3	98,7
Мурманская	3 августа	60,7	2,8	5,19	14,4	75,3	10,3
Кандалакшский	2 сентября	49,4	2,6	5,95	0,7	5,2	94,1
67°00' с. ш.	5 октября	23,9	2,7	6,09	1,4	5,6	93,0
Карелия	3 августа	59,0	2,7	4,49	—	68,0	32,0
Чупинский	2 сентября	50,9	2,3	5,85	—	0,7	99,3
66°22' с. ш.	5 октября	28,7	2,5	6,06	—	0,7	99,3
Архангельская	3 августа	57,3	3,0	5,50	6,8	83,7	9,5
Пинежский	2 сентября	50,5	2,4	6,12	—	12,3	87,7
64°45' с. ш.	5 октября	22,6	2,5	6,40	—	17,6	82,4
Архангельская	3 августа	54,2	3,6	5,76	4,6	71,2	24,2
Плесецкий	2 сентября	49,3	3,5	5,95	—	7,3	92,7
(естественное насаждение)	5 октября	24,6	3,7	5,82	—	3,6	96,4
62°54' с. ш.							

Различия между климатипами, связанные с происхождением потомства, проявляются по массе семян уже в августе (см. табл. 30). По мере вызревания семян различия сглаживаются, масса 1000 шт. семян к октябрю возрастает на 11—35% по отношению к образцам, собранным в первый срок (3 августа). Причем 69—87% прироста массы семян приходится на август, когда наиболее интенсивно идет процесс формирования зародыша семени. Наибольшее увеличение прироста массы семян характерно для потомства сосны из крайнесеверных регионов (66—68° с. ш.). У естественного сосняка масса семян достигала оптимальных значений уже в августе и в дальнейшем стабилизировалась, что, вероятно, связано с более ранним вызреванием семян в раздражном древостое.

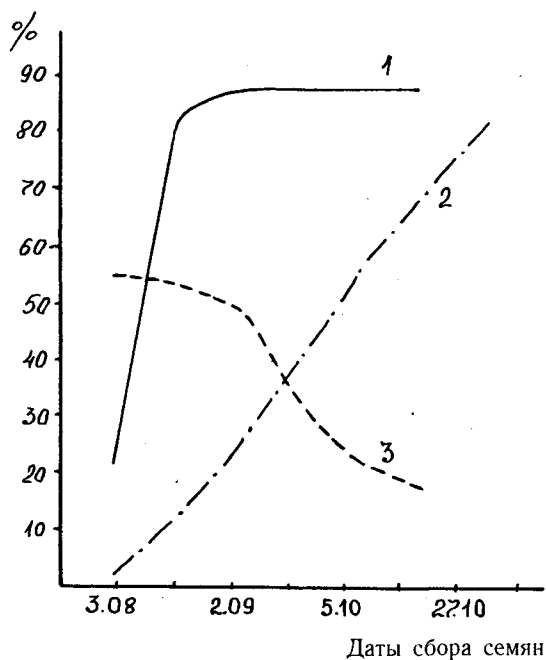


Рис. 8. Динамика вызревания шишек и семян у сосны мурманского происхождения (67°51' с. ш.) в географических культурах Плесецкого района Архангельской области
 1 - доля семян с IV степенью развития зародыша, %;
 2 - всхожесть семян на 15 день, %;
 3 - влажность шишек, %

Анализ рентгенографических снимков с изображением зародышей семян инорайонных и местных сосен не показал существенных различий между ними. Уже к началу августа практически все зародыши семян достигли III—IV степени развития по классификации М. А. Шербаковой [213]. Лишь в одном климатипе из Мурманской области доля незрелых семян составила 14%. К середине августа у 88—99% семян зародыш достиг максимального размера, полностью заполняя весь эмбриональный канал. В этот период еще продолжалось интенсивное накопление запасных веществ семени, а влажность шишек достигала 45—50% (рис. 8).

Характер вызревания семян из самых северных потомств, при выращивании их в средней подзоне тайги, практически не отличался от местной среднетаежной популяции. Количество семян с IV степенью развития зародыша у мурманских и карельских сосен во все сроки сбора находился на уровне контрольного насаждения. К середине августа зародыш большинства семян достиг максимальных размеров, однако лабораторная всхожесть была низкой (табл. 31). Так, семена, собранные в первой половине августа в климатипах из Мурманской области и Карелии, не дали всходов совсем. У остальных потомств всхожесть была очень низкая и составила 0,8—2,5% (в естественном насаждении — 3,4%). Всхожести более 50% семена достигают только после снижения влажности шишек ниже 40%, что наблюдается во второй половине сентября, через месяц после полного формирования зародыша семян. Возрастание способности семян к прорастанию, видимо, связано с дифференциацией зародыша после окончания его роста. Наиболее интенсивно этот процесс происходит у самых северных сосен из Мурманской области. В начале октября количество способных к прорастанию семян здесь достигает 64—75%, тогда как у более южных потомств — 43—46% (в разреженном среднетаежном сосняке — 62,6%). У северо-таежных климатипов из Карелии и Архангельской области значительное увеличение всхожести семян произошло лишь в октябре.

Таким образом, развитие и формирование шишек и семян в период их вызревания у северных сосен, при выращивании их в средней подзоне тайги, контролируется генотипически, сохраняется как наследственный признак, но определяется внешними условиями. Независимо от происхождения культур, рост шишек заканчивается одновременно, однотипно происходит потеря влажности в осенний период. Северные потомства сохраняют наследственно обусловленный более короткий период одревеснения шишек и вызревания семян. Это подтверждается тем, что шишки приобретают способность к раскрытию в более ранние сроки, а зародыш семян достигает максимальных размеров уже в августе. Такое раннее формирование зародыша не обеспечивает готовности семян к прорастанию. Только спустя месяц семена дают высокую всхожесть с полноценными проростками.

Качество семян сосны при различных сроках сбора в 15-летних географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области
(в числителе — всхожесть, %; в знаменателе — количество семян с IV стадией развития зародыша, %)

Происхождение культур		Даты сбора семян			
область (республика), лесхоз	северная широта, град.-мин.	3 августа	2 сентября	5 октября	27 октября
Мурманская Мончегорский	67°51'	$\frac{0}{38,7}$	$\frac{25,0}{96,5}$	$\frac{64,3}{98,7}$	$\frac{84,5}{—}$
Мурманская Кандалакшский	67°00'	$\frac{2,5}{10,3}$	$\frac{30,4}{94,1}$	$\frac{74,7}{93,0}$	$\frac{77,0}{—}$
Карелия Чупинский	66°22'	$\frac{0}{32,0}$	$\frac{24,0}{99,3}$	$\frac{43,4}{99,3}$	$\frac{67,6}{—}$
Архангельская Пинежский	64°45'	$\frac{0,8}{9,5}$	$\frac{27,6}{87,7}$	$\frac{45,7}{82,4}$	$\frac{75,6}{—}$
Архангельская Плесецкий (сосняк II класса возраста)	62°54'	$\frac{3,4}{24,2}$	$\frac{16,1}{92,7}$	$\frac{62,6}{96,4}$	$\frac{81,0}{—}$

Эти особенности вызревания семян потомств сосны северного происхождения необходимо учитывать при создании лесосеменных плантаций в более южных условиях. Не рекомендуется ранний сбор шишек, несмотря на их полную сформированность. Критерием сбора шишек (созревания семян) можно считать их влажность. Влажность шишек должна быть не более 30%, что обеспечит всхожесть семян не менее 50%. Однако, учитывая сильную зависимость влажности шишек от климатических условий, этот критерий применим лишь для сухой погоды. В случае раннего сбора шишек их следует оставлять на "дозревание", по крайней мере, на 1 месяц.

Структура потомства сосны по семядолям

Морфологическая характеристика проростков по числу семядолей отражает наследственные особенности растения. Структура производимого потомства определяется генотипом материнских и отцовских деревьев, проявляется на ранней стадии развития организма, имеет ин-

дивидуальный характер у отдельных деревьев, отражая ростовые качества их потомства и в слабой степени подвержена влиянию факторов внешней среды. Основную роль в формировании признака числа семядолей в потомстве играет генотип материнского растения; доля влияния опылителя в 2 раза и более ниже [144, 146, 151]. В то же время авторы отмечают, что внешние факторы, оказывая влияние на репродуктивную активность и физиологическое состояние особей, могут вызвать отклонения от среднего уровня концентраций аллелей по числу семядолей в сторону усиления или ослабления одной из семядольных линий.

Изучение структуры потомства популяций по семядолям в климатипах различного происхождения, испытываемых в географических культурах, позволяет проследить закономерности сохранения или изменения признака под влиянием новых для растений условий опыления, оплодотворения и вызревания семян. При изучении характера расщепления потомства по числу семядолей в географических культурах установлена тенденция уменьшения количества семядолей у сосны с юга на север и с запада на восток [177].

Признак числа семядолей в значительной степени определяет пути дальнейшего развития ассимиляционного аппарата растений, проводящей системы корня, накопления органической массы. Особи с большим числом семядолей показывают стабильное превосходство над 4—5-семядольными растениями, что позволяет использовать признак расщепления потомства по числу семядолей в качестве маркера наследственных свойств и при генетическом анализе популяций хвойных пород [144, 146]. Оценку качества маточников предлагается проводить путем сравнения особей с 6—8 семядолями в потомстве в один репродуктивный год. Это позволит учесть изменение концентраций аллелей по семядольным зачаткам в потомстве популяций и отдельных деревьев [151].

Нами проведено изучение структуры потомства по числу семядолей у популяций северных экотипов сосны в 11—13-летних географических культурах в средней подзоне тайги. Для сравнения в эти же годы репродукции изучено потомство автохтонных популяций. Особое внимание уделено изучению популяционных свойств самых северных маточников из Мурманской и Архангельской областей (64—69° с. ш.) и насаждений из средней подзоны тайги (Плесецкий лесхоз Архангельской области), являющихся опылителями (отцовская популяция). Следует напомнить, что в 11—13-летних культурах северных экотипов сосны "своей" пыльцы еще нет (микростробилы образуются единично), опыление происходит за счет естественных сосняков, окружающих опытный участок. Изучение структуры потомства по числу семядолей у материнских и отцовских популяций позволило оценить долю влияния популяционных свойств генотипа при спонтанном опылении потомства.

Автохтонные популяции сосны из Мурманской области и из северной подзоны тайги Архангельской области имеют значительные отличия по структуре потомства по числу семядолей (табл. 32). В один год репродукции количество 6—8-семядольных особей у них в среднем в 2,5—3 раза ниже по сравнению со среднетаежной отцовской популяцией, являющейся опылителем. При сравнении отдельных насаждений различия еще более заметны. Существенно отличаются потомства и по среднему числу семядолей. В расщеплении потомства северотаежных популяций присутствуют особи с 3 семядолями (табл. 33), что не было отмечено у среднетаежных популяций.

Таблица 32

Представленность всходов с 6—8 семядолями в потомстве автохтонных популяций северного происхождения (репродукция 1988 г.)

Происхождение популяций		Количество всходов с 6—8 семядолями, %		Среднее число семядолей	
область	северная широта, град.-мин.	среднее	лимиты	$\bar{X} \pm m_x$	шт
Архангельская	62°54'	69,4	55,9 - 76,3	5,78 \pm 0,07	12,1
Архангельская	64°00'	20,8	—	4,91 \pm 0,07	15,6
Мурманская	69 - 67°	20,8	9,8 - 28,3	4,85 \pm 0,08	16,7

Сравнение фенотипического разнообразия по числу семядолей мурманских и северотаежных архангельских популяций сосны посредством критерия Животовского [53, 135] показало их идентичность (показатель сходства популяций r близок к единице и составляет 0,987 — 0,998). В то же время эти популяции значимо (на 5% уровне) отличаются от отцовской среднетаежной популяции ($r = 0,775$ при критерии идентичности $I = 86 \pm 0,043$). Наличие значительных генотипических различий материнских и отцовской популяций не могло не сказаться на гибридном (спонтанном) потомстве северных экотипов сосны, выращиваемых в географических культурах средней подзоны тайги.

Установлено, что расщепление по семядолям спонтанного потомства северных сосен среднетаежной репродукции идет со смещением в сторону многосемядольных особей. Количество растений с 6—8 семядолями в гибридном потомстве мурманского климатипа в 2—3 раза выше, чем у сосен автохтонной материнской популяции. Оно может колебаться по годам, несколько снижаясь или повышаясь в зависимости от погодных условий в период формирования семян (табл. 34), но все же обеспечивая среднее количество семядолей в потомстве в пределах 5,5—6,1 шт.

Таблица 33

Расщепление по числу семян потомства сосны северных экотипов, произрастающих в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области

Происхождение культур		Количество проростков, %, с числом семян, шт.								Среднее число семян, шт. $\bar{X} \pm m_x$
область (республика), лесхоз	северная широта, град.-мин.	3	4	5	6	7	8	9	всего 6 - 9	
Мурманская Мончегорский	67°51'	—	0,6	18,9	61,3	17,8	1,4	—	80,5	6,00±0,07
Мурманская Кандалакшский	67°00'	—	1,3	23,7	59,9	12,5	2,0	0,6	75,0	5,92±0,07
Карелия Чупинский	66°22'	—	2,7	27,2	58,0	11,7	0,4	—	69,7	5,78±0,07
Архангельская Пинежский	64°45'	—	1,1	27,8	56,4	14,3	0,4	—	71,1	5,85±0,07
Семена массового сбора автохтонных популяций										
Архангельская Плесецкий	62°54'	—	2,3	21,4	63,6	12,0	0,7	—	76,3	5,87±0,07
Мурманская Кандалакшский	67°00'	2,3	24,0	46,3	25,1	2,3	—	—	27,4	5,01±0,08

Таблица 34

Представленность всходов с 6—8 семядолями в спонтанном потомстве разных репродукций у северных экотипов сосны в географических культурах Плесецкого лесхоза Архангельской области

Происхождение культур		Количество всходов с 6—8 семядолями, %			Среднее число семядолей, шт.		
область (республика)	северная широта, град.-мин.	1986 г.	1987 г.	1988 г.	1986 г.	1987 г.	1988 г.
Мурманская	67°51'	68,3	52,2	80,6	5,7	5,5	6,0
Мурманская	67°00'	68,0	56,3	75,0	5,8	5,6	5,9
Карелия	66°22'	72,1	62,0	69,7	5,9	5,6	5,8
Архангельская	64°45'	60,4	51,8	71,1	5,7	5,5	5,9
Коми	64°36'	66,3	55,4	81,6	5,8	5,6	6,1

В отличие от исходных популяций в гибридном потомстве северо-таежных сосен встречаются особи с 9-ю семядолями. Трехсемядольные потомки встречаются единично, лишь у самых северных климатипов в отдельные годы репродукции. Общий отец-опылитель и одни условия вызревания семян сглаживают различия в структуре потомства по числу семядолей между климатипами разного географического происхождения. Расщепление гибридных потомков по числу семядолей близко к местной среднетаежной популяции.

Сравнительная характеристика фенотипического разнообразия спонтанного потомства северных экотипов сосны среднетаежной репродукции с исходными популяциями показала высокий уровень наследуемости материнского генотипа (показатель сходства популяций $r = 0,963 - 0,995$). Доля влияния отцовской популяции заметно ниже, однако все же достаточно высока ($r = 0,750 - 0,799$), и вполне может оказать влияние на изменение генотипа гибридного потомства северо-таежной сосны даже при выращивании ее в средней подзоне тайги. Установлена тенденция снижения влияния материнской и усиление влияния отцовской популяции сосны по мере удаления родины климатипа от места его выращивания. Наиболее заметно влияние среднетаежного опылителя сказывается на потомстве крайнесеверных популяций из Мурманской области. Характер расщепления их гибридного потомства по числу семядолей достоверно отличается (на 5% уровне значимости) от фенотипических характеристик исходных материнских популяций. У северо-таежной сосны, "перемещенной" к югу на 2—3° с. ш., отличия в расщеплении потомства по числу семядолей от материнских популяций

незначительны, структура потомства по семядольным морфам близка к исходным популяциям.

Следовательно, потомство популяций, "перемещенное" на 4—5° с. ш. к югу испытывает столь значительное влияние отцовской популяции, которое может отразиться на их наследственных свойствах. Характер наследования следует учитывать при установлении коридора возможного использования полученных при спонтанном опылении семян. Для этого необходимо проводить испытание потомства на лесокультурной площади как на родине материнской, так и на родине отцовской популяции. На ЛСП северных экотипов, создаваемых в более южных условиях, влияние отцовской популяции на наследственные свойства спонтанного потомства можно снизить или исключить совсем за счет обеспечения плантаций "своей" пылью. Доля ее начнет повышаться за счет образования микростробиллов у северных сосен. Увеличить запас пыльцы северных сосен можно путем введения деревьев-опылителей или искусственного доопыления клонов (семей) на плантации. В этом контексте большое значение приобретает обеспечение полной фенологической изоляции северных экотипов сосны от пыльцы окружающих сосновых насаждений, прежде всего за счет правильного территориального размещения плантаций.

Таким образом, использование стимулирующего эффекта улучшения условий произрастания северных экотипов сосны позволяет не только усилить семеношение, но и значительно повысить качество семенного потомства. В 1,5—2 раза увеличивается масса семян, их всхожесть, выход семян из шишки и т. п. Однако следует принимать во внимание наследственные особенности семенного потомства, полученного в результате спонтанного опыления северных сосен при выращивании в более южных условиях. Часть семян (на ранних этапах семеношения при отсутствии достаточного количества "своей" пыльцы — большая), при отсутствии фенологических барьеров для скрещивания с окружающими сосняками, будет являться внутривидовыми отдаленными гибридами, сочетающими в себе черты материнского и отцовского генотипа. При превалировании в потомстве материнской линии наследования доля отца-опылителя достаточно велика. Это может изменить характер поведения спонтанного потомства на лесокультурной площади.

Особенно важно учитывать характер наследования признаков и проводить проверку потомства у северных экотипов сосны, выращиваемых при удалении от места исходных популяций на 3° с. ш. и более. При меньшей дальности переброски клонов (семей) к югу с целью создания ЛСП влияние отцовской популяции снижается и эффект наследования свойств опылителя будет сглаживаться. Усилить долю северных аллелей в генотипе потомства при значительном "перемещении" сосны к югу, можно, в первую очередь, за счет создания фенологической (географической) изоляции от местной сосны.

ГЛАВА 7

ИСПЫТАНИЕ СПОНТАННОГО МЕЖГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПОТОМСТВА СЕВЕРНЫХ ЭКОТИПОВ СОСНЫ

Оценка семян северных экотипов сосны, выращиваемых в более южных условиях, методами ранней диагностики (по распределению всходов по числу семядолей), показала, что полученное при спонтанном опылении полусибсовое потомство может оказаться более устойчивым к неблагоприятным факторам среды, более быстрорастущим, чем чисто северные потомки. Однако наиболее надежным и достоверным является проверка семенного потомства по росту и выживаемости сеянцев и саженцев в питомнике и на лесокультурной площади. Она дает возможность не только оценить адаптационные характеристики потомства, но и уточнить регионы использования семян при их промышленной заготовке на лесосеменных плантациях, создаваемых клонами (семьями) северных экотипов сосны в более южных условиях.

Как уже отмечалось, при отсутствии фенологической изоляции сосны на ЛСП от естественного окружения, часть семян, особенно в первые годы, будет являться спонтанными гибридами "северных" и "южных" сосен. Есть мнения, что такая гибридизация весьма желательна, так как в гибридном потомстве можно рассчитывать на объединение выносливости и устойчивости северных сосен с высокой продуктивностью южных [86, 120, 194]. Считается, что белок семени и зародыш являются результатом слияния мужских и женских клеток, тогда как оболочка семени имеет генотип материнского дерева [40]. Поэтому первое поколение, полученное при скрещивании деревьев, произрастающих в разных районах, сочетает в себе родительские черты и дает новый генотип, обладающий лучшей способностью к росту, устойчивостью к холоду, засухе, сопротивляемостью к болезням [40, 242]. Установлено, что для внутривидовых гибридов сосны обыкновенной характерен аддитивный путь наследования [235, 236] и в гибридном потомстве преобладает материнский генотип [83, 120]. Причем доля влияния маточника составляет 75—77% и значительно превышает влияние опылителя [30, 151].

Рост и устойчивость внутривидовых гибридов, полученных в разных регионах в результате спонтанного и контролируемого опыления при

участии сосны разного географического происхождения, проверялись неоднократно [13, 83, 112, 19, 120, 123, 132, 191, 194, 225 и другие], но в большинстве случаев испытание проводилось в местах получения потомков, то есть на родине опылителя — отцовской популяции. Как правило, при выращивании на широте "южного" родителя сеянцы-гибриды занимают промежуточное положение по высоте [86, 120, 123, 161]. В отдельных случаях при скрещивании медленно растущих северных популяций с высокопродуктивными южными наблюдалось ускорение роста потомства [65, 86, 164]. Нередко гибридное потомство северных клонов не уступает по росту и резистентности сеянцам более южных происхождений [100]. Как правило, в раннем возрасте у гибридов проявлялись закономерности, характерные для материнских экотипов в географических культурах; особенности второго поколения начинали сказываться позднее [83, 132].

Эффект от скрещивания зависит от территориальной удаленности родительских пар [84, 123]. Значительное удаление материнских насаждений к северу от опылителя вызывает снижение прироста. По данным шведских ученых [84] прирост гибридов (северо- x южнотаежные провениенции) составляет 82% от южно-шведских сосен, а гибридов с участием среднетаежных сосен — 106%. По нашему мнению, для решения вопроса об использовании семян с ЛСП северных экотипов, часть которых при отсутствии фенологической изоляции от окружающих сосняков также будет иметь гибридное происхождение, наибольшее значение имеет испытание семенного потомства не только в местах произрастания сосны-опылителя, но и материнской популяции и на территории между ними.

Нами изучался рост потомства нескольких репродукций спонтанных гибридов сосны в различных регионах и пунктах Европейского Севера. Сеянцы выращивали в теплице и в открытом грунте. Посадочный материал использован для закладки серии испытательных культур потомств северных экотипов сосны в Мурманской и Архангельской областях. Характеристика опытных объектов приведена в главе 2. Во всех опытах в качестве контроля использовались сеянцы материнской ("северной") и отцовской ("южной") популяций, выращенные из семян, собранных в естественных насаждениях. Результаты, полученные при испытании гибридного потомства северных экотипов сосны на родине материнских и отцовских популяций, позволяют не только охарактеризовать рост и устойчивость сеянцев и сажанцев, но и проследить особенности наследования признаков и характер их проявления в потомстве в различных условиях произрастания. Гибридное потомство, полученное при спонтанном опылении географических рас, приобретает некоторые качества, свойственные и "северным" и "южным" популяциям; в разных условиях выращивания эти аллели могут проявляться по-разному.

Для оценки устойчивости гибридных особей в местах материнских северных популяций представляет интерес поставленный нами совместно с Е. Д. Манцевичем эксперимент по проверке наследуемости признаков в потомстве при спонтанной гибридизации географически сверхотдаленных родительских пар. В средней подзоне тайги (Архангельская область) в теплице, а затем на лесокультурной площади выращивались сеянцы из семян, собранных в географических культурах Белоруссии в климатах среднетаежной карельской и местной (минской) сосны. Опыление сосны в климатах происходило пыльцой местных сосняков белорусской популяции. Двухлетние теплические сеянцы, перезимовывавшие в открытом грунте, проявили различные адаптационные способности (табл. 35).

Таблица 35

Рост и развитие гибридных 2-летних сеянцев сосны из Белоруссии при выращивании в средней подзоне тайги (Архангельская область)

Происхождение материнских популяций (республика)	Высота, см $\bar{X} \pm m$	Диаметр, см $\bar{X} \pm m$	Длина хвои, см $\bar{X} \pm m$	Число хвои, шт.
Карелия	7,60±0,26	1,64±0,07	9,96±0,19	24
Белоруссия	9,06±0,25	1,84±0,05	7,14±0,21	40

Примечание: Различия существенны на 5% уровне значимости.

Меньшими размерами и развитостью ассимиляционного аппарата отличались гибриды, несущие в себе наследственность более медленно растущего климатипа из Карелии, родина материнского насаждения которого удалена от опылителя на 8° с. ш. По данным Е. Д. Манцевича [83] в 10-летних географических культурах и в их 4-летнем потомстве в Белоруссии этот вариант также отличался слабым ростом. После второй зимы почти все "южные" (белорусские) сеянцы сильно пострадали от мороза, видимо, из-за неудовлетворительной подготовки тканей к перезимовке. Их приживаемость на лесокультурной площади в условиях средней подзоны тайги составила 10%, в то время как у гибридов карельской и белорусской сосен — 89%.

Фенологические особенности гибридного потомства сосны

На адаптивную устойчивость сеянцев гибридного происхождения в различных местах их выращивания будет, прежде всего, оказывать влияние характер их фенологического развития — время распускания хвои, закладки почек, готовность к перезимовке и т. п. Меняются ли эти признаки, присущие популяции в определенных климатических ус-

ловиях, при скрещивании родительских пар разного географического происхождения? Насколько они контролируются генотипом? Изучение фенологических особенностей спонтанных гибридов северных экотипов сосны, полученных в географических культурах Архангельской области, проводилось нами совместно с И. И. Сизовым в условиях относительно контролируемого микроклимата теплицы и в открытом грунте.

При выращивании в **тепличных условиях** сроки наступления отдельных фаз развития однолетних сеянцев (сбрасывание семенной кожуры, образование хвои и др.) были одинаковыми как у автохтонных потомств, так и у гибридов. Различия, обусловленные происхождением, проявились при подготовке растений к перезимовке. У потомств автохтонной популяции из Мурманской области фазы окончания роста, закладки верхушечной почки, проявления устойчивой осенней окраски у однолетних сеянцев наблюдались на неделю раньше, чем у сеянцев, выращенных из гибридных семян. Из-за более позднего окончания роста общий период вегетации 1-летних гибридных сосенок оказался на 6—8 дней длиннее. Несмотря на опасения, и гибридные, и местные сеянцы перезимовали одинаково хорошо и были высажены на лесокультурную площадь.

В опытных посевах **открытого грунта** в условиях средней подзоны тайги (Архангельская область) спонтанные гибриды северных экотипов сосны сохранили генетически обусловленное раннее начало вегетации, характерное для их материнских насаждений. Распускание почек отмечено на 3—5 дней раньше, чем у среднетаежных сосен (табл. 36).

Таблица 36

Даты распускания хвои у двухлетних автохтонных и гибридных сеянцев северных экотипов сосны среднетаежной репродукции в условиях средней подзоны тайги (Архангельская область)

№ варианта	Происхождение материнских популяций		Фенологические фазы		
	область	северная широта, град.-мин.	начало роста побега	обособление почек брахибластов	распус- кание хвои
1-А	Мурманская	67°51'	21.05	29.05	9.06
2-А	Мурманская	67°00'	21.05	29.05	12.06
3-А	Архангельская	64°45'	25.05	2.06	12.06
А	Архангельская (естественное насаждение, опылитель)	62°54'	25.05	2.06	14.06

В осенний период у сеянцев проявилась четкая зависимость резистентности потомства к морозу в зависимости от удаления родины материнских насаждений к северу, что говорит о значительной наследуемости этого фактора. Однолетние сеянцы-гибриды (северо-х среднетаежные), несущие в генотипе аллель северной наследственности, оказались более устойчивы к раннему похолоданию, когда в конце второй декады августа температура воздуха снизилась до -3°C . В этот период растения еще не были полностью готовы к перезимовке. В результате резкого снижения температуры у среднетаежных сеянцев (отцовская популяция) более 90% растений получили повреждения морозом, что вызвало их значительный отпад на следующий год. Северотаежные сеянцы среднетаежной репродукции имели значительно меньше поврежденных особей (29—61%). Причем, чем севернее расположена родина материнской популяции, тем меньше доля поврежденных растений. Это говорит о более ранней подготовке к перезимовке и более полном вызревании почек сеянцев, несущих северную наследственную линию, которая сохраняется в их гибридно-географическом потомстве при опылении более южной сосной.

Таким образом, спонтанное гибридное потомство северных экотипов сосны, скрещенных со среднетаежной сосной, сохраняет раннее начало и окончание вегетации, характерное для их материнских популяций. В то же время, при улучшении условий произрастания (например, в теплице) их продолжительность вегетации может удлиняться по сравнению с исходной популяцией.

Рост сеянцев сосны в питомнике

При выращивании в условиях выровненного фитофона среды пленочных теплиц самые низкие показатели размеров и массы 1—2-летних сеянцев были у потомства мурманских сосен, самые высокие — у среднетаежных сосен, отличающихся более интенсивным ростом (табл. 37). Гибридные сеянцы занимают промежуточное положение. При выращивании тех же вариантов потомств в питомнике открытого грунта в средней подзоне тайги на широте $62^{\circ}54'$ с. ш. высота двухлетних сеянцев варьировала незначительно. Но все же было отмечено, что сеянцы северных экотипов, полученные из семян с участием в качестве опылителя среднетаежной сосны, в 90% случаев превосходили одно-возрастное потомство контрольного северотаежного варианта (Мурманская область) и в 70% случаев — автохтонные сеянцы среднетаежного происхождения.

Таблица 37

**Рост автохтонных и гибридных двухлетних сеянцев сосны
северных экотипов среднетаежной репродукции
(Мурманская область, теплица)**

№ вари- анта	Происхождение материнских популяций		Высота сеянцев		Диаметр стволика у шейки корня		Масса сеянца, абс. сух., г
	область (республика)	северная широта, град.-мин.	см	С, %	мм	С, %	
1-А	Мурманская	67°51'	24,1*	14,0	2,1	37,6	1,01
2-А	Мурманская	67°00'	24,7*	13,6	2,3	31,9	1,05
12-А	Карелия	66°22'	24,3*	17,8	2,1	31,6	1,14
А	Архангельская (естественное насаждение, опылитель)	62°54'	26,7*	17,1	2,3	33,2	1,22
М	Мурманская (естественное насаждение)	67°51'	18,8	16,5	2,2	29,4	0,93

Примечание: * — различия достоверны на 1% уровне значимости.

В гибридном потомстве было на 20—30% больше быстрорастущих особей (выше среднего на одно стандартное отклонение и более), чем в потомстве среднетаежных популяций и в 1,5—3 раза больше, чем в автохтонном потомстве из северной подзоны тайги. Более того, потомство экотипов мурманских сосен, скрещенных со среднетаежной популяцией, сохраняло более высокую устойчивость по сравнению с популяциями из средней подзоны тайги. Гибридные сеянцы имели самые высокие показатели грунтовой всхожести, приживаемости; выход однолетних сеянцев с 1 погонного метра строки (при близкой массе семян I класса качества) у них был на уровне или на 8—30% выше, чем у сеянцев из семян местной популяции, участвующей в опылении культур (табл. 38).

Таким образом, в возрасте 1—2 лет гибридные сосны северных экотипов среднетаежной репродукции занимают промежуточное положение по росту между потомством материнской ("северной") и отцовской ("южной") популяций. Они растут лучше, чем северное автохтонное потомство, сохраняя при этом генетически обусловленную северным происхождением более высокую устойчивость к факторам внешней среды.

**Результаты испытаний гибридного и автохтонного потомства
в средней подзоне тайги Архангельской области
(2-летние сеянцы сосны, открытый грунт)**

№ вари- анта	Происхождение материнской популяции		Масса 1000 шт. семян, г	Выход сеянцев с 1 пог. м стро- ки, шт.	Доля расте- ний, повреж- денных осен- ними замо- розками, %	Доля бы- строрасту- щих сеян- цев (выше $\bar{X} + \delta$), %
	область	северная широта, град.-мин.				
1-А	Мурманская	67°51'	5,1	148	28,9	15,4
2-А	Мурманская	67°00'	5,1	133	—	17,3
3-А	Архангельская	64°45'	5,1	120	60,8	14,7
А	Архангельская (естественное насаждение), опылитель	62°54'	5,0	110	90,9	12,5

**Выживаемость и рост потомства сосны
на лесокультурной площади**

Для проверки особенностей роста гибридных сеянцев сосны разного географического происхождения наибольший интерес представляет серия испытательных культур, заложенная под руководством и при непосредственном участии авторов в 1990 г. в трех пунктах Европейского Севера. Опытные культуры созданы посадочным материалом одного года репродукции и условий выращивания. Двухлетние сеянцы выращены в теплице Ковдозерского лесхоза из семян, полученных при спонтанном опылении в географических культурах Архангельской области. Посадки созданы в Мурманской области (Кольский и Ковдозерский лесхозы), на широте 69°08' с. ш. и 66°47' с. ш. соответственно и в Архангельской области (Плесецкий лесхоз) на широте 62°54' в близких лесорастительных условиях (тип леса брусничный, черничный). В качестве контроля в опытной серии культур использованы сеянцы, выращенные из семян архангельской и мурманской популяций. В каждом пункте испытания был представлен одинаковый набор вариантов (табл. 39), что позволило провести сравнение роста потомства на различной географической широте и соотнести его с потомством материнской и отцовской популяций, испытывающих на себе влияние факторов внешней среды того же уровня. Приживаемость культур после посадки во всех пунктах испытания была довольно высокая (59—94%) и обеспечила достаточное количество растений каждого варианта для последующих наблюдений.

**Рост автохтонного и гибридного потомства северных экотипов сосны среднетаежной репродукции
в 5-летних испытательных культурах в Мурманской и Архангельской областях**

№ вари- анта	Происхождение материнской популяции		Мурманская область						Архангельская область		
			Кольский лесхоз, 69°08' с. ш.			Ковдозерский лесхоз, 66°47' с. ш.			Плесецкий лесхоз, 62°54' с. ш.		
	область (республика)	северная широта, град.-мин.	Высота		Ранг по высоте	Высота		Ранг по высоте	Высота		Ранг по высоте
			$\bar{X} \pm m_x$, см	t		$\bar{X} \pm m_x$, см	t		$\bar{X} \pm m_x$, см	t	
1-А	Мурманская	67°51'	40±1,8	1,41	3	41±1,7	2,10*	3	49±2,2	1,8	4
2-А	Мурманская	67°00'	42±1,6	2,53*	2	42±1,6	2,53*	2	58±2,6	0,83	1
12-А	Карелия	66°22'	44±2,0	2,97*	1	46±1,8	3,97*	1	50±2,7	1,36	3
А	Архангельская (естественное насаждение, опылитель)	62°54'	38±1,6	0,79	4	39±1,7	1,62	4	55±2,5	—	2
М	Мурманская (естественное насаждение)	67°51'	36±1,7	—	5	35±1,8	—	5	29±2,1	4,9	5

Примечание: * — данные достоверны на 5-процентном уровне значимости

При выращивании на родине **материнских популяций** в условиях Крайнего Севера в 5-летнем возрасте саженцы-гибриды имеют наибольшие размеры по сравнению с автохтонными потомками северо- и среднетаежной сосны. В большинстве случаев их высота достоверно (на 5% уровне значимости) отличается от контрольного северотаежного варианта. Сосна из средней подзоны тайги при выращивании в Мурманской области снижает свой рост и незначительно превышает по высоте местную сосну. В первые годы после посадки на лесокультурную площадь наибольшей интенсивностью ежегодного прироста отличалось именно среднетаежное потомство сосны отцовской популяции. Величина годичного прироста у саженцев из Архангельской области была на 23% больше, чем у северотаежного потомства сосны, и на 11—30% больше, чем у полусибирского потомства северотаежных сосен, полученного в средней подзоне тайги. Однако к 5-летнему возрасту культур наблюдалось перераспределение рангов по приросту в высоту. Среднетаежное потомство значительно (на 13—20%) снизило интенсивность прироста в высоту по сравнению с гибридными саженцами, у которых, наоборот, отмечено усиление годичного прироста в 1,5—2 раза. Прирост в высоту у 5-летних саженцев-гибридов на уровне или выше, чем у автохтонных северных потомков сосны.

Ранее, при исследовании роста географических культур в Мончегорском лесхозе Мурманской области установлена аналогичная закономерность; среднетаежное потомство сосны менее устойчиво и отличалось более низкой интенсивностью роста при перемещении в суровые условия Крайнего Севера [57, 109, 110, 177].

При испытании саженцев-гибридов на родине **отцовской популяции** в условиях средней подзоны тайги замечено, что в 5-летних посадках они растут на уровне потомств среднетаежной популяции (различия не существенны), но значительно лучше, чем саженцы северотаежной автохтонной популяции из Мурманской области (см. табл. 39). Различия по высоте с сосной из крайнесеверных районов достигали 1,8—2 раз. Аналогичная закономерность сохраняется и по диаметру стволика, количеству почек в мутовке, размеру верхушечной почки, длине хвои (табл. 40).

Близкие результаты получены Н. В. Улисовой в дочерних географических культурах в Вологодской области (южная подзона тайги). В 4—5-летнем возрасте культур лучший рост по сравнению с местными имели спонтанные гибриды архангельских и карельских среднетаежных сосен южно-таежной репродукции. В большинстве случаев различия достоверны на 5% уровне значимости.

В серии испытательных культур, заложенных в северной и средней подзонах тайги, стабильно более интенсивным ростом и габитусом отличается гибридное потомство кандалакшской сосны среднетаежной репродукции. Эти саженцы имеют большое количество особей с правой

изомерией осевого побега (88%), чем у потомств других происхождений в опыте. Нами установлено, что особи, имеющие правую измерию побега, опережают в росте саженцы с левой изомерией. Коэффициент корреляции между ростом растений и диссимметрией осевого побега равен 0,72 — 0,78 при $t = 3,4 — 4,5$. Различия по приросту в высоту у особей с различной изомерией хвои на осевом побеге могут достигать 40%. Эту морфологическую особенность популяций следует учитывать при отборе маточников при создании лесосеменных плантаций.

Таблица 40

Показатели роста и развития автохтонного и спонтанного гибридного потомства сосны северных экотипов среднетаежной репродукции в 5-летних испытательных культурах средней подзоны тайги Архангельской области

№ варианта	Происхождение материнской популяции		Высота, см $\bar{X} \pm m_x$	Диаметр, мм $\bar{X} \pm m_x$	Длина хвои, см $\bar{X} \pm m_x$	Количество почек в мутовке, шт.	Длина верхушечной почки, см
	область (республика)	северная широта, град.-мин.					
1-А	Мурманская	67°51'	49±2,2	1,2±0,1	4,0±0,11	3	0,7
2-А	Мурманская	67°00'	58±2,6	1,3±0,1	4,2±0,12	4	0,7
12-А	Карелия	66°22'	50±2,7	1,0±0,1	4,0±0,11	3	0,6
А	Архангельская (естественное насаждение, опылитель)	62°54'	55±2,5	1,4±0,1	4,5±0,12	4	0,7
М	Мурманская (естественное насаждение)	67°51'	39±2,1	1,1±0,1	3,0±0,10	2	0,5

Выращивание автохтонного и гибридного потомства сосны в географически разных пунктах испытания, отличающихся различным уровнем адаптационных, и, прежде всего, климатических условий, позволило провести оценку их экологической стабильности по методу Эберхарта и Рассела [135], основанном на оценке регрессии продуктивности по среде. За показатель оценки был принят прирост по высоте. Потомство автохтонных маргинальных популяций, расположенных севернее 67° с. ш., и межгеографические гибриды, полученные от скрещивания с ними среднетаежной сосны, имеют наименьшую экологическую стабильность (варианта стабильности S^2 равна 0,62—0,54). Видимо, здесь сказывается сильное влияние материнской популяции, которое не нивелируется за-

метной долей влияния отца-опылителя. По крайней мере, следует обратить внимание и признать обнадеживающим тот факт, что отдаленная межгеографическая гибридизация не вызвала снижения экологической стабильности спонтанного потомства относительно автохтонных материнских популяций. Потомство северотаежных сосен, материнские популяции которых расположены южнее 67° с. ш., полученное при спонтанном опылении пылью среднетаежной сосны, в раннем возрасте культур отличается более высокой экологической стабильностью адаптационных свойств (варианса экологической стабильности S^2 равна 0,06—0,11). Оно легко приспосабливается к условиям внешней среды, вероятно, за счет меньшего влияния отца-опылителя и большей сбалансированности в потомстве аллелей материнского и отцовского генотипов.

Нами изучены 8-летние испытательные культуры в Корткеросском лесхозе Республики Коми, представленные межгеографическими спонтанными гибридами северотаежной сосны среднетаежной репродукции. В опыте испытывается три варианта гибридного потомства и два варианта потомства автохтонных популяций, выступающих в качестве опылителей — из Плесецкого лесхоза Архангельской области и Корткеросского лесхоза Республики Коми. В 11-летнем биологическом возрасте отстает в росте автохтонная сосна плесецкой популяции из западной части средней подзоны тайги, которая, видимо, снижает рост из-за более континентальных условий произрастания в условиях Республики Коми. Полу-сибсовое потомство северотаежных сосен среднетаежной репродукции имеет высоты на уровне одновозрастной сосны (табл. 41). Эта закономерность сохраняется и по приростам за последние годы. Анализ хода роста культур показал, что ранговое положение различных вариантов по высоте стабильно сохранялось после посадки семян на лесокультурную площадь. В настоящее время гибридные сеянцы, полученные от скрещивания популяций сосны, отстоящих друг от друга на 5° с. ш. по сетке координат, превосходят контроль на 6—7,5% по высоте. При сближении территорий исходных популяций до 3° с. ш., различия по высоте сглаживаются. Сеянцы-гибриды имеют более интенсивный рост по диаметру, по сравнению с автохтонными соснами, различия достигают 16%. При этом они сохраняют присущую среднетаежным популяциям предрасположенность к образованию в среднем 5 боковых веток в мутовке. Сосна всех вариантов отличается прямоствольностью.

Особый интерес с точки зрения наследования признаков представляет сравнение роста гибридного потомства сосны с культурами автохтонного происхождения тех же климатипов, произрастающих в местах расположения материнских и отцовских популяций, участвующих в скрещивании. Такое сравнение было сделано по результатам обследования географических культур близкого возраста в Республике Коми [107]. Характе-

Таблица 41

**Рост и развитие 11-летнего полусибового и автохтонного потомства сосны обыкновенной
в испытательных культурах Корткеросского лесхоза Республики Коми ($t_{0,05}=2,01$)**

Происхождение исходных популяций		Диаметр на 0,1 м. см		Высота, м		Прирост в высоту, среднее за 3 года, см		Количество веток в мутовке, шт	
материнская	отцовская	$\bar{X} \pm m_x$	t	$\bar{X} \pm m_x$	t	$\bar{X} \pm m_x$	t	$\bar{X} \pm m_x$	t
Мурманская 67°51'	Архангельская 62°54'	3,55±0,15	2,7	1,94±0,07	0,8	29,65±0,23	0,03	5,3±0,1	2,0
Мурманская 67°51'	Коми 61°41'	3,69±0,09	4,7	2,13±0,08	1,3	30,91±0,34	2,7	5,0±0,1	0,1
Архангельская 64°54'	Коми 61°41'	3,38±0,09	4,7	1,96±0,07	0,4	29,80±0,25	0,10	5,0±0,1	0
Архангельская 64°54'	Архангельская 64°54'	3,25±0,09	1,4	1,80±0,06	2,5	28,45±0,22	3,9	5,0±0,1	0
Коми 61°41'	Коми 61°41'	3,06±0,10	—	2,00±0,06	—	29,76±0,25	—	5,0±0,1	—

ристика роста гибридов среднетаежной репродукции в сравнении с одновозрастным потомством автохтонных популяций соответствующего происхождения в географических культурах приведена в табл. 42. Для одних и тех же климатипов в культурах первого и второго поколения были рассчитаны показатели относительной успешности роста (Q), как разница в высотах относительно местного (контрольного) варианта в опыте, выраженная в единицах стандартного отклонения [228]. Применение относительных показателей позволяет проводить сравнение опытов разного возраста, заложенных в различных условиях местообитаний. Селекционный эффект конкретной комбинации скрещивания определяли как абсолютную разницу в относительных показателях успешности роста гибридного и автохтонного потомства. Он показывает величину увеличения или снижения роста гибридов по сравнению с потомством материнской популяции в данном пункте произрастания.

Таблица 42

Сравнительная характеристика роста в высоту 11-летнего гибридного и автохтонного потомства сосны в культурах 1 и 2 генерации в Корткеросском лесхозе Республики Коми

Происхождение материнских насаждений		Высота, м, в культурах генерации		Показатель Q в культурах генерации		Селекционный эффект ($Q_2 - Q_1$)
область, (республика)	град.-мин. с. ш.	1	2	1	2	
Мурманская	67°51'	0,90	1,94*	-2,18	-0,50	+1,68
Мурманская	67°00'	0,93	2,13*	-2,10	+1,09	+3,19
Архангельская	64°45'	1,36	1,96*	-0,86	-0,34	+0,52
Архангельская	62°54'	1,54	1,80	-0,34	-1,68	-1,34
Коми	61°41'	1,66	2,00	—	—	—

* гибридное потомство

Для потомства автохтонных популяций северных экотипов сосны при выращивании в условиях Республики Коми характерны отрицательные показатели относительной успешности роста по сравнению с местным климатипом. Эффект снижения роста закономерно усиливается по мере удаления родины климатипа от пункта испытания. Скрещивание медленноно растущих северотаежных популяций сосны со среднетаежными существенно меняет характер роста потомства. Наибольший селекционный эффект от скрещивания в опыте показала сосна с южной части

Мурманской области (опылитель — популяция из Республики Коми). Показатель селекционного эффекта почти в 2 раза выше, чем у гибридов сосны мончегорской и плесецкой популяций. Эффект от гибридизации северотаежной и среднетаежной сосен, родина которых расположена в пределах 3° с. ш. значительно ниже (+0,52).

При сравнительной оценке потомства автохтонных популяций и полусибсовых гибридных сосен в питомнике и в испытательных культурах, заложенных вблизи места расположения материнской и отцовской популяций и на территории между ними, выявляются следующие закономерности:

1. Полусибсовое потомство северных экотипов сосны, скрещенной со среднетаежной популяцией, в значительной мере сохраняет присущий материнской популяции ритм сезонного развития. Сроки распускания хвои, закладки верхушечных почек находятся под генетическим контролем. Длина вегетационного периода потомств нивелируется условиями произрастания растений.

2. Гибридное полусибсовое потомство северных экотипов сосны среднетаежной репродукции в условиях Крайнего Севера растет лучше местных сосен и отличается большей стабильностью прироста по сравнению с саженцами из средней подзоны тайги.

3. При выращивании в средней подзоне тайги саженцы-гибриды не уступают по росту и габитусу местной сосне, и нередко превосходят ее.

4. Чем севернее местоположение материнской популяции, тем большим уровнем сохранения генетических особенностей роста обладает популяция. Наиболее высоким уровнем генотипического наследования материнских признаков обладает самая северная в опыте популяция из Мончегорского лесхоза Мурманской области.

Основываясь на этих закономерностях, можно сделать предварительные выводы о возможности применения семян в зависимости от дальности переброски клонов (семей) при создании лесосеменных плантаций северных экотипов сосны. Использование семян определяется генетическим составом посевного материала [222], который будет зависеть, прежде всего, от наличия или отсутствия фенологической изоляции плантации с окружающими сосняками, а также от обеспеченности ее собственной фоновой пылью. Следует помнить, что часть семян на ЛСП северных экотипов сосны, создаваемых в более южных условиях в пределах таежно-лесной зоны, почти всегда будет образовываться за счет спонтанной гибридизации с местной сосной из-за ее повсеместного распространения. С возрастом плантации доля своей пыли будет возрастать, генетическая ценность семян — повышаться. По мнению ряда авторов [52] пыльца близлежащих деревьев при опылении является приоритетной. Однако даже на плантациях старших возрастов присутствует пыльца окружающих их сосняков [219].

Однозначного мнения по использованию семян, полученных при наличии эффекта гибридизации на лесосеменных плантациях такого типа, пока не может быть из-за малого возраста испытательных культур. Финские ученые [233] рекомендуют использовать семенной материал с лесосеменных плантаций северофинских сосен (расположенных на юге Финляндии) для лесовосстановления в зоне между родиной плюсовых деревьев и местонахождением плантаций и в районах немного южнее этой зоны. Учитывая огромную территорию России и стремление лесоводов добиться максимального повышения качества семян за счет все более южного размещения плантаций, следует сохранять предложенные нами ранее [110] критерии дальности переброски семей (клонов) для создания лесосеменных плантаций северных экотипов и использовать их для установления коридора возможного использования семян.

При создании ЛСП северных экотипов путем перемещения семей (клонов) более, чем на 8° с. ш. к югу следует оговорить жесткое ограничение в плане создания полной фенологической изоляции плантации. Даже часть гибридных семян при возврате в суровые условия Севера страны может значительно расщатать генотипы популяции. При обеспечении полной фенологической изоляции семена имеют северную наследственность и их можно без опасения возвращать в места произрастания материнских популяций и близкие к ним территории.

При создании ЛСП северных экотипов с перемещением клонов (семей) в пределах 8° с. ш. к югу, когда не удастся достичь фенологической изоляции от пыльцы местной сосны, большое значение имеет происхождение материнских популяций, то есть их потенциальная экологическая стабильность, передаваемая путем аддитивного наследования. На таких плантациях необходимо увеличивать долю "своей" пыльцы за счет введения клонов (деревьев) опылителей.

Целесообразно для создания лесосеменных плантаций с использованием самых северных популяций из Мурманской, Архангельской областей, Республики Коми, расположенных севернее 66° с. ш. или вблизи этой параллели, клоны (семьи) перемещать не более, чем на 3° с. ш. к югу. Полученное потомство будет наиболее ценным в генетическом отношении для возврата его на родину материнской популяции. ЛСП северных экотипов с использованием более южных по расположению северотаежных популяций (южнее 66° с. ш.) можно размещать с большей дальностью переброски клонов (семей) — до 8° с. ш. между материнской и отцовской популяциями. Семенное потомство таких плантаций допускается использовать на территории между исходной популяцией и местом закладки ЛСП.

ГЛАВА 8

РОСТ СЕВЕРНЫХ ЭКОТИПОВ СОСНЫ НА ЛЕСОСЕМЕННОЙ ПЛАНТАЦИИ В НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Вопросы гибридизации (скрещивание южных и северных) сосен и создание специализированных гибридизационных плантаций для получения семян обсуждались в научной литературе уже давно [40, 84, 86, 120, 121, 242]. О возможности ускоренного получения качественных семян для северных регионов страны на ЛСП, созданных в более южных районах, впервые заявили В. И. Долголиков, А. А. Мордась, Л. П. Богомаз и др. [46], опубликовавшие в 1986 г. первые рекомендации, давшие толчок к более серьезному подходу к проблеме северных экотипов как со стороны Министерства лесного хозяйства, так и научно-исследовательских институтов. Именно эти рекомендации положили начало закладке первой производственной, во многом пробной, ЛСП мурманских экотипов сосны в более южных климатических условиях. Такая плантация создана в 1986 г. по приказу Министерства лесного хозяйства совместно с Нижегородским и Мурманским ЛХТПО в Семеновском лесхозе Нижегородской области. В настоящее время она является, пожалуй, единственной производственной плантацией такого типа и одновременно уникальным объектом исследований роста прививок и особенностей семеношения при столь отдаленных "перемещениях" клонов сосны (более 10° с. ш.).

Черенки для плантации были заготовлены с 10 плюсовых деревьев в Ковдозерском лесхозе Мурманской области. Деревья отобраны сотрудником АИЛиЛХ И. И. Сизовым и произрастают в одной микропуляции Зеленоборского лесничества. Тип леса сосняк чернично-брусничный, полнота 0,9, насаждение III класса возраста. Прививки проведены силами Семеновской семеноводческой станции на однолетние сеянцы нижегородского происхождения методом сердцевинной на камбий с доразвиванием в теплице в течение одного года. Плантация заложена на вырубке из-под сосняка брусничного, со слабо выраженным понижением (1—2°) к центру участка. Почвы сильноподзолистые, глубоко-контактно-глееватые, по механическому составу супесчаные. Почвообразующие породы — водно-ледниковые отложения, подстилаемые с

40—138 см суглинистой мореной. Двучленные насосы обуславливают застой влаги в пониженной части участка. Редкие мелиоративные каналы, проведенные здесь, не справляются с отводом воды, поэтому временное подтопление продолжается нередко до середины лета. Травянистый покров представлен злаками, иван-чаем, зверобоем. Подготовка почвы включала в себя корчевку, расчистку, планировку и дискование участка. Размещение прививок на плантации рядовое, 6х8 м (208 растений на га). Площадь ЛСП — 4 га.

Приживаемость саженцев на ЛСП в 1987 г. составила 92,6%. Весной этого же года проведено дополнение ЛСП прививками местных (нижегородских) плюсовых деревьев. В последующие годы отпад продолжался. Сохранность растений в 1991 г. в среднем на плантации составила 60,5%. Самая высокая сохранность у клона № 5, она составляет 78,0%, что на 15% больше, чем средняя по ЛСП. Самая низкая у клона № 20—45,5%. В течение 1986—1991 гг. на ЛСП проводились уходы в междурядьях, вырубка поросли в рядах. Непосредственно за прививками уходы не проводились. В результате, различия в силе роста привоя (мурманской медленнорастущей сосны) и подвоя (нижегородского климатипа), отличающегося более интенсивным приростом, обусловили разную выживаемость прививок. У части деревьев привой погиб из-за полной несовместимости с подвоем, у части деревьев — значительно угнетен. Однако ряд особей имеют хорошо развитую прививку, нередко обгоняющую в росте подвой. Детальное обследование каждого отдельного дерева на плантации [12, 14] позволило выделить три селекционные категории деревьев в зависимости от степени состояния прививки.

1 категория. Особи с "замещенной" прививкой

Доля этой категории деревьев составила 38,2% растений от общего числа сохранившихся на ЛСП. Это особи, у которых наблюдается замещение привоя мурманского происхождения боковой веткой подвоя нижегородской сосны, расположенной ниже места прививки. Это могло произойти в том случае, если при проведении прививки не были удалены мутовчатые ветки сеянца или за счет развития сильного побега из боковых почек после прививки. Такие деревья имеют большой диаметр у шейки корня (4—6 см), высоту 1,5—2,0 м, шаровидную (кустистую) форму кроны. Кустистая форма кроны образуется, видимо, из-за того, что формирование дерева идет за счет боковой ветки, замещающей осевую. Такое строение габитуса кроны наблюдается не только в случае отмирания мурманского (северного) привоя, но и местного, на ЛСП местных плюсовых деревьев.

В пределах этой категории деревьев выделяются две группы особей: а) особи с полностью погибшей мурманской прививкой. Привой погиб

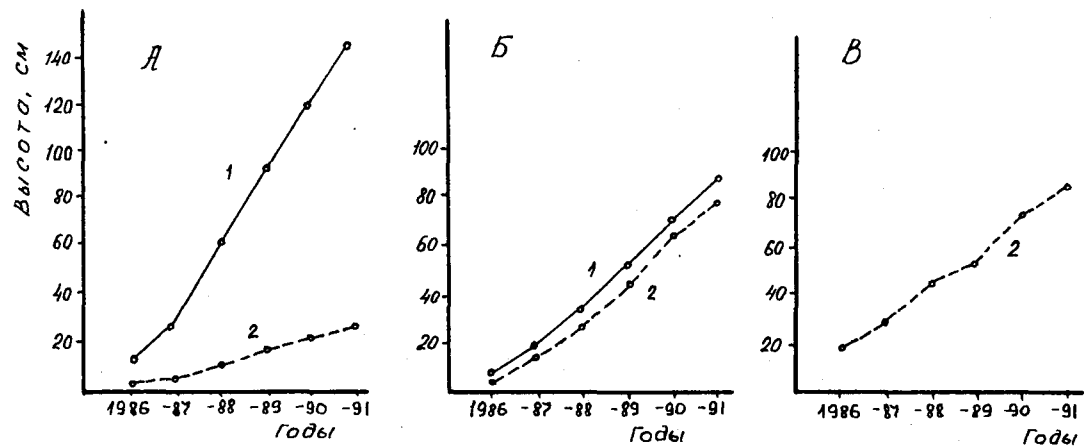


Рис. 9. Рост в высоту 6-летних прививок сосны на плантации в Нижегородской области
1 — подвой, 2 — привой

на 2-й — 3-й годы после прививки. На отмершей ветке привоя нередко сохраняются шишки (например, урожая 1988 г.). Прирост привоя в эти годы составлял 1—2 см в год. Как правило, в первую очередь погибли прививки, сделанные тонкими черенками, диаметром не более 2 мм; б) особи с плагиотропной угнетенной мурманской веткой (прививкой). Южный подвой значительно опережает по росту привой уже в первые годы после прививки (рис. 9). Годичный прирост привоя составлял в среднем 5 см в год, тогда как у нижегородской сосны в 4—6 раз больше. Следовательно, угнетение привоя более сильным подвоем произошло уже в первые годы после прививки, видимо, из-за их несовместимости и разной силы роста. В настоящее время ветвь мурманского происхождения (привой) сильно угнетена, расположена горизонтально и находится под пологом сильного южного подвоя. Диаметр ее составляет 4—6 мм (в то время как диаметр у подвоя — 4—6 см), длина колеблется от 30 до 80 см.

В 1991 году высота особей с "замещенной" прививкой составила в среднем 167—144 см, соответственно для категории а и б. Заметно влияние прививки на корнесобственную часть растения. Существующий привой мурманского происхождения, даже находясь в угнетенном состоянии, снижает интенсивность роста нижегородской сосны. Такая прививка, несмотря на то, что находится в жизнеспособном состоянии, не может быть восстановлена, обречена на гибель и полное замещение нижегородским подвоем. Особи этой категории лесоводственным уходам не подлежат и требуют проведения пере(до)прививки черенками соответствующего клона для восстановления их доли в балансе ЛСП.

II категория. Смешанная прививка с хорошо развитым привоем

На долю таких прививок приходится 23,4% от сохранившихся растений на плантации. Деревья этой категории имеют хорошо развитый мурманский привой и нижегородский подвой в виде ортотропных и плагиотропных ветвей. Место прививки хорошо заметно. Сильное развитие боковых побегов подвоя происходит, как правило, за счет почек, образующихся на следующий год после прививки. Средняя высота таких деревьев 1 м, диаметр у шейки корня 2—4 см. Хорошо развитая прививка мурманской сосны снижает интенсивность роста южного подвоя, высота его на 46—70 см меньше, чем у особей I категории (подвоя с погибшим или угнетенным привоем). Крона таких деревьев часто шаровидная за счет развитых боковых веток нижегородского подвоя. Подвой и привой таких деревьев хорошо отличается морфологически. Северный привой имеет характерные красновато-коричневые, цилиндрические, вытянутые почки с короткими вершинами. Они значительно длиннее, чем у нижегородской сосны. Не исключено, что в августе, когда проводились наблюдения, почки тронулись в рост второй раз.

Хвоя ярко-зеленого цвета, число веток в мутовке 3—4 шт., прививки нередко "плодоносят". Первое семеношение отмечено в 1988 г. Нижегородский подвой имеет желтоватые почки с вытянутыми веретенообразными окончаниями, серебристую, более длинную хвою. Длина хвоинки нижегородской сосны на 20—25% больше, чем у северного привоя и колеблется от 47 до 67 мм. Число веток в мутовке — 5—7 шт.

В пределах этой категории выделяются особи по степени развития привоя и подвоя:

а) хорошо развитая прививка с ортотропными ветками подвоя. Деревья с хорошо развитой прививкой северной сосны, нередко имеющей высоту, равную подвою (табл. 43).

Таблица 43

Показатели роста 6-летних прививок сосны на лесосеменной плантации мурманских экотипов в Нижегородской области (по категориям прививок)

Показатели	Компоненты	Особь с "замещенной" прививкой		Смешанная прививка		Мурманская прививка	Среднее по ЛСП
		подвой с погибшим привоем	подвой с плагиотропной угнетен. мурм. прививкой	мурманская прививка с ортотропными ветками подвоя	мурманская прививка с плагиотропными ветками подвоя		
Количество деревьев, %		21,1	17,1	10,2	13,2	38,4	100,0
Высота, см	подвой	167,4	144,1	98,0	—	—	129,0
	привой	—	—	93,4	121,3	95,7	—
Диаметр, у ш. к., см	подвой	5,5	4,3	2,3	3,6	2,4	3,6

- Интенсивность роста привоя и подвоя после прививки почти одинакова. Годовой прирост составляет около 20 см. Веток подвоя — от 1 до 3 шт. Они образовались за счет боковых почек в первый год после прививки, имеют вертикальное развитие и в случае снижения интенсивности роста прививки (что возможно в результате начала репродукции мурманской сосны) могут заменить главный побег (прививку). За такими прививками необходим первоочередной уход, который будет заключаться в удалении веток подвоя и позволит повысить их жизнеспособность;

б) мурманская прививка с плагиотропными ветками подвоя. Развитие веток подвоя у таких особей произошло за счет спящих боковых почек

подвоя, как правило, через 2 года после прививки. Ветки достаточно сильные, жизнеспособные, но расположены горизонтально. Мурманский привой занимает доминирующее положение. Влияние привоя на подвой проявилось прежде всего на росте деревьев в высоту. Высота этой категории на 20 см больше, чем деревьев, имеющих ортотропные ветки подвоя. У прививок с наиболее толстыми, длинными ветками, в случае снижения интенсивности роста мурманской сосны, возможна замена лидерного подвоя, который со временем может занять ортотропное положение. Такие особи подлежат уходу: у них необходимо удалить боковые ветки подвоя.

III категория. Мурманские прививки

На долю таких деревьев приходится 38,4% от сохранившихся растений на плантации. Особи этой категории имеют нормально развитый мурманский привой. Высота их 0,5—1,5 м, диаметр у шейки корня 1—5 см. Крона узкая, почки красновато-коричневые, хвоя ярко-зеленая. Число веток в мутовке 3—4 шт. Эти прививки нередко "плодоносят". Место прививки хорошо заметно. У некоторых растений этой категории в нижней части ствола (ниже места прививки) имеются плагиотропные ветки подвоя, чаще угнетенные, короткие, не представляющие опасности для жизнедеятельности привоя. При последующих уходах они подлежат удалению. Отсутствие конкурентного влияния между подвоем и привоем у особей этой категории не привело к заметному увеличению прироста мурманских сосен, они имеют наименьшую среднюю высоту среди деревьев разных категорий. Однако изменчивость их высот достаточно велика (37—177 см), что, возможно, связано с микроэкологическими условиями участка. Представленность деревьев различных категорий по клонам неодинакова. Так, клоны 5, 17, 18, 20 имеют более 50% мурманских особей от общего числа сохранившихся прививок. Причем, у клона 20 количество деревьев, выделенных в категорию мурманских прививок, в 1,5 раза больше, чем в среднем по ЛСП. Это позволяет судить о высокой совместимости черенков этих плюсовых деревьев с южным (нижегородским) подвоем. Можно также предположить, что эти клоны обладают более высокой энергией роста. В то же время клоны 9 и 14 обладают низкой совместимостью с прививкой. У них самый высокий процент деревьев, выделенных нами в категорию растений с "замещенной" прививкой, и самое низкое число сохранившихся мурманских прививок.

Первое единичное семеношение мурманских клонов отмечено на третий год после прививки. На 6-летней плантации доля семеносящих деревьев составляла от 9 до 59% у разных клонов. Наибольшее количество семеносящих деревьев отмечено у клонов 5 и 17 (56—59% от общего числа особей с мурманскими прививками). Наиболее слабое

"цветение" — у клонов 14 и 15 (9—11%). Прививки клона 9 не образовали макростробилов совсем. Обследование этого материнского плюсового дерева показало отсутствие на нем женского "цветения". По-видимому, это дерево является мужским, а улучшение условий произрастания не изменило типа сексуализации дерева. В раннем возрасте прививок наблюдается сохранение полового диморфизма северных сосен, даже при перенесении их на 10° с. ш. к югу. Это позволяет говорить о том, что тип сексуализации деревьев находится под сильным генетическим контролем генотипа. Такие деревья нецелесообразны к переноске с целью получения семян. Однако возможно их использование для введения на ЛСП в качестве клонов-опылителей.

Среднее количество шишек и завязи на 1 дереве пока невелико (1—5 и 3—14 шт. соответственно). Однако уже в раннем возрасте на плантации выделяются клоны, наиболее отзывчивые на улучшение климатических условий — 5, 17, 18. У отдельных особей этих клонов насчитывается по 30—55 завязей на одном дереве. В то же время одновозрастные местные нижегородские прививки плюсовых деревьев не "плодоносят".

Своей (северной) пыльцы на ЛСП нет, т. к. микростробилы на прививках пока не образуются. Опыление макростробилов происходит пылью близлежащих сосняков нижегородского климатического типа. Следовательно, семена, полученные на этой ЛСП, являются гибридными (мурманский х нижегородский). Наличие шишек и полнозернистых семян у мурманских прививок свидетельствует о том, что "перемещение" сосны лапландской на 10° с. ш. к югу не приводит к полной фенологической изоляции северных экотипов. Морфометрические характеристики шишек и семян приведены в табл. 44. По длине шишки мурманских прививок колеблются от 3 до 4 см, по диаметру — от 1,6 до 2,2 см. В целом, они несколько мельче и легче шишек местной сосны с близлежащей 16-летней плантации (контроль).

У большинства испытываемых клонов на ЛСП выход полнозернистых семян и их масса близки и нередко выше, чем у местной сосны, и значительно превосходят эти показатели у автохтонных мурманских популяций. Обращает на себя внимание клон 20, шишки которого по размерам и массе не уступали нижегородской сосне, а по массе 1000 шт. семян за 2 года исследований значительно превосходили местную сосну.

Таким образом, обследование прививок северных экотипов сосны на ЛСП в Семеновском спецлесхозе Нижегородской области позволило сделать ряд выводов, которые необходимо учитывать при разработке рекомендаций по созданию лесосеменных плантаций подобного типа.

Таблица 44

Морфометрическая характеристика шишек и семян мурманских экотипов сосны на ЛСП
в Нижегородской области (в числителе — 6-летние прививки, в знаменателе — 7-летние)

№ клона	Длина шишки		Ширина шишки		Масса одной шишки в свежем состоянии, г.	Выход семян из одной шишки, шт.		Масса 1000 шт. семян, г.
	$X \pm m_x$, мм	С, %	$X \pm m_x$, мм	С, %		всего	в т. ч. полных	
5	$32 \pm 0,6$	8,2	$20 \pm 0,4$	5,9	$4,63$	19	18	6,37
	$34 \pm 1,2$	22,1	$21 \pm 0,6$	18,4	$6,13$	20	18	5,09
8	$31 \pm 0,8$	12,5	$16 \pm 0,5$	41,7	—	17	14	6,21
	$36 \pm 1,9$	22,7	$21 \pm 0,9$	17,5	6,26	19	18	7,18
14	— —	—	— —	—	—	—	—	—
	$24 \pm 1,3$	27,1	$16 \pm 0,6$	20,2	4,07	15	13	5,24
16	$32 \pm 0,7$	11,9	$18 \pm 0,4$	12,5	4,03	23	20	6,07
	$33 \pm 1,0$	15,0	$21 \pm 0,4$	9,3	5,96	19	17	6,37
17	$29 \pm 0,7$	15,9	$17 \pm 0,3$	12,9	3,48	—	—	—
	$31 \pm 0,9$	22,5	$20 \pm 0,4$	14,5	5,79	16	15	6,57
18	$30 \pm 1,8$	26,5	$20 \pm 0,8$	17,6	4,33	19	17	6,65
	$32 \pm 0,9$	11,0	$21 \pm 0,5$	8,6	6,05	28	27	5,52
19	$35 \pm 1,9$	12,0	$17 \pm 3,2$	44,0	4,93	—	—	6,46
	$29 \pm 1,1$	13,5	$20 \pm 0,5$	9,3	4,82	25	22	6,07
20	$41 \pm 1,1$	7,7	$21 \pm 0,6$	8,4	6,24	28	27	8,89
	$42 \pm 2,2$	10,8	$24 \pm 0,5$	3,7	9,06	35	34	7,78
контроль (местная)	$38 \pm 1,1$	22,4	$20 \pm 0,4$	8,6	6,35	15	14	5,57
	$38 \pm 0,4$	11,6	$22 \pm 0,2$	9,2	7,64	17	16	6,35

1. При прививке черенков северных экотипов сосны на подвой южного происхождения наблюдается значительная несовместимость прививок из-за разницы в интенсивности роста компонентов. Часть черенков северного происхождения гибнет в первые годы после прививки, другие — заглушаются побегами, развивающимися из боковых почек подвоя. Без уходов по формированию кроны доля северных прививок составила 18—77% от общего числа деревьев разных клонов. Видимо, для снижения несовместимости и повышения качества прививок целесообразно использовать в качестве подвоя сеянцы северного происхождения. При проведении прививок северных черенков на подвой южного происхождения необходимо отбирать слабоветвящиеся сеянцы, проводить обрезку мутовок и ежегодные уходы за особями (удаление веток подвоя) в течение, по крайней мере, 5 лет. При этом для прививки следует отбирать черенки диаметром не менее 3 мм.

2. Явление полового диморфизма, наблюдаемое у сосен на Крайнем Севере, видимо, контролируется генетически и сохраняется в раннем возрасте даже при улучшении климатических условий произрастания. Это подтверждает возможность использования плюсовых деревьев, склонных к мужскому типу сексуализации, в качестве опылителей на ЛСП северных экотипов сосны, создаваемых в более южных условиях.

3. У северных сосен, выращиваемых в условиях Нижегородской области (на 10° с. ш. южнее места заготовки черенков), наблюдается раннее, по сравнению с местными соснами, начало семеношения. Мурманские прививки формируют шишки более легкие и мелкие, чем местные сосны на 16-летней ЛСП, однако с большим выходом семян, масса которых в 2—3 раза выше массы семян автохтонных популяций в Субарктике.

4. Опыление мурманской сосны, "перемещенной" к югу на 10° с. ш., идет за счет пыльцы близлежащих сосняков. Наличие шишек и качественных семян свидетельствует о том, что в Нижегородской области не наблюдается полной фенологической изоляции между "цветением" северной и пылением местной сосны. Несомненно, что семенное потомство этой плантации потребует тщательной проверки в испытательных культурах, прежде чем будет решен вопрос о его использовании для лесовосстановления. Вопрос о закладке испытательных культур должен быть поставлен при наступлении более обильного семеношения прививок северных сосен на плантации.

5. Наблюдается значительная изменчивость клонов по совместимости прививок, по интенсивности вступления в репродукцию, по выходу и массе семян. Уже в раннем возрасте плантации можно выделить клоны, активно реагирующие на стимулирующее влияние климатических условий и, наоборот, клоны, слабо реагирующие на изменение условий произрастания. Лесосеменная плантация играет роль испытательных культур для оценки реакции клонов на улучшение климатических условий.

ЛСП северных экотипов сосны, созданная в Семеновском спецлесхозе Нижегородской области, является уникальным объектом, который может сыграть немаловажную роль в качестве опытного полигона для разработки и уточнения ряда положений и рекомендаций по созданию плантаций подобного типа. По крайней мере, уже сейчас она позволяет сделать оценку 10 плюсовых деревьев из Субарктики по их реакции на перемещение черенков и возможности (целесообразности) использования с целью закладки плантаций северных экотипов сосны в более южных условиях.

ГЛАВА 9

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЛЕСОСЕМЕННЫХ ПЛАНТАЦИЙ СЕВЕРНЫХ ЭКОТИПОВ СОСНЫ

Место плантаций в системе лесного семеноводства

Создание лесосеменных плантаций северных экотипов сосны в более южных условиях вызвано необходимостью обеспечения семенами северных районов страны, где наблюдается частая невызреваемость семян и редкие семенные годы. Использование стимулирующего эффекта условий произрастания путем переброски черенков (семян) с севера в южном направлении позволит не только усилить обилие семеношения северных сосен, но и значительно повысить качество семенного потомства. Схема развития лесного плантационного семеноводства на Севере, основанного на обеспечении качественным семенным материалом сосны за счет создания лесосеменных плантаций в более южных климатических условиях, включает в себя несколько этапов (рис. 10).

На первом этапе предусматривается проведение селекционной инвентаризации автохтонных насаждений в северных лесхозах, испытывающих нехватку качественных семян. Отбор должен вестись как на популяционном, так и на индивидуальном уровне (с учетом особенностей сексуализации деревьев, обилия образования макро- и микростробиллов). У отобранных популяций (деревьев) проверяется качество семенного материала, пыльцы, оценивается стабильность семеношения.

На втором этапе производится испытание отобранных популяций и деревьев в испытательных культурах или архивах клонов в более южных условиях произрастания для оценки реакции семеношением и пылением на улучшение условий произрастания. Для отбора деревьев можно использовать климатипы северного происхождения в географических культурах и ранее созданные лесосеменные плантации северных сосен, вступившие в репродукцию.

На третьем этапе должна предусматриваться обязательная проверка качества семенного потомства, полученного у северных сосен в более южных климатических условиях как методами ранней диагностики, так

и непосредственно путем изучения его роста в испытательных культурах, заложённых на территории возможного использования семян.

В опытных целях, под руководством НИИ, допускается создание опытно-производственных плантаций северных экотипов без испытания потомства.

Технологические вопросы закладки семенных плантаций, сроки и способы выращивания посадочного материала, проведения прививок, размещения саженцев, подготовка почвы и т. д. достаточно полно отражены в региональных рекомендациях [49, 126] и вполне приемлемы для плантаций такого типа. Однако есть ряд методических вопросов, учитывающих особенности создания лесосеменных плантаций клонами (семьями) северных экотипов при перемещении черенков и семян в более южные условия [111, 112]. Прежде всего, это дальность переброски черенков и семян на юг для создания плантации, которая в свою очередь будет определять особенности опыления на ней, а следовательно и качество семян. С дальностью переброски клонов (семей) связаны также особенности структуры плантаций, подбора площадей и компонентов плантации и другое. Особенности северных популяций скажутся на подборе маточных деревьев и насаждений, на их испытании, на количестве клонов, используемых для создания плантаций, на особенностях формирования ЛСП и на использовании семенного потомства. Такие плантации можно рассматривать как один из вариантов гибридизационных семенных плантаций [74, 121]. Однако в отличие от гибридизационных ЛСП, при создании плантаций северных экотипов на первое место ставится вопрос о сохранении наследственных свойств семян северных популяций, чтобы обеспечить высокую генетическую устойчивость потомства при его использовании на Севере.

Целесообразно централизованное финансирование Программ по созданию лесосеменных плантаций северных экотипов сосны в более южных регионах страны. Такие плантации следует закладывать в первую очередь в специализированных селекционно-семеноводческих предприятиях. На первых этапах координацию и методическое руководство за их созданием должны брать на себя научно-исследовательские институты и селекционные центры. Это позволит вести целенаправленное формирование плантаций по синхронности "цветения" клонов (семей) и местных популяций, по их отбору и оценке, по испытанию семенного потомства с целью регламентации использования семян.

Территориальное размещение плантаций

При создании лесосеменных плантаций северных экотипов сосны в более южных условиях вопрос о территориальном их размещении будет основным, определяющим многие особенности их формирования. Даль-

ность перемещения семян и черенков должна рассматриваться с точки зрения допустимого оптимума перемещения, при котором не будет необратимых отрицательных последствий спонтанной гибридизации "северной" сосны с "южной".

Анализ наших и литературных материалов по "цветению" и семеношению сосны разного географического происхождения показал, что в таежной зоне Европейского Севера максимальная отзывчивость потомства северных сосен наблюдается при "перемещении" на юг экотипов, имеющих различия в сумме эффективных температур (выше $+5^{\circ}\text{C}$) между местами расположения маточных популяций и закладки плантаций, равные $300\text{—}350^{\circ}\text{C}$, что соответствует переносу примерно на 3° с. ш. по сетке географических координат. При этом достигается почти 100% всхожесть семян. Близкие данные были получены Р. Сарвасом [238] в Финляндии. По его данным 98% максимального увеличения семеношения имеет место тогда, когда различие между среднегодовыми суммами положительных температур района закладки семенной плантации и родины деревьев составляет $200\text{—}230$ градусо-дней.

При создании семенных плантаций автохтонных популяций сосны устанавливается северная граница территории возможной их закладки, ограничивающая зону вызревания семян. По мнению В. А. Басова [5, 6, 7], основными критериями размещения объектов постоянной лесосеменной базы должны быть максимально климатически обусловленные вероятности получения семян I класса по всхожести и 4—5 баллов по урожайности. Семенные плантации следует создавать за пределами зоны неустойчивого вызревания семян. Одни считают такой границей изотерму за июнь—сентябрь, равную $11,5^{\circ}\text{C}$ [214], другие — 10°C [48], третьи — 13°C за июнь—август [34]. Нормативные документы рекомендуют принимать северную границу закладки ЛСП, равную $63\text{—}64^{\circ}$ с. ш. [49]. В то же время долгосрочные опыты сотрудников Северного научно-исследовательского института лесного хозяйства [151], показали, что вполне допустимо создание семейных ЛСП в средней и южной частях северной подзоны тайги (к югу от 64° параллели), клоновых — в районах, расположенных южнее 62° с. ш. Для ЛСП северных экотипов сосны северная граница территории их закладки может быть поднята до 65° параллели. Возможное некоторое снижение всхожести семян будет компенсироваться минимизацией гибридизационных эффектов при сокращении дальности "перемещения" клонов (семей) и получением семян не только с улучшенными свойствами, но и ценных с генетической точки зрения. При этом сохранится значительное усиление (до $50\text{—}60\%$) интенсивности "цветения" и сокращение периодов между урожайными годами. Таким образом, семенные плантации с использованием черенков (семян)

популяций на крайнем пределе ареала сосны следует размещать, начиная со средней и южной частей северной подзоны тайги.

Кроме северной границы размещения ЛСП северных экотипов, следует учесть их предельное "перемещение" к югу. В Швеции и Финляндии при создании лесосеменных плантаций такого типа южные (предельные) границы не устанавливались. По данным Р. Сарваса [238], В. Коски [66], М.-Л. Ахо [219] в Финляндии, имеющей общую протяженность с севера на юг в пределах от 60 до 70° с. ш., фенологические барьеры между северофинскими и южно-финскими формами сосны отсутствуют и наблюдается их свободное скрещивание при совместном выращивании. Для значительной территории России, имеющей в пределах европейской части протяженность от 48° до 70° с. ш., используя литературные данные и собственные исследования, нами прослежено влияние сверхдальних перемещений северной сосны к югу. В результате выделена условная пограничная величина дальности перемещения семян (черенков), за пределами которой наблюдается частичная фенологическая изоляция между "северными" и "южными" (местными) соснами. Изменение характера опыления обусловит особенности, связанные с закладкой ЛСП, которые необходимо учитывать при их создании. Такой величиной можно считать дальность "перемещения", соответствующую 8° с. ш. от места произрастания материнской популяции (то есть, разницу в географическом положении места заготовки черенков или семян и места создания плантации).

Необходимо помнить, что при перемещении семян (черенков) в пределах 8° с. ш. от места их заготовки к югу должно учитываться следующее.

1. Возможно достаточно полное свободное скрещивание северной сосны с местной в качестве опылителя. Добиться фенологической изоляции плантации от пыльцы естественных сосняков практически не удастся из-за повсеместного распространения сосны. Для снижения уровня местной пыльцы на ЛСП для закладки плантаций следует подбирать площади, максимально удаленные от соновых насаждений.

2. С возрастом доля "своей" пыльцы на ЛСП будет увеличиваться за счет образования достаточного количества микростробилов у клонов (семей). Но все же в урожае, особенно в первые годы, будет большая доля гибридных семян, генетическая ценность которых из-за сильного влияния отцовской популяции может быть ниже, чем у потомства, образованного при опылении "своей" пыльцой сосны северного происхождения.

3. Наибольшую ценность в этом случае будут иметь семена, собранные на ЛСП, расположенных в пределах 3° с. ш. от места происхождения

материнских популяций. При "перемещении" клонов (семей) в этих пределах доля влияния местной пыльцы, попадающей на плантацию от окружающих сосняков, значительно ниже, превалирует наследование материнского генотипа. При использовании семян большое значение будет иметь положение материнской популяции, определяющее условия формирования генотипа и его "поведение" в процессе спонтанной гибридизации с местной сосной:

— при использовании на ЛСП черенков (семян) маточных популяций, расположенных на широте 67° с. ш. и в более высоких широтах (северная часть Мурманской области), полученное семенное потомство будет иметь в генотипе явное преобладание материнской наследственности. Их целесообразно использовать в местах заготовки исходного прививочного материала;

— при использовании на ЛСП черенков (семян) северотаежных маточных популяций, расположенных южнее 67° с. ш. (Мурманская, Архангельская области, Республика Коми, Карелия), полученное семенное потомство отличается достаточной экологической стабильностью и может быть использовано на всей территории между местом расположения плантации и маточных деревьев без значительного снижения качества насаждений.

4. Перемещение черенков (семян) для создания семенных плантаций сосны более, чем на 3° с. ш. по сетке географических координат, не рекомендуется без осуществления защитных мер от фонового опыления окружающих сосняков в виде полос из других пород вокруг территории плантации (не менее 100 м шириной) и удаления сосновых деревьев на расстояние по крайней мере 500 м. Вопрос использования полученных семян требует дополнительной проверки.

При перемещении семян (черенков) сосны северных экотипов на юг на расстояние по координатной сетке более, чем на 8° с. ш. необходимо учитывать следующее.

1. Амплитуды цветения и пыления северных и местных сосен начинают не совпадать, но все же полной фенологической изоляции наблюдаться не будет. В первые годы семеношения на таких плантациях, при отсутствии "своей" пыльцы, будут образовываться гибридные семена. Полученное потомство требует обязательной проверки в испытательных культурах. Использование таких семян в южных условиях может снизить производительность насаждений, а при возврате их на Север не гарантируется сохранность потомства.

2. Для обеспечения пространственной изоляции от фоновой пыльцы необходимо закладывать плантации северных экотипов в окружении насаждений других пород и предусматривать вырубку сосен в смешанных насаждениях.

3. В случае обеспечения полной фенологической изоляции от фоновой (южной) пыльцы окружающих сосняков, семенное потомство плантаций будет иметь высокую генетическую ценность и может быть использовано для лесовосстановления как на родине материнских насаждений, так и в сопредельных с ней районах.

4. Для обеспечения клонов (семей) "своей" пыльцой на таких плантациях возможно доопыление деревьев заранее заготовленной пыльцой северных популяций тех же или близких по происхождению с клонами (семьями) на плантации или введение в качестве компонентов плантации деревьев-опылителей северного происхождения.

Таким образом, с дальностью переброски семян непосредственно связаны основные позиции, которые необходимо учитывать при создании лесосеменных плантаций северных экотипов в более южных условиях: подбор участков и компонентов для ЛСП (происхождений, насаждений, клонов), синхронизация "цветения" клонов (семей), методы их создания и другое.

Подбор компонентов для плантаций

Лесосеменные плантации северных экотипов сосны можно закладывать, клонами (семьями) из одной, двух и более зон (лесхозов). Однако необходимо установить критерии подбора происхождений для того, чтобы избежать асинхронности "цветения" компонентов на плантации. Наши исследования [20, 111, 119] показали, что требования к подбору компонентов для ЛСП такого типа зависят от местоположения материнской популяции. Не рекомендуется на одной семенной плантации использовать клоны (семьи), материнские популяции которых расположены к северу и югу от 67 параллели в связи с различиями в характере аддитивного наследования материнских и отцовских генотипов при спонтанном скрещивании с "южными" соснами. Полученное потомство имеет разные критерии использования.

- При закладке семенных плантаций северных экотипов с использованием прививочного (семенного) материала популяций, расположенных южнее 67° с. ш., следует ограничить подбор компонентов для одной ЛСП территорией лесосеменного района. Это позволит обеспечить необходимую синхронность при "цветении" и переопылении клонов (семей), сократить отпад стробилов, увеличить выход семян. В то же время территориальное ограничение при подборе популяций рамками одного лесосеменного района позволит сократить излишнюю гибридизацию между клонами (семьями) различного географического происхождения и повысить ценность семенного потомства. Выбор места для закладки плантаций в случае ее создания потомством нескольких популяций, определяется местоположением самой южной из них, что дает возмож-

ность более полно реализовать биологический потенциал реакции деревьев на улучшение климатических условий.

Для создания семенных плантаций используются, как правило, черенки (семена) плюсовых или элитных деревьев. В условиях истощенного генетического фонда северных сосняков, особенно произрастающих на северном пределе их ареала, лесосеменной базой могут служить лучшие насаждения и деревья [75, 159, 179, 221].

В ходе производственных опытов доказано [75], что прививка деревьев на ЛСП черенками плюсовых деревьев не приводит к увеличению размеров шишек и их массы по сравнению с использованием черенков с лучших нормальных деревьев. Более того, есть мнение, что плюсовые деревья не всегда дают лучшие результаты в потомстве [2, 207]. При отсутствии выделенных и аттестованных плюсовых и лучших нормальных деревьев в северных районах страны допускается в качестве исходного материала для размножения использовать целые популяции, которые несут в себе большое генетическое разнообразие [117, 118] и будут способствовать улучшению сосновых древостоев более, чем использование плюсовых деревьев [3]. С этой точки зрения будет целесообразным предложение А. И. Федоровой о создании семенных заказников северных экотипов сосны [196]. В популяции черенки (семена) отбираются с возможно большего количества деревьев.

При отборе деревьев сосны в качестве маточных на севере ареала породы необходимо учитывать не только хороший рост деревьев, но и особенности их сексуализации и урожайности семян. Исследования, проведенные рядом авторов [63, 179] показали, что в насаждениях всех категорий северных сосняков преобладают деревья со смешанным типом сексуализации, но встречаются деревья с устойчивым чисто женским и мужским типами сексуализации. Нами подтверждено сохранение распределения по типу сексуализации семенного потомства сосны при выращивании его в более благоприятных условиях произрастания. Предпочтение при отборе маточных деревьев следует отдавать обильно семеносущим формам со смешанным типом сексуализации. Целесообразно выявлять и использовать для создания ЛСП северных экотипов в более южных условиях так называемые "скоропелые" деревья, способные давать семена даже в неблагоприятные по погодным условиям годы [27, 178]. По нашим данным доля таких деревьев в популяции невелика, и составляет 1—2%. Поиск таких особей лучше проводить в неурожайные годы. Наличие полового диморфизма у сосны позволяет вести отбор маточных деревьев с интенсивным мужским "цветением" для введения на ЛСП северных экотипов специальных клонов-опылителей, что особенно важно при создании ЛСП путем переброски черенков (семян) далее, чем на 8° с. ш. от места исходных популяций. Доля клонов-опылителей на плантации должна составлять до 20% от общего

количества деревьев на ней [43] и иметь разную клоновую принадлежность. Они вводятся равномерно по площади и при изреживании не удаляются. Размножение маточных деревьев мужского типа сексуализации возможно только прививкой черенков. В этом случае создаются клоновые или смешанные семейственно-клоновые плантации.

Для оценки реакции генеративной сферы маточных деревьев на улучшение климатических условий необходима их проверка (испытание) в специальных испытательных культурах и маточно-архивных участках плюсовых и лучших нормальных деревьев (насаждений) северных популяций в более южных условиях. Наши исследования, проведенные на лесосеменной плантации мурманских экотипов сосны, заложенной в Нижегородской области [14], показали, что не на все клоны положительно влияет перенос на юг. Создание архивно-клоновых участков позволит не только иметь коллекцию лучших деревьев, но и вести наблюдения за их семеношением, ростом, устойчивостью к вредителям и болезням. Испытание маточных деревьев — весьма длительный процесс, поэтому в случае создания плантаций северных экотипов в настоящее время целесообразно обратить внимание на географические культуры [239] и ранее созданные плантации с участием северных экотипов сосны. Географические культуры представляют собой потомство лучших популяций, в которых уже в 10—15-летнем возрасте возможно проведение отбора особей, лучших по росту, семеношению (рано — и обильно семеносящие).

Учитывая, что на ЛСП северных экотипов полной фенологической изоляции от местной сосны не происходит и наблюдается частичное скрещивание, даже при значительном переносе маточного материала к югу, минимальное число клонов (семей) на плантациях такого типа должно быть увеличено по сравнению с обычной лесосеменной плантацией [126], по крайней мере до 60 штук. А при создании плантации клонами (семьями) без проверки маточников на реакцию семеношением и при перемещении черенков (семян) на юг при использовании в качестве исходных насаждений целых популяций количество компонентов должно быть еще больше.

Методы создания плантаций

Лесосеменные плантации северных экотипов сосны могут создаваться семенным и вегетативным путем. Учитывая слабое и нерегулярное "плодоношение" сосны в северных районах, преимущество следует отдавать клоновым плантациям. При необходимости введения в семейственную ЛСП деревьев-опылителей создаются клоново-семейственные плантации. Методы создания клоновых и семенных плантаций общепринятые [49, 126, 127]. Наиболее подходящим способом смешения

компонентов на плантациях является системно-случайное, обеспечивающее достаточное удаление одноименных клонов. Для семейственных плантаций допустима посадка компонентов (например, семей одного происхождения) чистыми рядами. Рядовая посадка для клоновых плантаций не рекомендуется из-за риска имбридинга при малом расстоянии между клонами.

При закладке семенных плантаций северных экотипов сосны без испытания потомства могут оказаться перспективными плантации популяционного типа [155, 159, 163], когда высаживается смесь (популяция) семян лучших деревьев. Это позволит сократить сроки закладки плантаций и использовать широкое разнообразие генотипов лучших популяций на Севере ареала сосны. Такие ЛСП, несомненно, предполагают многоступенчатый отбор при их формировании. Популяционные семенные плантации по структуре и образованию близки к постоянным лесосеменным участкам (ПЛСУ). В перспективе возможно рассмотрение вопроса и о создании ПЛСУ северных экотипов сосны на базе ранее созданных или специально заложенных лесных культур из семян северного происхождения, или специализированных лесосеменных участков из семян с улучшенными наследственными свойствами.

Выращивание клонов (сеянцев) и формирование плантации

В качестве подвоев рекомендуется использовать сеянцы северного происхождения. Особенно это важно при создании плантаций со значительным "перемещением" клонов. Использование генетически близкого однородного подвоя, по мнению Ю. А. Данусявичуса [42], позволит снизить отпад при прививках, который бывает из-за несовместимости подвоя и привоя в силу различий их ростовой активности, сузить амплитуду "цветения" клонов, повысить уровень фенологического барьера с местной сосной, а также будет способствовать снижению высоты деревьев на лесосеменных плантациях.

При использовании подвоя, выращенного из семян северного происхождения, необходимо корректировать сроки проведения прививок с учетом более раннего начала вегетации потомства северных сосен, сохраняющегося в новых для них условиях произрастания. В то же время сроки заготовки черенков на Севере могут быть продлены до конца апреля—начала мая. Это дает возможность сократить время хранения привойного материала, а, следовательно, обеспечить более высокую эффективность прививок. Северные сосны имеют достаточно тонкие побеги, поэтому наиболее приемлемый способ прививки "вприклад камбием на камбий". При выращивании сеянцев для закладки семейственных ЛСП в питомнике семена от каждого плюсового дерева высевают отдельно. При ограниченном количестве семян с плюсовых

(отборных) деревьев или популяций допускается использование посадочного материала, выращенного из смеси семян. Для посадки на ЛСП выбирают самые лучшие сеянцы по росту и состоянию.

Кроме общепринятых уходов (рыхление, прополка, подкормка), на плантации северных экотипов предусматривается тщательный уход за прививками, заключающийся прежде всего в удалении ветвей на подвоях, что обеспечит нормальный рост северного, медленнорастущего привоя. Особенно это важно при прививках на "южный" быстрорастущий подвой.

На плантациях северных экотипов сосны, рано начинающих репродукцию в более благоприятных климатических условиях, уже через 5—10 лет после их создания можно начинать отбор рано — и обильно семяносящих клонов (семей), проверку их семенной продуктивности и анализ семенного потомства (методами ранней диагностики). Раннее начало целевого формирования семенных плантаций, представленных потомством северных сосен, повысит их урожайность. При дальних перебросках черенков (семян) одновременно с отбором по семеношению проводится селекция клонов (семей) по срокам начала "цветения" и пыления с целью удаления наиболее "поздноцветущих" сосен, амплитуда "цветения" которых более близка к срокам пыления местной сосны. Это позволит сузить амплитуду "цветения" и пыления клонов (семей) на плантации, усилить фенологический барьер от местной пыльцы и повысить качество семян. При создании семейственных ЛСП северных экотипов из семян отборных деревьев или семенным потомством целой популяции целесообразно проводить многоступенчатый отбор. В этом случае первый этап отбора проводится одновременно по росту и семеношению сосен. Отбор деревьев-опылителей целесообразно начинать по крайней мере на 5—7 лет позже, обращая внимание на сосны, рано начинающие продуцировать микрогуберы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Принцип стимулирования репродуктивных особенностей сосны обыкновенной, а также других пород при перенесении в более теплые климатические районы признается селекционерами других стран. Сейчас идет поиск решений, связанных с территориальным размещением плантаций, создаваемых клонами (семьями) северных экотипов. Именно дальность переброски семян (черенков) сосны с севера на юг будет определять реакцию сосны на улучшение климата, характер опыления плантации и, что самое главное, качество потомства в генетическом отношении.

Вопрос о качестве семенного потомства, о его генетической ценности представляется авторам на сегодняшний день наиболее важным среди всех проблем, касающихся семенных плантаций такого типа. Исследования, проведенные нами, а также другими учеными в нашей стране и за рубежом, показывают, что добиться фенологической изоляции клонов (семей) северных экотипов сосны от "южных" сосняков, окружающих плантацию, практически невозможно. Повсеместное распространение сосны в пределах ее широкого ареала, разлет пыльцы на значительные расстояния, наличия особей с разными сроками "цветения" и пыления приводит к тому, что часть семян, полученных на лесосеменных плантациях с использованием северных рас сосны, будут гибридными даже при сверхдальних "перемещениях" клонов (семей) к югу (на 8—10° с. ш. и более). В настоящее время не представляется возможным однозначно ответить, можно ли возвращать такие семена на Север без ущерба для устойчивости популяций, как скажется эффект гибридизации в последующих поколениях. Необходимо испытание полученного спонтанного потомства в условиях произрастания материнских и отцовских популяций, и на территории между ними в течение нескольких поколений.

На данном этапе проработки вопроса авторы видят решение в разумных "перемещениях" клонов (семей) на юг, при которых наблюдается достаточное для повышения семенной продуктивности плантаций усиление семеношения сосны, но эффект гибридизации не принесет ущерба в последующих поколениях существования популяций. Так, скрещивание северотаежных сосен с другими популяциями в пределах своей подзоны или соседней среднетаежной, расположенных в пределах 1—3° с. ш.,

по мнению авторов, не приведет к значительным изменениям в потомстве, по крайней мере на начальных этапах вегетативного роста. Учитывая грядущее потепление климата, которое по прогнозам специалистов в первую очередь произойдет в северных регионах России, полученное потомство при выращивании в местах произрастания материнских популяций будет более устойчиво, чем потомство автохтонных среднетаежных популяций, часто используемое для лесовосстановления на Крайнем Севере.

Проблема лесосеменных плантаций северных экотипов сосны далека от окончательного решения. Остается много невыясненных вопросов. Давая конкретные рекомендации по созданию семенных плантаций северных экотипов сосны обыкновенной, авторы прежде всего хотели бы призвать лесоводов не стараться увеличить дальность переброски семенного (привойного) материала на юг без обеспечения полной фенологической изоляции плантаций от окружающих сосняков, сохранить хрупкий баланс популяционного гомеостаза северных популяций, который веками скрупулезно создавала природа.

Создание семенных плантаций северных экотипов сосны не может носить массовый характер. Такие плантации должны быть под контролем специалистов. Северным научно-исследовательским институтом лесного хозяйства совместно с Архангельским, Мурманским и Вологодским Управлениями лесами в последние годы заложены несколько опытных семенных плантаций сосны обыкновенной с использованием клонов и семей плюсовых деревьев и популяций северо- и среднетаежного происхождения. Плантации созданы в Череповецком лесхозе Вологодской области, Плесецком и Вельском лесхозах Архангельской области. Их краткая характеристика приведена во 2-й главе. Все плантации находятся под авторским надзором. Выращивается привойный посадочный материал для закладки новой опытно-производственной плантации. Авторы благодарят за поддержку и помощь в создании опытных объектов сотрудников Управления лесами Архангельской области, особенно главного лесничего Д. В. Трубина, начальника отдела лесовосстановления О. В. Каллина.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев С. В., Молчанов А. А. Плодоношение сосновых и еловых насаждений Севера // Лесное хозяйство. — 1938. — № 2. — С. 50—56.
2. Андерссон Э. Цветение хвойных деревьев в Швеции в связи с селекцией и производством семян на семенных плантациях // Лесная генетика, селекция и семеноводство. — Петрозаводск, 1970. — С. 191—198.
3. Андрушквичене И. С., Раманаускас В. И. Адаптивная ценность природных популяций сосны // Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных насаждений: Тез. докл. и сообщ. на Всесоюз. научно-технич. совещ. — М., 1980. — С. 5—21.
4. Артемов В. А. Состояние семенного хозяйства Коми АССР // Биолого-технологические основы создания постоянной лесосеменной базы в Коми АССР: Тр. Коми НЦ УрО АН СССР. — Сыктывкар, 1988. — С. 7—20.
5. Басов В. А. Семеношение хвойных как основа воспроизводства лесных ресурсов на Европейском Севере // Биологические проблемы Севера. VII симпозиум. "Лесоведение и лесоводство". — Петрозаводск, 1976. — С. 32.
6. Басов В. А. Оптимизация закладки прививочных лесосеменных плантаций // Информ. лист. — Сыктывкар, 1987. — № 16. — 4 с.
7. Басов В. А. Эколого-географические закономерности семенной продуктивности ели на Европейском Севере // Биолого-технологические основы создания постоянной лесосеменной базы в Коми АССР: Тр. Коми НЦ УрО АН СССР. — Сыктывкар, 1988. — С. 21—38.
8. Барабин А. И. О планировании семязаготовок на Европейском Севере // Изв. вузов. Лесной журнал. — 1992. — № 5. — С. 19—22.
9. Бедрицкая Т. В. Пыление северных экотипов сосны в географических культурах // Мат. отчет. сессии по итогам научно-исслед. работ за 1989 г. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1990. — С. 15—17.
10. Бедрицкая Т. В. Повышение эффективности культур сосны на Крайнем Севере приемами лесного семеноводства: Автореф. дисс. ...канд. сельскохозяйств. наук. — Москва: МГУЛ, 1995. — 20 с.
11. Бедрицкая Т. В. Создание экспериментальных лесосеменных плантаций сосны клонами и семьями в более южных районах Российской Федерации // Закл. отчет по научно-исслед. работе. — Архангельск. АИЛиЛХ, 1996. — 123 с.
12. Бедрицкая Т. В., Наквасина Е. Н., Осокин Ю. К., Козлов Н. А. Состояние и рост мурманских экотипов сосны на ЛСП в Нижегородской области // Мат. отчет. сессии по итогам научно-исслед. работ за 1991 г. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1992. — С. 29—32.
13. Бедрицкая Т. В., Федорков А. Л. Адаптация гибридного потомства сосны в географических культурах второго поколения // Мат. отчет. сессии по итогам научно-исслед. работ за 1992 г. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1993. — С. 45—47.
14. Бедрицкая Т. В., Наквасина Е. Н. Состояние и рост сосны мурманских экотипов в Нижегородской области // Науч. тр. Архангельского инст. леса и лесохимии. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1993. — С. 55—61.

15. **Бедрицкая Т. В., Улиссова Н. В.** Географические культуры сосны на Европейском Севере // Проблемы исследования памятников истории, культуры и природы европейской России: Тез. докл. V Всесоюз. науч. конф. — Нижний Новгород, 1994. — С. 106—107.
16. **Бедрицкая Т. В., Улиссова Н. В., Наквасина Е. Н.** Географические культуры хвойных — уникальные природные объекты на Европейском Севере // Мат. рег. совещ. "Проблемы создания системы охраняемых природных и природно-исторических территорий и объектов севера России". — Архангельск, 1996. — С. 46—47.
17. **Бедрицкая Т. В., Наквасина Е. Н.** Реакция северных сосен ростом и семеношением на улучшение климатических условий произрастания // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг: Тез. докл. 5 науч. конф. памяти проф. А. Л. Уранова. — Кострома, 1996. — Ч. 1. — С. 160—161.
18. **Бедрицкая Т. В., Наквасина Е. И.** Распределение стробилов и шишек в кроне культур сосны северных климатипов на ранних этапах семеношения // Мат. отчет. сессии по итогам научно-исслед. работ за 1994 г. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1998 (в печати).
19. **Бедрицкая Т. В., Наквасина Е. Н.** Особенности сексуализации сосны северных экотипов при выращивании в более южных условиях // Растительный покров Севера в условиях интенсивного природопользования: Мат. междунац. науч. конф., посвящ. 115-летию со дня рожд. известного ученого-ботаника, флориста И. А. Перфильева. — Архангельск, 1997. — С. 81—86.
20. **Бедрицкая Т. В., Наквасина Е. Н.** Репродуктивные особенности северотаежных климатипов сосны при выращивании в Архангельской области // Эколого-экономические вопросы лесных ресурсов на Европейском Севере. — Архангельск: СевНИИЛХ, 1998 (в печати).
21. **Белецкий Н. Б.** Особенности плодоношения сосны и ели на Кольском полуострове // Лесное хозяйство. — 1961. — № 7. — С. 33—35.
22. **Белецкий И. С.** Изучение особенностей плодоношения сосны и посевных качеств семян в Мурманской области и разработка для этих семян технических условий стандартизации для внесения в ГОСТ 1438-55 // Науч. отчет за 1965 г. — Мончегорск: АИЛиЛХ, 1965. — 135 с.
23. **Белецкий И. Б.** Анализ возможностей использования естественных насаждений для создания лесосеменных участков в Мурманской области // Отчет по научно-исслед. работе за 1996 г. — Мончегорск: АИЛиЛХ, 1996. — 62 с.
24. **Белецкий И. Б.** Плодоношение сосны на Кольском полуострове. — Мурманск: Мурманское книж. издат., 1968. — 131 с.
25. **Белецкий И. Б.** Создание семенных плантаций сосны на Кольском полуострове // Лесная генетика, селекция и семеноводство. — Петрозаводск, 1970. — С. 459—463.
26. **Белецкий И. Б.** Особенности плодоношения сосны и посевные качества ее семян в условиях Заполярья: Автореф. дисс. ...канд. сельскохозяйств. наук. — М., 1971. — 20 с.
27. **Белецкий И. Б.** Семенная продуктивность сосны в естественных древостоях Кольского полуострова // Половая репродукция хвойных. — Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1973. — Ч. 1. — С. 108—111.
28. **Белобородов В. М.** Реакция сосны обыкновенной на обрезку кроны на лесосеменных участках и плантациях. — Москва: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1983. — С. 14—20.
29. **Беломорская декларация.** — Архангельск, 1990. — 3 с.
30. **Биргилис Я. Я., Бауманис И. И.** Оценка 10-летнего гибридного потомства сосны обыкновенной // Развитие генетики и селекции и лесохозяйственной промышленности: Тез. докл. Всесоюз. научно-технич. совещ. — М., 1988. — С. 16—17.
31. **Булыгин Н. Е.** Фенологические наблюдения над древесными растениями. Пособие по провед. учебно-науч. исслед. по курсу дендрологии. — Л.: ЛТА, 1979. — 96 с.
32. **Вересин М. М.** Влияние происхождения семян сосны обыкновенной на рост культур // Докл. ученых — участ. Междунар. симп. по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. — М., 1972. — С. 38—48.

33. **Войчалъ П. И.** Географические культуры сосны в Архангельской области // Лесное хозяйство. — 1961. — № 11 — С. 32—42.
34. **Волков А. Д., Зябченко С. С.** О вызревании семян сосны в условиях Севера // Сб. науч.-исслед. работ по лесному хозяйству. — Л.: ЛенНИИЛХ, 1966. — С. 298—312.
35. **Гиргидов Д. Я.** Некоторые особенности цветения сосны обыкновенной // Сб. науч.-иссл. работ по лесному хозяйству. — Л.: ЛенНИИЛХ, 1964. — С. 13—18.
36. **Гиргидов Д. Я.** Семеноводство сосны на селекционной основе. — М.: Лесная промышленность, 1976. — 64 с.
37. **Голубинский И. Н.** Биология прорастания пыльцы. — Киев, 1974. — 367 с.
38. **Гордиенко М. И., Гордиенко Н. М., Леонтьяк Г. П.** Влияние температуры воздуха и количества осадков на массу и всхожесть семян сосны // Повышение продуктивности лесов и эффективности защитного лесоразведения. — Киев, 1985. — С. 45—54.
38. **Гост 14161-86.** Семена хвойных древесных пород. Посевные качества.
40. **Густафссон О.** Генетика и селекция на службе лесоводства // Svenska Skogsvårdsföreningens Tidskrift. — Стокгольм, 1962. — Т. 60. — № 2. — С. 111-114 (пер. со швед. № 20430 ЦНСХБ).
41. **Дворецкий М. Л.** Пособие по вариационной статистике. — М.: Лесная промышленность, 1971. — 102 с.
42. **Данусявичус Ю. А.** Изучить сравнительную эффективность методов создания семенных плантаций для получения семян первого гибридного поколения на основе межвидовых и внутривидовых скрещиваний сосны и ели // Отч. по научно-исслед. работе. — Вильнюс: ЛитНИИЛХ, 1985. — 68 с.
43. **Данусявичус Ю. А.** Половая асимметрия и перекрестное опыление на клоновых лесосеменных плантациях // Лесное хозяйство. — Вильнюс: ЛитНИИЛХ, 1990. — № 30. — С. 92—115.
44. **Долголиков В. И.** Прогнозирование синхронности цветения географически отдаленных экотипов сосны и ели // Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов. — М.: Гослесхоз, 1980. — С. 304—307.
45. **Долголиков В. И.** Примеры генетической обусловленности характера семеношения прививок сосны и ели // Половая репродукция хвойных: Тез. докл. — Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1973. — С. 55—58.
46. **Долголиков В. И., Мордась А. А., Богомаз Л. П., Осьминина Р. Ф.** Создание семенных плантаций северных экотипов сосны. Метод. реком. — Л.: ЛенНИИЛХ, 1986. — 17 с.
47. **Дрейманис А. А.** Изменчивость отпада женских стробилов сосны обыкновенной // Генетические исследования древесных в Латвийской ССР. — Рига: Зинатне, 1975. — С. 89—93.
48. **Евангулов И. Г.** Качество семян сосны в Заполярье // Лесное хозяйство. — 1958. — № 12. — С. 71—72.
49. **Ермаков В. И., Щербакова М. А., Марьин Е. М., Попов В. Я., Жариков В. М.** Указания по лесному семеноводству на Европейском Севере. — Петрозаводск, 1985. — 55 с.
50. **Ефимов Ю. П.** Пути повышения урожая семян на лесосеменных плантациях // Лесное хозяйство. — 1978. — № 2. — С. 60—61.
51. **Ефимов Ю. П.** Семенные плантации в лесной генетике и семеноводстве: Автореф. дисс. ... доктора сельскохозяйств. наук. — Йошкар-Ола, 1997. — 46 с.
52. **Ефимов Ю. П., Косиченко Н. Е., Беспаленко О. П.** Распространение пыльцы сосны обыкновенной на семенной плантации // Лесное семеноводство: Сб. научн. трудов. — Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1980. — С. 9—18.
53. **Животовский Л. А.** Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журнал общей биологии. М.: Наука, 1979. — Т. XL — № 4. — С. 587—600.

54. Животовский Л. А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журнал общей биологии. — М.: Наука, 1980. — Т. XL1. — № 6. — С. 828—836.

55. Заборовский Е. П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород. — М.: Лесная промышленность, 1962. — 303 с.

56. Изучение имеющихся и создание новых географических культур. Программа и методика работ. — Пушкино: ВНИИЛМ, 1972. — 52 с.

57. Изучить географическую и экологическую изменчивость главных лесообразующих пород для совершенствования лесосеменного районирования // Закл. отч. по научно-исслед. работе. — Мончегорск: АИЛилХ, 1985. — 61 с.

58. Ирошников А. И. Адаптация древесных растений в Субарктике Евразии // Межд. симп. "Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие" (Архангельск, 16—26 июля 1990 г.). — М., 1990. — Ч. 4. — С. 106—114.

59. Ирошников А. И., Мамаев С. А., Правдин Л. Ф., Щербакова М. А. Методика изучения внутривидовой изменчивости древесных пород. — М., 1973. — 31 с.

60. Кобранов Н. П. Обследование и исследование лесных культур. — Л.: ЛТА, 1973. — 78 с.

61. Козубов Г. М. Плодоношение сосны на Крайнем Севере // Лесное хозяйство. — 1962. — № 1. — С. 8—16.

62. Козубов Г. М. Особенности плодоношения хвойных на Крайнем Севере // Мат. совещ. по географии плодоношения лесных древесных пород. — М., 1964. — С. 43—60.

63. Козубов Г. М. Биология плодоношения хвойных на Севере. — Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1974. — 136 с.

64. Козубов Г. М., Бобкова К. С. Эколого-биологические основы формирования устойчивости лесов Европейского Севера // Межд. симп. "Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие" (Архангельск, 16—26 июля 1990 г.). — М., 1990. — Ч. 3. — С. 38—46.

65. Коски В. Семенные плантации *Pinus sylvestris* в Финляндии // Докл. ученых-участ. Межд. симп. по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. — Пушкино, 1972. — С. 117—127.

66. Коски В. Естественное опыление на семенных плантациях, в частности сосновых // Семенные плантации. Совм. труд спец.-членов раб. группы по семенным плантациям Межд. Союза исслед. орг. (ИЮФРО). — Лондон, 1975. — 149 с.

67. Кочкарь Н. Т. Определение спелости семян ели // Лесное хозяйство. — 1977. — № 4. — С. 59—60.

68. Курдиани С. З. К вопросу о сосновых семенах, доопылении их и о шишкосушильных // Записки Ново-Александровского института сельского хозяйства и лесоведения. — 1912. — В. 2. — Т. 22. — С. 28—35.

69. Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. — М.: Лесная промышленность, 1973. — 240 с.

70. Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород в СССР. — М.: Лесная промышленность, 1982. — 366 с.

71. Листов А. А. Боры-беломошники. — М.: Агропромиздат, 1986. — 182 с.

72. Листов А. А. Семеношение сосны в лишайниковых борах Севера // Селекция и семеноводство хвойных пород на Европейском Севере. — Архангельск: АИЛилХ, 1990. — С. 51—60.

73. Лукина Н. В., Никонов В. В. Изменение первичной продуктивности древостоев под влиянием техногенных загрязнений на Кольском полуострове // Лесоведение. — 1991. — № 4. — С. 37—45.

74. Любавская А. Я. Лесная селекция и генетика. — М.: Лесная промышленность, 1982. — 288 с.

75. Любич Е. С., Собинов А. М. Семенная продуктивность прививочных плантаций и лесосеменных участков сосны обыкновенной. — М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1983. — 24 с.

76. **Малыхин В. Л., Попов П. П.** Влияние сроков заготовки шишек на качество семян ели сибирской // Лесное хозяйство. — 1981. — № 11. — С. 69—70.
77. **Мамаев С. А.** Распределение деревьев сосны обыкновенной по половым типам и особенности их плодonoшения // Зап. Свердловского отд. ВБО. — Свердловск, 1966. — В. 4. — С. 101—107.
78. **Мамаев С. А.** Закономерности внутривидовой изменчивости семейства Pinaceae на Урале: Автореф. дисс. ...докт. биол. наук. — Свердловск: Инст. экологии растений и животных, 1970. — 54 с.
79. **Мамаев С. А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. — М.: Наука, 1973. — 283 с.
80. **Мамаев С. А.** Основные признаки методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. — Свердловск, 1975. — С. 3—14.
81. **Мамаев С. А.** Распределение деревьев сосны обыкновенной по половым типам и особенностям их плодonoшения // Вопросы физиологии растений и геоботаники. Зап. Свердловского отд. Всесюз. Ботанич. общ. — Свердловск, 1977. — В. 4. — С. 101—108.
82. **Мамаев С. А., Махнев А. К.** Проблемы лесной генетики и селекции в условиях антропогенного воздействия на леса Севера // Межд. симп. "Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие" (Архангельск, 16—26 июля 1990 г.). — М., 1990. — Ч. 5. — С. 72—79.
83. **Манцевич Е. Д.** Особенности роста второго поколения географических культур сосны обыкновенной // Лесоведение и лесное хозяйство. — Минск: Высшая школа, 1971. — С. 83—87.
84. **Манцевич Е. Д.** Современное состояние лесной селекции за рубежом // Экспр.-инф. — Минск, 1975. — 19 с.
85. **Манцевич Е. Д., Сероглазова Л. М.** Семеношение сосны обыкновенной на опытной гибридно-семенной плантации // Лесоведение и лесное хозяйство. — Минск: Высшая школа, 1979. — С. 46—51.
86. **Манцевич Е. Д., Сероглазова Л. М.** Совершенствование лесосеменной базы сосны обыкновенной Северо-Запада РСФСР // Изв. вузов. Лесной журнал. — 1983. — № 1. — С. 24—28.
87. **Манцевич Е. Д., Сероглазова Л. М.** Фенологические особенности формирования стробилос сосны обыкновенной разного географического происхождения // Лесоведение и лесное хозяйство. — Минск: Высшая школа, 1984. — С. 53—56.
88. **Манцевич Е. Д., Сероглазова Л. М.** Влияние индивидуальных особенностей деревьев сосны обыкновенной разного географического происхождения на их общую комбинационную способность // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве: Тез. докл. Всесоюз. научно-технич. совещания. — М., 1988. — С. 133—134.
89. **Матяш Ч.** Возможность получения раннего урожая семян на семенной плантации сосны обыкновенной // Silvae genetica. — V. 21. — № 5. — 1972. — С. 191—193 (пер.).
90. **Мелехов И. С.** Леса Кольского полуострова и их возобновление // Сб. статей. — М.: АН СССР, 1961. — 188 с.
91. **Мелехов И. С.** Насущные проблемы лесного хозяйства на Севере // Пути повышения продуктивности лесов Северо-Запада. — Архангельск, 1966. — С. 50—53.
92. **Мелехов И. С.** Научные основы лесовосстановления // Проблемы лесовосстановления. Докл. Пленар. засед. и секции естественного лесовозобновления Всесоюз. конф. (18—20 ноября 1974 г.). — М., 1974. — С. 15—19.
93. **Мелехов И. С.** Лесоведение. — М.: Лесная промышленность, 1980. — 408 с.
94. **Мелехов И. С.** Проблемы современной экологии и лес // Изв. вузов. Лесной журнал. — 1983. — № 1. — С. 3—11.
95. **Мелехов И. С.** Бореальные леса // Изв. вузов. Лесной журнал. — 1992. — № 4. — С. 3—6.

96. Митропольский А. К. Элементы математической статистики.— Л., 1969.— 270 с.
97. Молчанов А. А. Рост и плодоношение древесных пород в связи с метеорологическими условиями // Лесная климатология и гидрология.— М.: АН СССР.— 1961.— Т. 3.— С. 5—50.
98. Молчанов А. А. География плодоношения главнейших древесных пород в СССР.— М.: Наука, 1967.— 102 с.
99. Мордадь А. А., Богомаз А. П. Создание лесосеменных плантаций на севере Европейской части РСФСР // Метод. реком.— Л.: ЛенНИИЛХ, 1982.— 30 с.
100. Мордадь А. А., Богомаз А. П., Раевский Б. В., Стафеева Е. В. Репродуктивная способность клонов географически отдаленных экотипов сосны на лесосеменных плантациях Карельской АССР // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве: Тез. докл. Всесоюз. научно-технич. совещ.— М., 1988.— С. 136—137.
101. Мушкетик Л. М. О половом диморфизме сосны обыкновенной // Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР.— 1960.— Т. 37.— С. 49—57.
102. Наквасина Е. Н. Испытание потомства сосны различного географического происхождения на Европейском Севере // Тез. докл. Всесоюз. школы мол. ученых и специалистов по соврем. пробл. защит. лесоразведения и охраны природы (19—25 октября 1987 г., Минск).— Минск—Волгоград, 1987.— С. 50—52.
103. Наквасина Е. Н. Реакция северных экотипов сосны плодоношением на улучшение условий произрастания // Экология лесов Севера: Тез. докл. 1 Всесоюз. совещ. (27 октября 1989 г., Сыктывкар).— Сыктывкар: Инст. биологии Коми НЦ УрО АН СССР, 1989.— С. 14—15.
104. Наквасина Е. Н. Разработка рекомендаций по созданию ЛСП клонами и семьями северного происхождения в более южных районах РСФСР // Закл. отчет по научно-исслед. работе.— Архангельск: АИЛиЛХ, 1991.— 130 с.
105. Наквасина Е. Н., Непогодьева Т. С., Кононенко Н. В. Создание географических культур сосны в Архангельской области.— Архангельск: ЦНТИ, 1986.— Инф. лист. № 128.— 4 с.
106. Наквасина Е. Н., Улиссова Н. В., Тарханов С. Н. Испытание потомств географических популяций сосны и перспективность их использования на Европейском Севере // Мат. отчет. сессии по итогам научно-исслед. работ в XI пятилетке.— Архангельск: АИЛиЛХ, 1986.— С. 25—26.
107. Наквасина Е. Н., Улиссова Н. В., Тарханов С. Н., Сизов И. И. Географические культуры сосны на Европейском Севере // Экспресс-информация. Сер.: Лесоводство, лесоразведение, лесные пользования.— М.: ЦБНТИ Гослесхоза, 1987.— Вып. 13.— С. 2—11.
108. Наквасина Е. Н., Бедрицкая Т. В. Семеношение сосны в географических культурах Архангельской области // Мат. отчет. сессии по итогам научно-исслед. работ за 1987 г.— Архангельск: АИЛиЛХ, 1988.— С. 13—14.
109. Наквасина Е. Н., Тарханов С. Н., Улиссова Н. В., Сизов И. И. Географические культуры хвойных на Европейском Севере СССР // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. Мат. межд. симп. (25—30 сентября 1989 г., Воронеж).— М., 1989.— С. 137—139.
110. Наквасина Е. Н., Тарханов С. Н., Улиссова Н. В., Сизов И. И., Бедрицкая Т. В. Географические культуры сосны и ели на Европейском Севере // Межд. симп. "Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие" (Архангельск, 16—26 июля 1990 г.).— М., 1990.— Ч. 2.— С. 131—139.
111. Наквасина Е. Н., Бедрицкая Т. В., Сизов И. И. Предпосылки создания лесосеменных плантаций северных экотипов сосны // Селекция и семеноводство хвойных пород на Европейском Севере.— Архангельск: АИЛиЛХ, 1990.— С. 34—44.
112. Наквасина Е. Н., Улиссова Н. В., Бедрицкая Т. В. Рекомендации по созданию

лесосеменных плантаций северных экотипов сосны в более южных климатических условиях. — Архангельск: АИЛЛХ, 1992. — 20 с.

113. Некрасова Т. П. О "двутомности" лапландской сосны // Бот. жур. — 1954. — № 4. — С. 57—61.

114. Некрасова Т. П. О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов *Pinus* // Бот. жур. — 1959. — Т. XLIV. — С. 975—978.

115. Некрасова Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. — Новосибирск: АН СССР, 1960. — 130 с.

116. Некрасова Т. П. Особенности лесного семеноводства в Заполярье // Лесное хозяйство. — 1961. — № 8. — С. 47—49.

117. Некрасова Т. П. Возможность использования популяционного отбора // Разработка основ систем селекции древесных пород. — Рига: Зинатне, 1981. — С. 19—21.

118. Некрасов В. И. Популяционная селекция в интродукции древесных растений // Разработка основ систем селекции древесных пород. — Рига: Зинатне, 1981. — С. 18—19.

119. Ненюхин В. Н. Скрещивание географических экотипов сосны обыкновенной // Всесоюз. совещ. по лесной генетике, селекции и семеноводству (1—4 ноября 1983 г., Петрозаводск). — Петрозаводск, 1983. — С. 25—26.

120. Ненюхин В. Н. Селекционное семеноводство лесообразующих пород // Экспресс-информ. — М.: ЦБНТИ Гослесхоза, 1983. — 32 с.

121. Ненюхин В. Н., Малкин В. К., Данусевичус Ю. Я., Таминаускас С. А. Рекомендации по созданию семенных плантаций хвойных деревьев для производства гибридных семян. — Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1983. — 15 с.

122. Ненюхин В. Н. Семенная продуктивность сосны обыкновенной при эколого-географических скрещиваниях и пути ее повышения // Половое размножение хвойных растений. Тез. докл. 2 Всесоюз. симп. — Новосибирск, 1985. — С. 149.

123. Ненюхин В. Н. Внутривидовая гибридизация и генетико-селекционная оценка плюсовых деревьев в клонах на лесосеменных плантациях первого порядка как принципы повышения пародуктивности насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.): Автореф. дисс. ... доктора сельскохозяйств. наук. — М.: МГУЛ, 1997. — 52 с.

124. Огиевский В. В., Хиров А. А. Обследование и исследование лесных культур. — Л.: ЛТА, 1967. — 49 с.

125. Орлова Н. И. Сосна Мурманской области. — Л., 1972. — С. 3—32.

126. Основные положения по лесному семеноводству в Российской Федерации. — М., 1994. — 22 с.

127. ОСТ 54-74-84. Плантации лесосеменных сосны, ели, лиственницы и дуба. Основные требования, методы закладки и формирования.

128. Особенности формирования популяций сосны обыкновенной // Под ред. В. И. Некрасова. — М.: Наука, 1984. — 126 с.

129. Пааль Х. Расположение шишек в кронах привитых сосен // Лесоводственные исследования. — Минск, 1979. — Т. 15. — С. 46—49.

130. Пальцев А. М. Влияние географического происхождения семян ели на ее рост: Автореф. дисс. ... канд. сельскохозяйств. наук. — М.: МЛТИ, 1986. — 19 с.

131. Парамонов Е. Г. Семеношение деревьев сосны различных категорий по росту и развитию // Изв. вузов. Лесной журнал. — 1971. — № 4. — С. 127—128.

132. Патлай И. Н. Селекционно-экологические основы семеноводства и выращивания высокопродуктивных культур сосны обыкновенной, дуба черешчатого и ясеня обыкновенного в равнинной части Украинской ССР: Автореф. дисс. ... докт. сельскохозяйств. наук. — Киев: Укр. сельскохозяйств. академия, 1984. — 45 с.

133. Патлай И. Н., Волосянчук Р. Г., Слюсарчук В. Е. и др. Селекция лесных древесных пород в Украине // Лесная наука на рубеже XXI века. — Гомель: Нац. акад. наук Беларуси. Институт леса, 1997. — В. 46. — С. 122—125.

134. Паутов Ю. А., Кузванова С. В. Индивидуальная изменчивость плодоношения

сосны на постоянном лесосеменном участке // Биолого-технологические основы создания постоянной лесосеменной базы в Коми АССР. Сыктывкар: Коми НЦ УрОАН СССР, 1988. — № 96. — С. 39—45.

135. Петров С. А. Рекомендации по использованию генетико-статистических методов в селекции лесных пород на продуктивность. — Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1984. — 43 с.

136. Петров С. А. Генетические ресурсы лесообразующих видов, пути их создания и рационального использования // Лесоразведение и лесомелиорация. Обзор. информ. — М., 1987. — В. 1. — 30 с.

137. Писаренко А. И. Состояние и перспективы развития лесовосстановления // Изв. вузов. Лесной журнал. — 1989. — № 7. — С. 2—6.

138. Писаренко А. И. Проблемы лесовосстановления лесных ресурсов Европейского Севера // Межд. симп. "Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие" (Архангельск, 16—26 июля 1990 г.). — М., 1990. — Ч. 5. — С. 3—10.

139. Писаренко А. И., Редько Г. И., Мерзленко М. Д. Искусственные леса. — М., 1991. — Ч. 1. — 308 с.

140. Попов В. Я. Географические культуры сосны в Архангельской области: Автореф. дисс. ... канд. сельскохозяйств. наук. — Минск, 1968. — 20 с.

141. Попов В. Я., Войчалъ П. И. Шестилетние географические культуры сосны в Архангельской области // Изв. вузов. Лесной журнал. — 1965. — № 5. — С. 13—17.

142. Попов В. Я., Войчалъ П. И. К вопросу о приживаемости и росте культур сосны обыкновенной в Архангельской области // Изв. вузов. Лесной журнал. — 1966. — № 3. — С. 13—16.

143. Попов В. Я., Войчалъ П. И. Климатипы сосны в культурах и возможности переборки семян в Архангельскую область // Изв. вузов. Лесной журнал. — 1971. — № 2. — С. 14—19.

144. Попов В. Я., Жариков В. М. Ранняя диагностика наследственных свойств плюсовых деревьев сосны и ели // Метод. реком. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1973. — 13 с.

145. Попов В. Я., Жариков В. М. Методы отбора и ранней диагностики наследственных свойств плюсовых деревьев сосны и ели // Метод. реком. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1973. — 39 с.

146. Попов В. Я., Жариков В. М. Число семядолей — селективный признак // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Межвуз. сб. науч. тр. — Л.: ЛТА, 1978. — В. 7. — С. 121—126.

147. Попов В. Я., Тучин П. В., Васильев А. А. Семеношение сосны на лесосеменной плантации в Устюженском лесхозе Вологодской области // Искусственное восстановление леса на Севере. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1979. — С. 12—23.

148. Попов В. Я., Тучин П. В., Васильев А. А. Рост и развитие форм лиственницы сибирской на плантации семенного происхождения // Мат. отчет. сессии по итогам научно-исслед. работ за 1984 г. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1985. — С. 33—34.

149. Попов В. Я., Жариков В. М., Чулков А. Б., Тучин П. В. Состояние и перспективы развития лесосеменного дела // Леса и лесное хозяйство Архангельской области. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1988. — С. 24—38.

150. Попов В. Я., Жариков В. М., Тучин П. В. Генетико-селекционные основы семеноводства сосны и ели на Европейском Севере // Межд. симп. "Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие" (Архангельск, 16—26 июля 1990 г.). — М., 1990. — Ч. 2. — С. 164—172.

151. Попов В. Я., Жариков В. М. Селекционные основы семеноводства сосны и ели на Европейском Севере // Селекция и семеноводство хвойных пород на Европейском Севере. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1990. — С. 3—17.

152. Попов В. Я., Тучин П. В. Создание постоянных лесосеменных участков ели на

селекционной основе // Селекция и семеноводство хвойных пород на Европейском Севере. — Архангельск: АИЛНХ, 1990. — С. 24—33.

153. Попов В. Я., Тучин П. В., Жариков В. М. Семеношение сосны обыкновенной на лесосеменных участках и плантациях Европейского Севера // Мат. отчет. сессии по итогам научно-исслед. работ за 1990 г. — Архангельск: АИЛНХ, 1991. — С. 9—10.

154. Попов В. Я., Тучин П. В., Файзулин Д. Х. Селекционные приемы повышения урожайности на плантациях и постоянных лесосеменных участках сосны обыкновенной // Антропогенное влияние на европейские таежные леса России. — Архангельск: АИЛНХ, 1994. — С. 123—137.

155. Потылев В. Г. Генетико-хозяйственные основы создания лесосеменных плантаций // Лесное хозяйство. — 1987. — № 3 — С. 36—39.

156. Правдин Л. Ф. Половой диморфизм у сосны обыкновенной (*P. sylvestris* L.) // Тр. инст. леса АН СССР. — М., 1950. — В. 3. — С. 56—67.

157. Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. — М., Наука, 1964. — 190 с.

158. Правдин Л. Ф. Основные задачи научных исследований и практических работ по лесной генетике и селекции в СССР // Генетика и селекция лесных пород. Мат. регион. совещ. — Каунас, 1972. — С. 3—21.

159. Правдин Л. Ф., Абатурова М. П., Абатурова Г. А. Изменчивость качества семян сосны обыкновенной в пределах одного насаждения // Разработка основ систем селекции древесных пород. — Рига: Зинатне, 1981. — С. 15—18.

160. Приказ Гослесхоза № 29 от 06.02.1973 г. "О создании сети географических культур основных лесообразующих пород".

161. Проказин Е. П. О массовом получении семян первого гибридного поколения от отдаленных внутривидовых скрещиваний сосны обыкновенной // Докл. ученых — участ. междунар. симп. по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. — Новосибирск, 1972. — С. 79—89.

162. Проказин Е. П. Урожайность лесных деревьев: эколого-биологические предпосылки и возможность регулирования // Половая репродукция хвойных. — Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1973. — Ч. 1. — С. 31—32.

163. Проказин Е. П. Селекционно-генетические и биологические основы семеноводства сосны обыкновенной // Экспресс-информ. Серия: Лесоводство. — М., 1974. — С. 2—22.

164. Проказин А. Е. Географические культуры сосны обыкновенной и вопросы лесосеменного районирования в центральных районах зоны смешанных лесов: Автореф. дисс. ... канд. сельскохозяйств. наук. — М.: МЛТИ, 1983. — 15 с.

165. Родин А. Р. Лесные культуры и лесомелиорации. — М.: Лесная промышленность, 1979. — 328 с.

166. Родин А. Р. Этапы выращивания лесных культур в динамике искусственного леса // Вопросы лесоведения и лесоводства. Тр. МЛТИ. — М., 1985. — Вып. 176. — С. 36—39.

167. Роне В. М. Генетический анализ природных популяций // Отбор лесных древесных. — Рига: Зинатне, 1978. — С. 3—68.

168. Ронис Э. Я., Калнистис У. И. Некоторые принципы организации лесосеменных плантаций сосны обыкновенной // Семенные плантации в лесном семеноводстве. — Рига: Зинатне, 1985. — С. 28—35.

169. Ростовцев С. А. К вопросу о плодоношении сосновых молодняков // Лесная генетика, селекция и семеноводство. — Петрозаводск, 1967. — С. 451—458.

170. Ростовцев С. А. Рост и развитие вегетативного потомства разных климатипов сосны обыкновенной // Семеноводство сосны обыкновенной (Обзор). — М., 1971. — С. 3—14.

171. **Рубцов В. И.** Изменчивость "цветения" и семеношения сосны обыкновенной в культурах // Лесная геоботаника и биология древесных растений.— Тула, 1980.— С. 105—107.
172. **Рязанцева Л. А., Шутяев А. М.** Физиолого-биохимические особенности экотипов сосны обыкновенной в географических культурах Воронежской области // Генетика, селекция и интродукция лесных пород.— Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1977.— С. 91—95.
173. **Санников С. Н.** Влияние пожаров на возобновление сосновых лесов Севера // Межд. симп. "Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие" (Архангельск, 16—26 июля 1990 г.).— М., 1990.— Ч. 3.— С. 49—59.
174. **Сарвас Р.** Адаптация популяций лесных деревьев к длительности вегетационного периода // Лесная генетика, селекция и семеноводство.— Петрозаводск, 1970.— С. 108—112.
175. **Свалов Н. Н.** Вариационная статистика.— М., 1977.— 177 с.
176. **Седельникова И. В.** Цветение и семеношение сосны обыкновенной в географических культурах в Воронежской области // Селекция, генетика, семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов.— М.: Гослесхоз, 1980.— С. 279—282.
177. **Сизов И. И.** Сезонный рост сосны разного географического происхождения на Кольском полуострове // Мат. годич. сессии по итогам научно-исслед. работ за 1978 г.— Архангельск: АИЛЛХ, 1979.— С. 39—41.
178. **Сизов И. И.** Изучить географическую и экологическую изменчивость главных лесобразующих пород для совершенствования лесосеменного районирования // Закл. отчет по научно-исслед. работе.— Мончегорск: АИЛЛХ, 1985.— 61 с.
179. **Сизов И. И.** Практические рекомендации по селекционной инвентаризации сосняков Мурманской области.— Архангельск: АИЛЛХ, 1985.— 15 с.
180. **Сизов И. И.** Разработка агротехники создания лесных культур ели в условиях Мурманской области // Промежут. отчет по теме 227 за 1987 г.— Архангельск: АИЛЛХ, 1988.— 75 с.
181. **Сизов И. И., Цветков В. Ф.** Использование семян хвойных пород из других регионов при создании культур в Мурманской области // Лесохозяйственная информация. Сер.: Лесное хозяйство.— М.: ЦБНТИ Гослесхоза, 1974.— № 3.— С. 15—16.
182. **Тайх А. Г.** Нераскрытие шишек после их созревания и инбридинг в естественных популяциях *Pinus banksiana* и *Pinus contorta* // Canadian Journal of Botany.— V. 48.— № 10. (пер. ЦНИИЛГиС № 88—73).
183. **Тикканен Э., Вармала М., Миккола К., Дером Д., Никонов В. В., Лукина Н. В.** Цель и реализация советско-финского проекта по изучению состояния и прогноза антропогенных изменений лесов Лапландии // Эколого-географические проблемы сохранения и восстановления лесов Севера: Тез. докл. Всесоюз. науч. конф., посвящ. 280-летию со дня рожд. М. В. Ломоносова.— Архангельск, 1991.— С. 14—16.
184. **Тучин П. В., Сироткин Ю. Д.** Динамика мужского цветения клонов сосны на прививочной плантации // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по лесной генетике, селекции и семеноводству.— Петрозаводск, 1983.— Т. 2.— С. 107—108.
185. **Тучин П. В., Попов В. Я., Файзулин Д. Х.** Плодоношение форм ели, выделенных по признаку треххвойности // Мат. отчет. сессии по итогам научно-исслед. работ за 1987 г. Архангельск: АИЛЛХ, 1988.— С. 15—17.
186. **Уварова Н. И., Филиппова Л. Н., Марисая Г. К.** О проявлении географической изменчивости у сеянцев сосны и ели при испытании в Ленинградской области // Восстановление леса на Северо-Западе РСФСР.— Л.: ЛенНИИЛХ, 1978.— С. 51—50.
187. **Уварова Н. И.** Использование географической изменчивости на Северо-Западе РСФСР // Метод. реком.— Л.: ЛенНИИЛХ, 1983.— 22 с.
188. **Уварова Л. Н., Филиппова Л. Н.** Особенности репродукции сосны обыкновенной разного географического происхождения на гибридно-семенных плантациях в условиях

- Северо-Запада РСФСР // Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов. — М., 1980. — С. 319—321.
189. Улиссова Н. В. Плодоношение географических культур сосны в Вологодской области // Лесное хозяйство. — 1989. — № 4. — С. 39—40.
190. Улиссова Н. В. Особенности вступления в репродукцию потомства сосны разного географического происхождения в культурах Вологодской области // Мат. отчет. сессии по итогам научно-исслед. работ за 1989 г. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1990. — С. 32—34.
191. Улиссова Н. В. Особенности плодоношения сосны в географических культурах в Вологодской области // Селекция и семеноводство хвойных пород на Европейском Севере. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1990. — С. 45—50.
192. Улиссова Н. В., Черноусов В. И. Создание географических культур сосны в Вологодской области. — Архангельск: ЦНТИ, 1986. — Инф. лист. № 120—86. — 4 с.
193. Улиссова Н. В., Черноусов В. И. Создание плантаций сосны северных экотипов в Череповецком лесхозе Вологодской области // Мат. отчет. сессии по итогам научно-исслед. работ за 1992 г. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1993. — С. 32—34.
194. Федорков А. Л. Влияние внутривидовых скрещиваний сосны обыкновенной на качество семян и рост гибридного потомства в Коми АССР: Автореф. дисс. ...канд. сельскохозяйств. наук. — М.: МЛТИ, 1988. — 20 с.
195. Федорков А. Л. Половая репродукция сосны обыкновенной при азротехногенном загрязнении в условиях Субарктики // Изв. вузов. Лесной журнал. — 1992. — № 4. — С. 60—64.
196. Федорова А. И. Отличия северных климатипов хвойных Сибири от южных (равнинных и горных) и проблема восстановления лесов // Эколого-географические проблемы сохранения и восстановления лесов Севера: Тез. докл. Всесоюз. науч. конф., посвящ. 280-летию со дня рожд. М. В. Ломоносова. — Архангельск, 1991. — С. 250—252.
197. Хагнер М. Обзор исследований по происхождению сосны в Швеции и их перспективы // Докл. ученых — участ. Межд. симп. по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. — Пушкино, 1972. — С. 172—192.
198. Хагнер М. Испытание экотипов сосны в Швеции в прошлом и будущем // Публ. Королевского лесн. инст. — Стокгольм, 1975. — № 65. — (пер. ВНИИЛМ. — 1975).
199. Халупка В. Влияние некоторых физических факторов на процесс цветения хвойных пород // Семенные плантации в лесном семеноводстве. — Рига: Зинатне, 1985. — С. 63—70.
200. Хиров А. А. Исследование географических прививок сосны обыкновенной в Бузулукском бору // Генетика, селекция и интродукция лесных пород. — Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1975. — С. 188—205.
201. Хромова Л. В. Ритм развития пыльцы *Pinus sylvestris* L. в условиях Московской области // Лесоведение. — 1972. — № 1. — С. 73—76.
202. Цветков В. Ф. К характеристике посевов сосны в Мурманской области // Вопросы лесокультурного дела на Европейском Севере. — Архангельск: Сев.-Зап. книжн. издат., 1974. — С. 97—108.
203. Цветков В. Ф. Лесовосстановление в связи с промышленными рубками в Мурманской области // Природа Севера и ее охрана. — Мурманск: Мурманское книжн. издат., 1981. — С. 25—27.
204. Цветков В. Ф. Формирование сосновых насаждений Кольского полуострова в системе ведения в них хозяйства: Автореф. дисс. ...докт. сельскохозяйств. наук. — Л.: ЛТА, 1990. — 30 с.
205. Чекризов Е. А. О некоторых болезнях сосновых культур на Кольском полуострове // Сб. по лесн. хозяйству. — Архангельск: АИЛиЛХ, 1971. — С. 161—173.
206. Чибисов Г. А., Цветков В. Ф., Семенов Б. А. Крайне северные леса и проблемы их сохранения // Изв. вузов. Лесной журнал. — 1992. — № 4. — С. 7—11.

207. Часнавичус Х. Энергия роста гибридных семян сосны обыкновенной // Лесное хозяйство. — Вильнюс: ЛитНИИЛХ. 1990. — № 30. — С. 82—90.
208. Шимак М. Полиэмбриональные семена в арктических областях // Мат. 1 Всесоюз. симп. "Половая репродукция хвойных". — Новосибирск, 1973. — С. 83—96.
209. Шубин В. А. Совершенствовать управление лесами // Лесное хозяйство. — 1991. — № 4. — С. 1—6.
210. Шульгин В. А. Географическая изменчивость некоторых признаков и свойств сосны обыкновенной в условиях Коми АССР // Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. — Воронеж: ЦНИИЛГиС. 1975. — С. 163—176.
211. Шутяев А. М. Особенности климатипов сосны обыкновенной в географических культурах второй генерации // Лесоведение. — 1983. — № 1. — С. 60—71.
212. Шутяев А. М. Испытание потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной из Финляндии // Лесное хозяйство. — № 1. — 1994. — С. 1—3.
213. Щербакова М. А. Определение качества семян хвойных рентгенографическими методами. — Красноярск: Красноярское книжн. издат., 1965. — 35 с.
214. Щербакова М. А. Семеноводство сосны и ели на Европейском Севере // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. — Петрозаводск, 1979. — С. 38—46.
215. Эрикссон Г. Текущие исследования в отделении лесной генетики (Королевский колледж лесного хозяйства, Стокгольм) // Докл. ученых — участ. Межд. симп. по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. — Пушкино, 1972. — С. 219—243.
216. Эркин Л. Размер "шишек", урожай и качество семян у сосны в северной Финляндии // Metsäntutkimuslaitos julk. — 1974—1976. — V. 86. — № 1—7. (пер. 5/1—5/23).
217. Яблоков А. А. Лесное семеноводство: проблемы, решения // Лесное хозяйство. — 1990. — № 4. — С. 2—5.
218. Яковлев В. Г. Эпифитотии снежного шютте среди самосева сосны на вырубках // Сб. работ по лесн. хозяйству. — Л.: ЛенНИИЛХ. 1962. — С. 285—293.
219. Aho M.-L. Autumn frost hardening of one — year — old *Pinus sylvestris* (L.) seedlings: effect of origin and parent trees. // Scand. Journ. of Forest Research. — 1994. — № 9. — P. 17—24.
220. Andersson B. Autumn frost hardiness of *Pinus sylvestris* offspring from seed orchard grafts of different ages // Scand. Journ. of Forest Research. — 1992. — № 7. — P. 367—375.
221. Andersson B. Aftereffects of maternal environment on autumn frost hardiness in *Pinus sylvestris* seedlings in relation to cultivation techniques // Tree Physiology. — 1994. — № 14. — P. 313—314.
222. Bhumibhamon S. Studies on Scots pine seed orchards in Finland with special emphasis on the genetic composition of the seed. — Helsinki, 1978. — 113 p.
223. Buijtenen J. P., Hanover J. W. Designing for yield // Journ. of Forest. — 1986. — V. 84. — № 3. — P. 32—35.
224. Cecich R. A., Rudolph T. D. Time of Jack pine seed maturity in Lake State provenances // Canad. Journ. of Forest Research. — 1982. — № 2. — V. 12. — P. 368—373.
225. Ekberg I., Eriksson G., Hadders G. Growth of intra — and interprovenance families of *Picea abies* (L.) Karst. // Silvae Genet. — 1982. — V. 31. — № 5/6. — P. 160—167.
226. Gerhold H. D., Goddard R. E., Donald G. J. Breeding out disease // Journ. of Forestry. — 1986. — V. 84. — № 3. — P. 49—53.
227. Gerhold H. D., Spark G. S. Population hybridization in Scotch pine // Silvae Genet. — Canada. — 1986. — V. 35. — № 5—6. — P. 195—201.
228. Giertych M. Summary of results of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) height growth in IUFRO provenance experiments // Silvae Genet. — 1979. — № 4. — P. 136—152.
229. Holst M. Y., Fowler D. P. Selfing and provenance hybridization in Red pine //

Simp. on Interspecific and Interprovenance Hybridisation in Forest Trees.— Fredericton, New Brunswick, 1973.— P. 39—56.

230. **Mattson W. G.** Studies of cone crown place of Loblolly pine to connection of reliable methods for taking seed production model // *Canad. Journ. of Forest Research.*— 1979.— V. 9.— № 2.— P. 257—262.

231. **Mirov N.** Photoperiod and flowering of pines // *Forest science.*— 1956.— P. 328—332.

232. **Morgenstern E. K.** Early results provenance hybridization in Black spruce // *Simp. on Interspecific and Interprovenance Hybridization in Forest Trees.*— Fredericton, New Brunswick, 1973.— P. 27—38.

233. **Nikkanen T.** Survival and height growth of north Finland x south Finland hybrid progeny of Scots pine in intermediate areas // *Folia Forest.*— 1992.— V. 527.— P. 1—31.

234. **Nilsson B.** Recent results of interprovenance crosses in Sweden and the implications of breeding // *Simp. on Interspecific and Interprovenance Hybridization in Forest Trees.*— Fredericton, New Brunswick, 1973.— P. 3—16.

234. **Nilsson J.-E., Waldfredsson E.** Autumn free testing of one-year reciprocal families of *Pinus sylvestris* (L.) // *Scand. Journal of Forest Research.*— 1990.— № 5.— P. 501—511.

236. **Norell L.** Inheritance of autumn frost hardiness in *Pinus sylvestris* (L.) seedlings // *Theoret. and Applic. Genet.*— 1988.— № 72.— P. 440—448.

237. **Sarvas R.** Investigation on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris* // *Comm. Instit. Forest. Fenn.*— Helsinki, 1962.— P. 53—98.

238. **Sarvas R.** Establishment and registration of seed orchards // *Folia Forest.*— Helsinki, 1970.— № 89.— P. 1—23.

239. **Schreiner E. J.** Tree breeding in the United States forestry practice // *Second World Consult. on Forest Tree Breeding.*— Washington, 1969.— P. 1—47.

240. **Stiell W. A.** Consistency of cone production in individual red pine // *Forest Chronical.*— 1988.— 64.— № 6.— 480—484.

241. **Torbjörn L.** Application of new methods for treatment in order to exploit the most suitable Scots pine provenances // *Rapp. Sver. Landbrusuniv.*— Inst. skoglig. genet. vertfysiol., 1986.— № 6.— P. 179—188.

242. **Woessner R. A.** Interprovenance crosses of Loblolly pine // *Simp. on Interspecific and Interprovenance Hybridization in Forest Trees.*— Fredericton, New Brunswick, 1973.— P. 17—26.

243. **Ying C. C.** Height growth of interprovenance crosses in White spruce, *Picea glauca* (Moench.) Voss. // *Silvae Genet.*— 1978.— V. 27.— № 6.— P. 226—229.

ПЕРЕЧЕНЬ ИСПОЛЪЗУЕМЫХ СПЕЦИАЛЬНЫХ ТЕРМИНОВ

Адаптация — возникновение признаков и свойств, которые в условиях данной среды являются полезными для особи или популяции в целом.

Аллели — формы существования одного и того же гена, находящиеся в гомологичных участках (локусах) гомологичных хромосом и контролирующее развитие альтернативных (противоположных) признаков.

Ареал — территория расположения какого-нибудь рода, вида, популяции или другого таксономического подразделения растений или животных.

Архивно-маточные плантации — плантации, создаваемые с целью сохранения генетического фонда отобранных ценных форм древесных пород (например, плюсовых деревьев) на основе применения вегетативных способов размножения (чаще прививкой). Архивно-маточные плантации могут являться основой (маточной плантацией) для закладки лесосеменной плантации, используются для заготовки черенков, проведения работ по искусственному скрещиванию как основной элемент организации испытания плюсовых деревьев и др.

Блок — часть опыта (площади, территории), в которой расположено по одной делянке нескольких из испытываемых вариантов. Полный блок содержит все варианты опыта.

Вариант — термин, обозначающий популяцию, клон, агротехнический прием, условия выращивания или другие условные градации опыта, отличающиеся друг от друга и принимаемые за единицу опыта.

Варианта — значения любого вариационного ряда, который составлен по какому-либо количественному признаку.

Варияция — различия между единицами, составляющими некоторую совокупность.

Вид биологический — основная систематическая единица, реально существующая и занимающая определенный ареал. Представляет собой совокупность морфологически сходных особей, родственных по происхождению и комплексу наследственных признаков, качественно отличающихся от признаков других видов.

Генеративные органы — органы, которые связаны с осуществлением полового процесса.

Генотип — совокупность всех локализованных в хромосомах генов организма, его наследственная материальная основа. Генотип определяет норму реакции организма в изменяющихся условиях внешней среды, на основе взаимодействия с последними, формируя фенотипы особи.

Географические культуры — специальные сравнительные лесные культуры, создаваемые посевом или посадкой материала, который получен с популяций разного географического происхождения (разных proveniенций).

Гетерозис — увеличение мощности и жизнеспособности, повышения продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами.

Гибридизационные семенные плантации — лесосеменные плантации, закладываемые с целью получения гибридных семян F₁ поколения на основе использования преимущественно естественного скрещивания между различными видами, подвидами, экотипами.

Гибридизация — скрещивание между собой двух или нескольких форм, наследственно отличающихся по тому или иному признаку, или целому их комплексу. Различают гибридизацию естественную или спонтанную, наблюдаемую в природе, и искусственную. Искусственная гибридизация является в настоящее время одним из перспективных методов лесной селекции.

Гибридизация внутривидовая — скрещивание между формами, принадлежащими к одному виду. В лесной селекции термин чаще употребляется для обозначения скрещиваний на внутрипопуляционном уровне.

Гибриды — гетерозиготные особи, которые возникли в результате скрещивания генетически различных форм.

Дисперсионный анализ — математический анализ рассеяния опытных данных, при котором устанавливается роль отдельных факторов или их взаимодействия в изменчивости того или иного учитываемого в эксперименте признака.

Жизнеспособность пыльцы — показатель, выражающий среднее количество (процент) нормальных жизненных пыльцевых зерен от общего их количества.

Изменчивость — процесс возникновения различий между особями по ряду признаков тела или отдельных его органов (размеры, форма, окраска, химический состав и прочее) и их функции. Изменчивость наряду с наследственностью и отбором является основой органической эволюции.

Изоляция плантаций — термин применяется в лесной селекции для обозначения условий, предотвращающих процесс опыления лесосеменных плантаций нежелательной пылью, главным образом от естественных насаждений.

Изоляция (популяция) — условия, предотвращающие скрещивание между популяциями. Различают популяцию географическую, связанную с существованием естественных географических барьеров, экологическую, обусловленную приуроченностью популяции к разным местообитаниям, изоляцию фенологическую, вызванную не совпадением сроков цветения, и изоляцию генетическую, обусловленную наличием различных генетических барьеров, препятствующих протеканию нормального процесса оплодотворения и развития семян.

Интродукция — перенос в какую-либо страну или область видов или форм растений, которые раньше здесь не произрастали.

"Камбием на камбий" — прививка вприклад, разработанная В. И. Долголиковым. Один из основных способов прививки хвойных пород. Основное отличие этого способа от способа "сердцевинной на камбий" заключается в том, что на черенке (привое) срез выполняется не по сердцевине, а по камбию, так же как на подвое. Способ применяется, когда черенки привоя по толщине равны или несколько толще побега подвоя.

Климатип — экотип, который сформировался под действием определенных климатических условий. Чем больше ареал у вида и разнообразнее климатические условия, тем из большего количества климатипов состоит вид.

Клон — потомство, полученное от одной сходной особи путем вегетативного размножения или апомиксиса. Все особи клона генетически идентичны, поэтому при отсутствии мутаций отбор внутри клона не эффективен.

Клоновый отбор — искусственный методический отбор наилучших клонов при их испытании для дальнейшего размножения вегетативным путем. Применяется для древесных пород, размножаемых в промышленных масштабах на основе вегетативного способа размножения.

Корреляция — связь между вариантами двух разных признаков, когда каждому значению одного из них (фактический признак) сопутствует неопределенное количество значений другого признака (результативный признак), но в целом средние значения второго признака зависят от величины первого.

Критерий Стьюдента — (t -критерий) — критерий существенности разницы между сравниваемыми средними.

Критерий Фишера — (F -критерий) — критерий существенности индивидуального или совместного влияния изучаемых факторов на конечный результат эксперимента.

Лесное семеноводство — отрасль лесного хозяйства, в задачу которой входит получение и воспроизводство семян древесных пород с ценными наследственными свойствами.

Лесосеменное районирование — регламентация географического и

экологического ареала использования семян при искусственном лесовосстановлении.

Лесосеменные плантации — искусственно создаваемых на основе применения различных методов селекции насаждений, предназначенные для получения семян с ценными наследственными свойствами.

Методы селекции — методы, используемые в селекции. В лесной селекции основными методами являются отбор форм из естественного формового разнообразия древесных пород (аналитическая селекция) и гибридизация (синтетическая селекция).

Морфогенез — процесс образования и развития органов, частей и признаков растения, сопровождающийся дифференциацией клеток и тканей в онтогенезе.

Нормальные деревья — деревья со средними фенотипическими проявлениями хозяйственно-ценных свойств и признаков.

Нормальные насаждения — высокопродуктивные, среднепродуктивные насаждения среднего качества.

Опыление — естественное попадание или искусственное нанесение пыльцевых зерен на рыльца цветков.

Отбор — главный фактор эволюции, процесс, обеспечивающий дифференциальное воспроизведение различных генотипов в популяции. Отбор действует на фоне изменчивости, создаваемой мутациями, рекомбинациями и полиплоидией. Различают два основных вида отбора — естественный и искусственный.

Подвой — растение, на которое производится прививка.

Плюсовые деревья — деревья, которые в одинаковых условиях произрастания обладают повышенными хозяйственными признаками и свойствами. При отнесении деревьев к категории плюсовых значимость хозяйственных признаков оценивается по фенотипу. К хозяйственно ценным признакам относятся:

а) продуктивность (обычно превышение по диаметру должно быть не менее 30%, а по высоте не менее 10% по сравнению со средними значениями признака);

б) качество (отбираемые деревья должны характеризоваться высокой продуктивностью ствола, малой его сбеживостью, отсутствием кривизны, свилеватости, отличаться хорошей очищаемостью от сучьев и др.);

в) относительная оценка резистентности (отсутствие повреждений вредителями и болезнями).

Плюсовое насаждение — наиболее высокопродуктивные, высококачественные насаждения с максимальным для данных растительных условий участием в составе древостоя плюсовых и лучших деревьев и минимальным — минусовых деревьев.

Полиморфизм — формовое разнообразие в популяции, обусловленное генетической изменчивостью.

Полусибсы — группа особей, имеющих одного известного родителя.

Популяция — совокупность особей одного вида, заселяющих определенную территорию, свободно скрещивающихся друг с другом и в той или иной степени изолированных от других совокупностей. В практической селекции под популяцией понимают группу особей, имеющих наследственные различия.

Прививка — пересадка части одного растения (привоя) на другое растение (подвой).

Привой — часть растений, которая прививается на другое растение.

Признак — особенность или черта строения организма, единица морфологической дискретности его. Признак растений определяется путем глазомерной оценки, взвешивания или измерения.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Необходимость создания семенных плантаций клонами и семьями сосны северного происхождения в более южных условиях	5
Глава 2. Объекты и методики исследований	15
Глава 3. Реакция северных экотипов сосны на улучшение климатических условий произрастания	22
Глава 4. Синхронность пыления и "цветения" сосны различного географического происхождения	40
Глава 5. Особенности начальных этапов формирования генеративной сферы сосны северных экотипов в географических культурах	47
Глава 6. Качество семенного потомства сосны	69
Глава 7. Испытание спонтанного межгеографического потомства северных экотипов сосны	86
Глава 8. Рост северных экотипов сосны на лесосеменной плантации в Нижегородской области	101
Глава 9. Основные принципы организации лесосеменных плантаций северных экотипов сосны	111
Заключение	122
Список литературы	124
Перечень используемых специальных терминов	137

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

Наквасина Елена Николаевна
Бедрицкая Татьяна Васильевна

**СЕМЕННЫЕ ПЛАНТАЦИИ
СЕВЕРНЫХ ЭКОТИПОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ**

Монография

Зав. редакционно-издательским отделом **В. П. Базаркина**

Редактор **Л. М. Новицкая**

Фото на обложке **П. В. Тучина**

Изд. лиц. № 020050 от 23.12.96. Сдано в набор 19.04.99.
Подписано в печать 9.07.99. Бумага писчая. Формат 60×84/16.
Гарнитура Литературная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 8,37. Уч.-изд. л. 8,79. Тираж 500 экз. Заказ № 801

Издательство Поморского государственного университета имени М. В. Ломоносова.
163006, Архангельск, пр. Ломоносова, 6

Издательско-полиграфическое предприятие "Правда Севера".
163002, Архангельск, пр. Новгородский, 32, тел. 65-37-65