

880123

ПЛОДОНОШЕНИЕ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЛЕСА И ДРЕВЕСИНЫ ИМ. В. Н. СУКАЧЕВА

Т. П. НЕКРАСОВА, А. П. РЯБИНКОВ

ПЛОДОНОШЕНИЕ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ

*Ответственный редактор
д-р биол. наук И. Ю. Коропачинский*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Новосибирск · 1978

Подведены итоги многолетних исследований авторов и обобщены литературные материалы о плодоношении пихты сибирской в Западной Сибири. Рассматриваются биологические предпосылки плодоношения: строение кроны, роль специфичных для пихты межмутовочных побегов, эмбриология и фенология генеративных органов. Поэтапно исследованы закономерности формирования урожаев в связи с влиянием внешних факторов, выявлены категории и сроки потерь урожая шишек. Рассмотрена динамика урожаев, изменчивость шишек и семян. Выявлены категории дефектных семян, сильно снижающих посевные качества семян пихты. На основе существующей общепринятой системы предложены мероприятия по организации семенной базы пихты сибирской с учетом особенностей пихтовых древостоев и биологии этой породы.

Книга рассчитана на биологов, специалистов лесного хозяйства, преподавателей и студентов лесных учебных заведений.

ВВЕДЕНИЕ

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ldb.) — древнейший представитель семейства сосновых, один из компонентов темнохвойных лесов Сибири. Это крупное дерево с низкоопущенной пирамидальной кроной, достигающее высоты 30 м и диаметра 60—80 см.

Произрастает она совместно с кедром, елью, осиной, а в районах с наибольшими показателями относительного увлажнения образует чистые леса или имеет преобладание в составе пород (Назимова, 1975). Оптимальные условия для своего роста в Сибири пихта находит в предгорных и низкогорных районах Алтае-Саянской горной области.

Пихтовые леса в нашей стране занимают довольно большую площадь (около 18 млн. га) с общим запасом древесины свыше 3 млрд. м³ (Фалалеев, 1964), причем распространены они далеко неравномерно. Так, в Западной Сибири из 4234 тыс. га лесопокрываемых площадей (Салатова, 1958) более половины (2230,3 тыс. га) приходится на территорию Кемеровской области.

Древесина пихты сибирской используется в угольной промышленности на рудничную стойку; в других отраслях производства — на выработку целлюлозы, бумаги, искусственного волокна и т. п. Кроме древесины, пихта сибирская дает сырье для получения синтетической медицинской камфары, которая по своим лечебным свойствам не уступает натуральной, добываемой из камфарного дерева. Пихтовое масло имеет большой спрос в парфюмерном производстве и кинематографии. Из коры пихты добывается смола («пихтовый бальзам»), широко применяемая в оптической промышленности. В семенах содержится масло, пригодное для выработки высококачественных лаков. Хвоя и кора пихты обладают исключительными фитонцидными свойствами, что ставит ее древесной на одно из первых мест в санитарно-гигиеническом отношении. Молодые деревца пихты используются населением в качестве новогодних «елок» охотнее, чем ель сибирская. Все это ставит пихту сибирскую в ряд основных древесных пород нашей страны.

Крупнейшие массивы пихтовых лесов располагаются в сравнительно доступных районах, что создает условия для их интенсивной эксплуатации. Особенно сильно вырубается пихта на территориях, тяготеющих к угледобывающим центрам.

Возобновление пихты на лесосеках идет крайне медленно. Около 80% сплошных пихтовых вырубок восстанавливается через смену мягколиственными породами (Марадудин, 1968). Следовательно, усиление эксплуатации пихтовых лесов приводит к их сокращению и увеличению площадей малоценных насаждений. При таком положении естественно стремление лесоводов ускорить рост пихты на вырубках.

В Новосибирской области с этой целью засаживают вырубки в плужные борозды дичками, заготавливая их рано весной под пологом пихтовых древостоев. Опыт этот удачен: пихта хорошо приживается, но метод заготовки дичков очень трудоемок и не всегда обеспечивает хорошее качество саженцев, так как при заготовке может быть сильно нарушена их корневая система. Совершенно необходимо развивать семеноводство пихты и выращивать сеянцы в питомниках.

Однако организация семеноводства пихты сибирской затруднена периодичностью плодоношения, низкими посевными качествами семян, сложностью их заготовки ввиду быстрого рассыпания шишек. Отчасти эти отрицательные факторы связаны также с недостаточной изученностью особенностей плодоношения пихты.

В настоящей работе, обобщающей многолетние исследования авторов, сделана попытка всесторонне рассмотреть процессы и природные закономерности формирования урожая семян пихты, чтобы на этой основе рекомендовать пути преодоления указанных выше трудностей.

Собранный в книге материал дает научное представление о важнейшем биологическом процессе — половой репродукции, достаточно хорошо изученной у других хвойных пород, например у сосны, ели, лиственницы, но очень малоизвестной у пихты сибирской.

ГЛАВА I

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования, положенные в основу настоящей работы, проводились с 1957 по 1976 г. в пихтовых лесах Кемеровской, Новосибирской и Томской областей стационарным методом в сочетании с маршрутными наблюдениями.

Генеративные органы изучались по принципу их поэтапного развития (Кобранов, 1911). Визуальные фенологические наблюдения дополнялись данными микрофенологии. С этой целью изготавливались временные и постоянные препараты почек, микро- и мегастробилов, семян. Образцы фиксировались по Карнуа и Навашину, препараты изготавливались по общепринятым методикам (Навашин, 1936; Прозина, 1960). Фотографии цитоэмбриологических объектов получены с помощью микроскопа МБИ-6 и МБИ-3 и микрофотонасадкой МФН-12, при увеличении 7×10 , 7×20 , а картины мейоза при увеличении 15×40 с водной иммерсией. Пыльца проращивалась в камерах Ван-Тигема (Прозина, 1960) на растворах сахарозы разной концентрации в висячей капле при температуре 27° . Длина трубок измерялась с помощью окулярной линейки.

Изучение динамики и структуры урожаев проведено на пробных площадях, заложенных в пихтачах Салаирского кряжа, на территории Кемеровской (Прокопьевский и Промышленновский лесхозы) и Новосибирской (Тогучинский леспромхоз и Маслянинский лесхоз) областей. При выборе пробных площадей учитывалось разнообразие типов леса (Марадудин, 1968) и таксационных признаков древостоев (Фалалеев, 1964).

Исследования проведены в четырех наиболее характерных типах леса, занимающих около 77% пихтовых насаждений Сялаира (Рябинков, 1971), пихтачах кислично-мшистом, кустарниково-разнотравном, крупнотравном и папоротниковом.

В насаждениях каждого типа леса заложено от 3 до 7 пробных площадей. С учетом сложности строения пихтовых насаждений величина пробных площадей устанавливалась из расчета, чтобы на каждой из них было не менее 300 деревьев. Такое число деревьев, по мнению Э. Н. Фалалеева (1964),

обеспечивает высокую точность определения таксационных признаков древостоя пихты сибирской.

В связи с особенностями возрастного строения пихтачей, когда насаждения пихты в молодом возрасте (до 40 лет) практически не встречаются (Галиновский, 1937), а средний возраст их в большинстве случаев находится в пределах от 80 до 100 лет (Богдашин, 1935), пробные площади заложены в насаждениях со средним возрастом от 67 до 118 лет.

Изучение плодоношения пихты проводилось на модельных деревьях, выбираемых для каждой ступени толщины (1—5 деревьев) по методу пропорционального представительства, чтобы получить наиболее полное представление об участии каждой ступени в формировании урожая семян.

Для каждого модельного дерева отмечались особенности коры и кроны, определялась проекция кроны, высота первого мертвого и живого сучков, составлялась схема расположения соседних деревьев.

У спиленных деревьев определялся возраст, диаметр на высоте 1,3 м от шейки корня, общая высота, протяженность живой и плодоносящей части кроны. Описывалось состояние генеративных ярусов, их густота, характер распределения побегов и т. д.

Для определения возраста вступления деревьев в репродуктивную фазу развития использовалась та особенность пихты сибирской, что у нее после созревания шишки рассыпаются. Шишки пихты располагаются на побегах вертикально, и чтобы удержаться в таком положении, их стержни внизу сильно разрастаются и формируются очень прочными. Поэтому после рассыпания шишек оставшиеся на ветвях деревянистые стержни держатся длительное время, затем под действием осадков и ветра обламываются, но следы их сохраняются в течение всей жизни дерева.

Первые шишки появляются у пихты на второй от вершины мутовке, а по мере роста дерева женский ярус постоянно перемещается вверх, уступая место мужскому. Таким образом, след самой нижней шишки в кроне дерева показывает высоту появления первых шишек. На срубленных модельных деревьях отыскивался стержень самой нижней шишки или его след и измерялась высота, при которой дерево вступило в плодоношение. Если плодоношение началось в последние 10—15 лет, то возраст начала его определялся вычитанием от возраста дерева числа годовичных приростов, расположенных выше первой шишки. В случае, если дерево плодоносило более 15 лет, начало плодоношения определялось по графику хода роста ствола в высоту. Для этого на графике откладывалась высота прикрепления первой шишки, а возраст, соответствующий этой высоте, принимался за возраст начала репродуктивной фазы.

Для каждого модельного дерева выполнен анализ хода роста ствола. Обработка модельных деревьев проводилась по общепринятой в научных исследованиях методике (Анучин, 1960; Захаров, 1967).

Изучение динамики урожаев, индивидуальной изменчивости деревьев по урожайности и определение потерь потенциальных урожаев проводилось путем абсолютного учета следов на каждом срубленном дереве (Горчаковский, 1947, 1948, 1958) за 10—13 лет. Следы подразделялись на четыре категории: 1) почки, прекратившие свое развитие вскоре после закладки; 2) почки нормальных размеров, остановившиеся в развитии в конце вегетационного периода; 3) неразвившиеся шишки; 4) зрелые шишки. При помощи такого подсчета устанавливалась количественная сторона закладки женских почек, определяющая потенциально возможные урожаи шишек, и выявлялись потери потенциальных урожаев на различных стадиях его формирования. Абсолютный учет следов позволяет установить приуроченность потерь урожаев к определенным годам, выявить деревья с высокой сохранностью потенциальных урожаев и рассчитать урожай шишек и семян на 1 га площади отдельно по ступеням толщины и по всему древостою.

С целью изучения индивидуальной изменчивости деревьев по величине шишек и исключения влияния на этот признак собственного возраста ветвей на каждом модельном образце производились обмеры длины и толщины всех шишек, сформировавшихся на второй и третьей мутовках от вершины. Для получения данных об изменчивости величины шишек в разные годы по такому же принципу отбирались и стержни, обмером которых выяснялась их длина в урожаях прошлых лет.

На некоторых деревьях обмеры длины и толщины шишек проведены по ярусам кроны с разделением на группы, различающиеся собственным возрастом шишконосных побегов.

При определении величины урожая особое внимание уделялось установлению выхода семян (по числу и весу) из каждой шишки в зависимости от ее величины. Для этого с каждого модельного дерева производились сборы шишек. В средний образец обычно бралось от 10 до 20 шишек, а с некоторых деревьев производился сбор всего урожая. Образец взвешивался, что давало возможность определить влажность шишек по датам сбора, и хранился в проветриваемом помещении. По истечении 2—3 мес. образцы шишек помещали на сутки в отопляемое помещение и в лабораторных условиях для каждой шишки определялись вес и длина, число и выход семян.

Для выявления наиболее ранних сроков сбора шишек летом 1970 г. на одной из пробных площадей в пихтаче кислич-

но-мшистом было подобрано шесть деревьев, возле которых устраивались приспособления для подъема в крону. В различные сроки, начиная с 5 августа, с исследуемых деревьев производились сборы по 10—20 шишек равномерно по кроне. Сразу после сбора шишки тщательно упаковывались, по истечении 1—1,5 ч взвешивались и оставлялись в хорошо вентилируемом помещении для дозревания. 15 октября образцы шишек были взвешены и подвергнуты анализу.

Образцы полученных семян отправлялись на Алтайскую лесосеменную станцию для определения их качества.

Обработка всех материалов исследования проведена статистическими методами (Плохинский, 1961; Доспехов, 1968; Хазанов, 1974). Для каждого признака находилась средняя арифметическая величина (M), ошибка среднего (m), точность (P). При сравнении одноименных признаков использовался критерий Стьюдента — Фишера (t), а для оценки взаимосвязи признаков применялись вычисленные коэффициенты корреляции (r). Для определения степени изменчивости признаков проводилось вычисление коэффициентов вариации (C), что дает более объективное по сравнению с методом лимитов представление об амплитуде изменчивости (Мамаев, 1968, 1969).

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КРОНЫ
И НАЧАЛО ПЛОДОНОШЕНИЯ

Урожай семян у древесных растений — результат сложного взаимодействия всех частей кроны и, следовательно, в значительной степени зависит от ее строения. Поэтому изучение вопросов плодоношения пихты сибирской проведено нами с учетом особенностей расположения различных побегов в кроне дерева.

Исследования строения кроны проводились на срубленных деревьях в возрасте от 17 до 140 лет. В кронах деревьев подсчитывалось количество мутовок, основных и межмутовочных ветвей, измерялись межмутовочные промежутки и длина ветвей. В каждой мутовке и межмутовочном промежутке отмеча-



Рис. Г. Женские побеги.

1 — стержни рассыпавшихся шишек; 2 — усохший в июне стробил.

лись возраст и пол составляющих ветвь побегов (годовых приростов). Пол побегов у пихты сибирской легко определить по следам генеративных органов: на женских побегах отчетливо видны стержни от рассыпавшихся шишек (рис. 1), длительное время остаются различимыми следы и на мужских побегах.

Сведения, полученные при детальном анализе строения кроны, позволяют судить не только о количественном соотношении разных типов побегов в кроне, но и раскрывают особенности их качественных изменений (длительность женской сексуализации, смена пола), а также воссоздают картину неравномерности урожая.

СТРОЕНИЕ КРОНЫ И ТИПЫ ПОБЕГОВ

Пирамидальная крона пихты сибирской отличается мутовчатым ветвлением, с большим количеством межмутовочных побегов. Верхние ветви обычно растут под острым углом к оси дерева, средние — под прямым, а нижние вследствие значительной длины сильно отклоняются от ствола и свисают к земле. В густых насаждениях нижние ветви из-за недостатка освещения часто отмирают и кроны деревьев оказываются несколько поднятыми над землей.

Кроны деревьев у пихты сибирской значительно отличаются друг от друга своей густотой, обусловленной различным содержанием межмутовочных ветвей. В качестве объективного признака густокронности можно использовать среднюю нагрузку одного метра оси дерева межмутовочными ветвями. У деревьев с типичной кроной она не превышает 50 ветвей, а у густокронных достигает 89.

Большая разница наблюдается и в количестве межмутовочных ветвей второго порядка. Для сравнения приведем данные о нагрузке ветвей межмутовочными побегами второго порядка на участке кроны последнего десятилетия. У типичных деревьев на одной ветви образуется в среднем от 0,7 до 3,5 межмутовочных побегов, в то время как у густокронных нагрузка ветвей — от 3,0 до 4,7 побега.

Некоторое совмещение этих показателей кроется в заведомо разном количестве ветвей первого порядка у типичных и густокронных деревьев, в результате нагрузка на ветви несколько выравнивается. В качестве наглядного примера количественной разницы межмутовочных побегов второго порядка можно привести абсолютное количество их у разных деревьев. Так, у типичных деревьев на участке кроны последнего десятилетия оно не превышает 250, а у густокронных достигает 654 побегов.

Такое строение кроны у деревьев пихты сибирской нельзя считать случайным, поскольку крона дерева представляет собой определенную систему, в которой каждый элемент играет особую роль.

Пихта сибирская, как и все представители семейства сосновых, — однодомное растение. Характерная черта цветения — раздельнополые стробилы, располагающиеся на побегах в разных частях кроны.

В связи с этим у пихты наблюдается явная разнокачественность побегов, проявляющаяся типом их сексуализации. Так же как у сосны обыкновенной и кедра сибирского (Некрасова, 1960б, 1972), у пихты наблюдается три типа побегов: ростовые, сложные ростовые+женские и ростовые+мужские.

Наиболее простые по своему строению — ростовые побеги: удлиненные, почти гладкие, с редкими волосками и спирально сидящей мягкой хвоей. На большинстве побегов хвоя скручена у основания и расположена настильно. В наиболее затененной части кроны она располагается в два ряда (гребенчато). Заканчивается ростовой побег терминальной почкой, обеспечивающей рост в следующем году.

Сложные побеги совмещают в себе ростовой стержень с хвоей и видоизмененными побегами следующего порядка в виде микро- и мегастробиллов, несущих уже генеративные функции. На этом основании некоторые авторы (Артемов, 1976) выделяют микростробилы и женские шишки в самостоятельные типы побегов.

Сложные ростовые+женские (кратко — женские) побеги отличаются от ростовых жесткой хвоей, отходящей в сторону почти под прямым углом, и наличием одной или нескольких вертикально расположенных женских шишек. В первый год образования такого побега на нем закладываются генеративные женские почки, из которых весной следующего года появляются шишки, созревающие осенью (рис. 2.). Таким образом, женский побег выполняет генеративную функцию только в течение двух лет, в дальнейшем он превращается в ростовой и шишки появляются на приросте следующего года.

На нижней стороне сложных ростовых+мужских (кратко — мужских) побегов располагаются микроспорофилловые колоски от основания и в зависимости от обилия закладки до половины побега или до его вершины (рис. 3). Мужские побеги существуют в качестве генеративных также только два неполных года, уступая эти функции приросту следующего года.

Иногда в кроне дерева можно обнаружить обоуполые побеги, характерные для семейства сосновых (Chamberlain, 1935), однако на таких побегах получают полное развитие генеративные зачатки обычно только одного пола.



Рис. 2. Женская ветвь.

1 — женская генеративная почка; 2 — созревающие шишки.

Побеги каждого типа занимают характерное место в кроне дерева. Женские побеги появляются на хорошо развитых ветвях в верхней части кроны, образуя женский генеративный ярус, который занимает от 4 до 10 верхних мутовок и имеет протяженность 1,4—2,2 м, иногда до 3,5 м.

Мужской ярус занимает 10—20 мутовок в средней части кроны. 1—2 мутовки между женским и мужским генеративными ярусами представляют смешанный ярус. Здесь на наиболее сильных побегах образуются шишки, а более слабые несут микроспорофилловые колоски. Как правило, основные



Рис. 3. Мужская ветвь.

1 — микростробилы перед цветением; 2 — остатки микростробиллов прошлого года.

ветви смешанного генеративного яруса еще образуют женские побеги, а большинство межмутовочных ветвей, даже расположенных гораздо выше по кроне, бывают уже полностью покрыты мужскими побегами.

Нижняя часть кроны представлена только ростовыми побегами. Ростовый ярус обычно имеет протяженность около 5—10 м.

НАЧАЛО РЕПРОДУКТИВНОЙ ФАЗЫ У ДЕРЕВЬЕВ

Переход от вегетативного роста к репродуктивному развитию наступает на определенной стадии онтогенеза, он представляет «наиболее крупные структурные и физиологические изменения в жизни растений» (Энгельс, 1953) и имеет ряд видовых особенностей, раскрытие которых в естественных условиях дает основу к разработке мероприятий по получению ранних и устойчивых урожаев в искусственных насаждениях.

Для организации лесосеменного дела пихты сибирской важно установить тот низший возраст, при достижении которого отдельные деревья и древостой в целом вступают в репродуктивную фазу развития. Хотя по данному вопросу мнения большинства авторов разноречивы, они сходятся в том, что для пихты сибирской характерно позднее вступление в фазу плодоношения (Каппер, 1954; Гроздов, 1960; Фалалеев, 1964; Лисенков, 1965; Мищенко, 1966; Нухимовская, 1971).

Наши исследования показали, что начало плодоношения у разных деревьев значительно растянуто во времени. Возрастные границы начала репродуктивной фазы — 22—105 лет (рис. 4), но наиболее часто встречаются деревья, вступившие в плодоношение в возрасте 41—60 лет.

Если анализировать начало плодоношения отдельных деревьев по типам леса, то обнаруживается значительная разница в возрастах вступления в репродуктивную фазу. В пихтацие кислочно-мшистом деревья сравнительно рано и активно вступают в плодоношение (25—65 лет). В этом

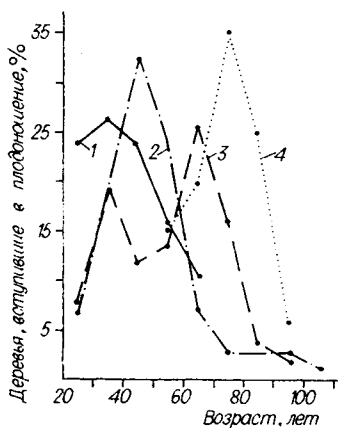


Рис. 4. Возраст вступления деревьев в репродуктивную фазу по типам пихтаци.

1 — кислочно-мшистый; 2 — крупнотравный; 3 — кустарничково-фашиотравный; 4 — палоротниковый.

Возраст вступления деревьев в репродуктивную фазу

Тип пихтача	М ± m, лет	С Р		Степень надежно- сти
		%		
Кислично-мшистый	41 ± 2,1	31,6	5,13	19,5
Крупнотравный	50 ± 2,0	33,2	3,94	25,4
Кустарниково-разнотравный	55 ± 2,5	33,0	4,61	21,6
Папоротниковый	73 ± 2,7	16,5	3,67	27,1

типе леса в возрасте до 50 лет начинает плодоносить 73% деревьев. В пихтаче папоротниковом начало плодоношения значительно сдвигается в сторону увеличения возраста: 80% деревьев вступают в плодоношение в возрасте от 60 до 90 лет. В переходных условиях (пихтач крупнотравный и кустарниково-разнотравный) вступление в плодоношение идет менее активно (от 25 до 105 лет). Большинство деревьев впервые образуют шишки в возрасте 40—70 лет. Для сравнения результатов по типам леса проведена статистическая обработка материалов (табл. 1).

Полученные средние значения возраста начала плодоношения по типам леса надежны, что видно из соотношений средних и их ошибок. Показатели точности полученных средних хорошие ($P < 4\%$) и вполне удовлетворительные ($P = 4—6\%$) (Доспехов, 1968).

В средних возрастах начала плодоношения по типам леса имеются существенные и надежные различия, и только между пихтачом крупнотравным и пихтачом кустарниково-разнотравным разница незначительна ($t = 1,55$).

Обращает внимание тот факт, что увеличение среднего возраста вступления в плодоношение пихты сибирской по типам леса от пихтача кислично-мшистого к пихтачу папоротниковому соответствует таким же изменениям средних классов бонитета рассматриваемых типов. Эта связь особенно хорошо прослеживается на рис. 5.

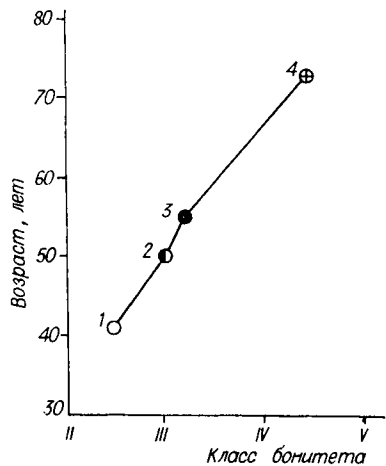


Рис. 5. Связь возраста вступления в репродуктивную фазу со средним классом бонитета. Усл. обозн. см. рис. 4.

В пределах каждого типа леса средний возраст вступления деревьев в фазу плодоношения на отдельных пробных площадях также подчиняется этой закономерности. Средний возраст древостоев по пробным площадям располагается соответственно их бонитетам, независимо от типа леса, сохраняя тенденцию к увеличению с ухудшением продуктивности условий местопроизрастания (рис. 6). Это свидетельствует о том, что при соответствии условий местопроизрастания экологическим потребностям пихты сибирской древостой вступает в репродуктивную фазу в более молодом возрасте.

Известно, что возрастным изменениям растений соответствуют закономерные изменения морфологических признаков вегетативных органов (Кренке, 1940). Следовательно, к началу плодоношения, которое у пихты наступает в довольно высоком возрасте, деревья достигают каких-то определенных параметров. Выяснение этих параметров имеет не меньшее значение, чем установление самих возрастов.

Исследование этого вопроса показывает, что вступление деревьев в репродуктивную фазу происходит при достижении ими различных высот: минимальная высота 4,9, максимальная — 15,5 м. Однако подавляющая часть деревьев (50—60%) переходит в репродуктивную фазу развития при высоте 7—10 м (рис. 7).

Результаты статистической обработки (табл. 2) позволяют сделать вывод о надежности полученных средних значений. В отличие от возраста существенных различий высот для

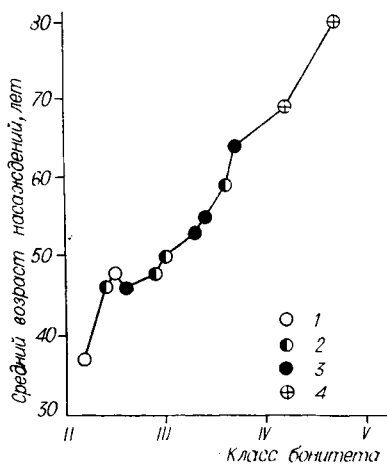


Рис. 6. Связь среднего возраста начала репродуктивной фазы с классом бонитета на пробных площадях по типам леса. Усл. обозн. см. рис. 4.

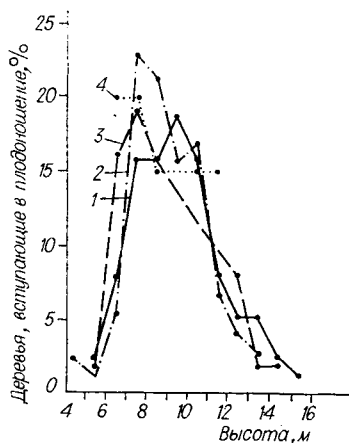


Рис. 7. Вступление деревьев в репродуктивную фазу в зависимости от высоты. Усл. обозн. см. рис. 4.

Высота деревьев при вступлении в репродуктивную фазу

Тип пихтача	$M \pm m$, м	%		Степень надежности
		C	P	
Кислично-мшистый	$9,71 \pm 0,39$	25,0	4,01	24,1
Крупнотравный	$9,08 \pm 0,32$	21,5	2,54	39,4
Кустарниково-разнотравный	$9,12 \pm 0,30$	23,4	3,28	30,2
Папоротниковый	$8,85 \pm 0,40$	20,6	5,51	22,0

разных типов леса не наблюдается. Это приводит к предположению о более тесной связи начала репродуктивной фазы у пихты с высотой деревьев, чем с их возрастом, что подтверждается и коэффициентами вариации этих признаков. Изменчивость высот начала плодоношения ни по одному типу не превышает 25% (см. табл. 2), в то время как коэффициент вариации по возрасту достигает 33%' (см. табл. 1).

На рис. 8 представлена наглядная картина более тесной по сравнению с возрастом связи начала репродуктивной фазы с высотой деревьев для пихтача кустарниково-разнотравного. Подобное положение наблюдается и в пределах других типов леса.

Вступление деревьев в фазу репродукции при достижении высоты 7—10 м объясняется, по-видимому, экологическими особенностями данной породы. Пихта сибирская — одна из наиболее теневыносливых пород. Она образует вертикальные сомкнутые насаждения с расположением крон в нескольких слабо выраженных ярусах. Довольно густые кроны сильно задерживают доступ света под полог и внутреннюю часть кроны, а так как свет — один из факторов, обуславливающих плодоношение (Огиевский, 1898; Фомичев, 1903; Тольский, 1912; Кобранов, 1922; Graybill, 1923; Gorley, Howlett, 1941; Messer, 1948), у пихты сибирской в процессе эволюции развилась способность образовывать шишки только в верхней части кроны. Вертикальное положение шишек также обеспечивает им луч-

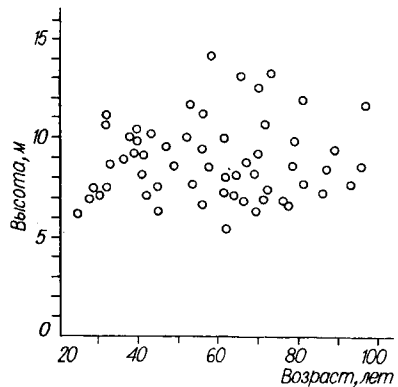


Рис. 8. Соотношение возраста и высоты деревьев при вступлении их в репродуктивную фазу (пихтач кустарниково-разнотравный).

шее освещение. Даже в условиях одиночного стояния деревьев шишки никогда не образуются на ветвях средней части кроны.

Начало репродуктивной фазы в пихтовых насаждениях, отличающихся ступенчато-вертикальной сомкнутостью полога, видимо, связано с выходом деревьев в зону нормальной светообеспеченности, а высота деревьев в 7—10 м способствует процессам сексуализации побегов. Кроме этого, названные высоты могут быть барьером, когда нарушаются корнелистовые взаимодействия, что стимулирует наступление репродуктивной фазы (Казарян, 1969).

В литературе неоднократно указывалось на значительную и довольно устойчивую связь между диаметром и высотой деревьев и насаждении (Тюрин, 1923а, б; Тарашкевич, 1924; Третьяков, 1927; и др). Следовательно, если известна высота дерева, то диаметр ориентировочно можно представить. Однако точные сведения о диаметре, при достижении которого у пихты начинается плодоношение, представляют определенный интерес, так как этот таксационный признак проще других поддается измерению.

На рис. 9 представлено три таксационных признака деревьев при вступлении в репродукцию в пихтаче крупнотравном: возраст, высота и диаметр. Анализ показывает, что диаметр, при котором пихта вступает в репродуктивную фазу, в данном типе леса 7—20 см, а для большинства деревьев — 8—18 см. Подобные результаты получены и по другим типам леса.

Для более полного представления об этом признаке вычислены статистические показатели диаметров начала плодоношения по четырем изучаемым типам леса (табл. 3). При сравнении обращает на себя внимание большая близость средних диаметров начала плодоношения по всем типам леса.

Анализ табл. 3 показывает, что полученные средние диаметры довольно точные и вполне надежные. Существенной разницы в средних диаметрах, при достижении которых дре-

Таблица 3

Диаметры деревьев при переходе в репродуктивную фазу

Тип пихтача	$M \pm m$, см	С		Степень надежности
		%		
Кислично-мшистый	$11,4 \pm 0,38$	20,5	3,32	30,0
Крупнотравный	$11,6 \pm 0,27$	20,1	2,32	43,0
Кустарниково-разнотравный .	$11,1 \pm 0,30$	19,5	2,70	37,0
Папоротниковый	$12,2 \pm 0,58$	21,6	4,76	21,0

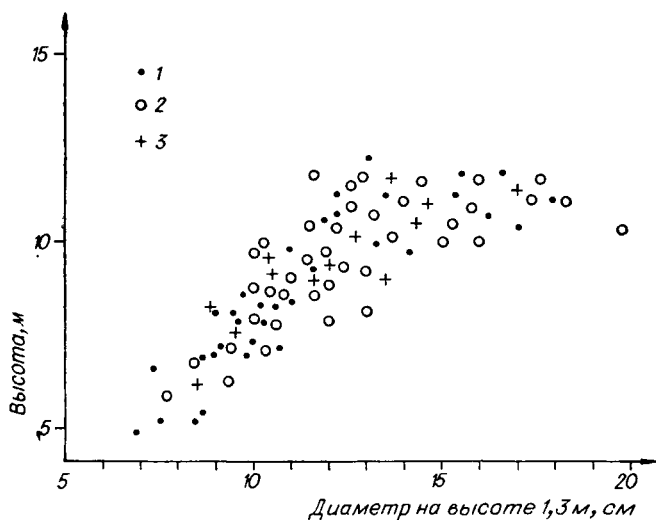


Рис. 9. Таксационные признаки деревьев при вступлении в репродуктивную фазу (пихтач крупнотравный).
 Возраст деревьев: 1 — до 40 лет; 2 — от 41 до 60; 3 — старше 60 лет.

востой пихты вступают в репродуктивную фазу, для изучаемых типов пихтачей так же не наблюдается. Изменчивость по диаметру во всех типах леса очень близка ($C=19,5-21,6\%$) и практически находится в тех же пределах, как и изменчивость по высоте. Это подтверждается и полученными коэффициентами корреляции между высотами и диаметрами вступающих в репродукцию деревьев (от $0,795 \pm 0,086$ до $0,887 \pm 0,038$).

Таким образом, в естественных условиях для «возникновения физиологической подготовленности к образованию органов цветения» (Чайлахян, 1964) ко времени перехода в репродуктивную фазу деревья должны достигнуть определенных морфологических размеров.

Возраст и высота характеризуют интенсивность роста деревьев, а проблема соотношения роста и генеративного развития, как отмечалось ранее (Некрасова, 1973б), имеет первостепенное значение для разработки научных основ регулирования урожая лесных пород. Замечается следующая закономерность: в типах леса, где плодоношение наступает в более раннем возрасте, вступающие в эту фазу деревья имеют большую среднюю высоту. Так, в пихтаче кислично-мшистом при среднем возрасте $41 \pm 2,1$ лет средняя высота $9,71 \pm 0,39$ м, в то время как в пихтаче папоротниковом средний возраст $73 \pm 2,7$ лет при высоте $8,85 \pm 0,40$ м.

Такая связь становится более понятной, если учесть, что пихтач кислично-мшистый — более производительный по сравнению с пихтачом папоротниковым, а в лучших условиях древостой быстрее растет и развивается. Этот вывод находит подтверждение и в соотношении средних возрастов и высот начала плодоношения на разных пробных площадях в пределах одного типа леса (табл. 4).

Даже в пределах одного типа леса средний возраст начала репродуктивной фазы деревьев ниже на тех пробных площадях, где пихта растет более интенсивно (табл. 4). Значительное влияние условий роста на переход растений к репродуктивному развитию отмечается в работах по изучению плодоношения у дуба (Кулиев, 1966), бука (Коваль, 1969), кедра (Ирошников, 1963а, б; Ирошников и др., 1963; Игнатенко, 1966; Костенко, 1970).

Средняя высота деревьев при вступлении их в фазу плодоношения с ухудшением условий местопроизрастания уменьшается (см. табл. 4).

Для выяснения корреляционных связей между высотой и возрастом вступающих в репродукцию деревьев по каждой пробной площади отдельно и по типам леса в целом вычислены коэффициенты корреляции. Полученные коэффициенты и их ошибки (от $0,082 \pm 0,139$ до $0,196 \pm 0,156$) говорят об отсутствии какой-либо определенной связи между высотой и возрастом начала плодоношения пихты сибирской в однородных условиях местопроизрастания (рис. 9).

Отсутствие указанной связи находит объяснение в воздействии многих факторов на проявление репродуктивной способности деревьев. Здесь в значительной степени сказывается расположение дерева по отношению к соседним, отчего зависит степень обеспеченности почвенным и воздушным питанием, а также развитие кроны, что имеет огромное значение для начала репродуктивной фазы у деревьев (Гусев, 1963).

Т а б л и ц а 4

Средний возраст и высота деревьев при вступлении в репродукцию на пробных площадях пихтача крупнотравного

Пробная площадь	Средний признак			Начало плодоношения	
	возраст, лет	высота, м	класс бонитета*	возраст, лет	высота, м
3	67	16,6	II, 3	46	9,8
2	70	15,0	II, 8	48	9,1
1	74	15,5	III, 1	50	8,7
6	80	14,9	III, 6	59	8,5

* Средние классы бонитетов определены по таблицам хода роста сомкнутых насаждений пихты сибирской в Кемеровской области (Карпенко, 1967).

Большое влияние на таксационные признаки при вступлении в фазу плодоношения оказывают условия развития дерева. Для древостоев пихты сибирской характерна разновозрастность. Молодняки формируются в недрах старого разрушающегося насаждения, и после разрушения старого древостоя на месте его остается насаждение в возрасте 40—50 лет (Фалалеев, 1963). Благодаря значительной теневыносливости пихта может длительное время находиться под густым древесным пологом, а при благоприятном изменении условий освещенности она заметно усиливает свой рост и нормально развивается.

Анализ хода роста модельных деревьев, взятых для определения таксационных признаков начала плодоношения, показывает, что около 55% от их числа испытали угнетение в различные периоды жизни. Эти задержки в росте, естественно, сказываются на возрасте и высоте деревьев, вступающих в фазу плодоношения, так как возможности и характер индивидуального развития растения определяются его наследственностью, но эти возможности могут проявиться по-разному в зависимости от условий внешней среды (Лобашев, 1963).

Рассмотрим влияние особенностей хода роста отдельных деревьев пихты на высоту и возраст начала плодоношения (рис. 10). Деревья 17 и 6, быстро растущие и не имевшие задержек в росте, раньше других вступают в репродуктивную фазу (соответственно 25 и 32 года). Несколько отставшие в росте в первые десятилетия деревья 3 и 11 начали плодоносить позднее (49 и 55 лет). Сильно же угнетенные в молодом возрасте деревья 1 и 12 обрели способность к плодоношению в довольно высоком возрасте (82 и 95 лет).

Представленные на рис. 10 деревья различаются не только по интенсивности роста в высоту, но и по возрасту вступления в репродуктивную фазу, что и обуславливает разную высоту начала плодоношения. Деревья 1 и 12, испытавшие на протяжении своей жизни длительное угнетение в молодости и вторичное угнетение в IV—V классах возраста, вступили в репродуктивную фазу при улучшении условий роста, которое пришлось на тот период, когда высота равна 7—9 м. При этом у дерева 1, первые

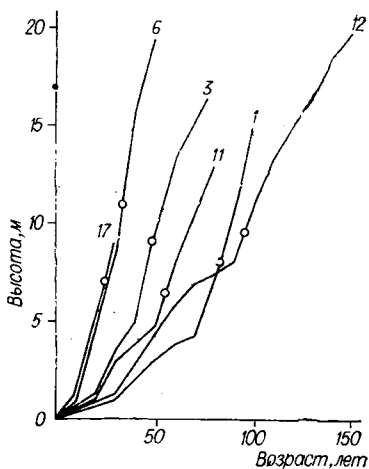


Рис. 10. Ход роста деревьев в высоту и начало плодоношения (пробная площадь 4).

70 лет росшего медленнее дерева 12, условия роста в последующие десятилетия резко улучшались, благодаря чему плодоношение у него наступило в более раннем возрасте и при меньшей высоте, чем у дерева 12. Более энергичный рост дерева 11 вызвал наступление плодоношения при высоте 6,5 м, так как к этому времени оно находилось уже в довольно большом возрасте.

Деревья, не испытывавшие угнетения и не задержавшиеся в росте, начинают плодоносить в возрасте 25—40 лет при достижении ими различной высоты, обусловленной, видимо, соседством окружающих деревьев и различной индивидуальной наследственностью. Так, кривые хода роста деревьев 17 и 6 идут почти параллельно друг другу, а плодоношение этих деревьев наступает при различных высотах (7,3 и 11,0 м). Оказывается, дерево 17 росло в окне пихтового древостоя радиусом около 7 м, а дерево 6 было окружено деревьями осины с диаметром 20—28 см, находящимися на расстоянии от 2,0 до 5,5 м. Такая окружающая обстановка вызвала у пихты бурный рост в высоту, а способность к плодоношению у нее появилась только при достижении высоты 11 м в возрасте 32 года.

Таким образом, возраст начала плодоношения зависит и от энергии роста, и от возраста деревьев. Оба эти фактора действуют в одном направлении, взаимно усиливая друг друга. Чем старше дерево и энергичнее его рост в высоту, тем при меньшей высоте оно начинает плодоносить. Определенные коррективы при этом вносят индивидуальные особенности дерева. Хорошее представление об этом дает таксационная характеристика двух пар деревьев, имеющих минимальные и максимальные значения возраста и высоты к моменту вступления их в плодоношение (табл. 5).

Высоты деревьев выступивших в плодоношении в самом молодом и старом возрастах, не выходят за пределы крайних значений высот в данном типе леса. Возраст же самого низкого и самого высокого дерева довольно близок между собой (см. табл. 5).

Таблица 5

Соотношение крайних значений возраста и высоты вступающих в репродукцию деревьев (пихтач крупнотравный)

Категория дерева	Пробная площадь	Модельное дерево	Начало плодоношения	
			возраст, лет	высота, м
Самое молодое . . .	2	17	22	6,6
» старое . . .	6	6	105	9,5
» низкое . . .	16	16	40	4,9
» высокое . . .	3	6	35	12,3

Как было замечено выше, возраст начала плодоношения в значительной мере определяется энергией роста дерева (см. рис. 10): чем круче идет кривая хода роста вверх, тем раньше дерево вступает в репродуктивную фазу.

Аналогичная картина наблюдается и при сравнении графиков хода роста деревьев по диаметру с возрастом начала плодоношения.

Вычисленные коэффициенты корреляции показывают на значительную степень связи между возрастом начала репродуктивной фазы и приростом дерева по высоте и диаметру: чем выше прирост по названным признакам, тем раньше у пихты начинается плодоношение (табл. 6).

Более раннее начало плодоношения у энергично растущих по высоте и диаметру сосенок отмечает и С. А. Ростовцев (1970). Результаты специальных исследований также показывают, что ускорение темпов роста вызывает у растений быстрый переход к плодоношению (Холодный, Кочерженко, 1948; Overbeek, 1946; Dennfer, 1950). На рис. 10 координата возраста начала плодоношения располагается на наиболее крутой части графика, которая обозначает прирост дерева по высоте за десятилетие, соответствующее началу плодоношения пихты. Прирост за предыдущее десятилетие значительно ниже, несколько снижается и последующий прирост.

Текущий прирост по высоте за 10-летие, в котором дерево вступило в репродуктивную фазу, в 1,8—2,2 раза больше среднего прироста дерева за весь предыдущий период его жизни и в 1,2—1,5 раза больше, чем прирост за 10-летие, предшествующее началу плодоношения. Таким образом, начало плодоношения у пихты сибирской совпадает с ее наиболее энергичным ростом.

Соотношения приростов по высоте, складывающиеся у пихты к началу плодоношения, приведены на рис. 11. Для большей сопоставимости результатов приросты здесь приведены не в абсолютных, а в относительных величинах (приросты за десятилетия, соответствующие началу плодоношения, приняты за 100%).

Т а б л и ц а 6

Связь возраста начала репродукции с приростом

Тип пихтача	Коэффициент корреляции	
	по высоте	по диаметру
Кислично-мшистый	$-0,679 \pm 0,088$	$-0,614 \pm 0,097$
Крупнотравный	$-0,599 \pm 0,076$	$-0,658 \pm 0,066$
Кустарниково-разнотравный	$-0,804 \pm 0,050$	$-0,796 \pm 0,051$
Папоротниковый	$-0,688 \pm 0,084$	$-0,667 \pm 0,089$

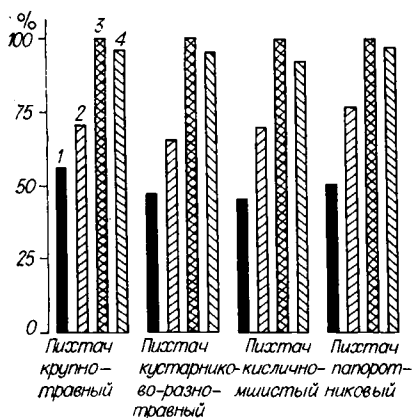


Рис. 11. Соотношение приростов.

1 — средние к началу плодоношения; 2 — в предыдущее 10-летие; 3 — приросты в годы начала плодоношения; 4 — в последующее 10-летие.

площадь 1 га затрачивается такое количество питательных веществ, какое требуется для образования древесной массы в 4—6 м³.

ОСОБЕННОСТИ ПЕРВОГО ПЕРИОДА ПЛОДОНОШЕНИЯ

Об интенсивности начального этапа плодоношения пихты сибирской в зависимости от типа леса судить затруднительно, так как нами было проанализировано всего 63 модельных дерева, вступивших в эту фазу в последнее десятилетие. Исследовать же данный вопрос на модельных деревьях, плодоносящих 20—30 и более лет, довольно опасно, так как истинная картина может быть искажена вследствие некоторой нечеткости следов и незначительности плодоношения в первые годы. Однако анализ плодоношения названных 63 деревьев позволяет сделать некоторые замечания по этому вопросу без детализации по типам леса.

Репродуктивная фаза у пихты сибирской, как правило, начинается с закладки небольшого количества (от 3 до 5—6%) генеративных женских зачатков в зависимости от состояния дерева и условий года.

У 51 дерева (81%) закладка первых генеративных зачатков совпала с годами наиболее благоприятной погоды (1963, 1965, 1968).

Характерная черта первого периода плодоношения — значительная индивидуальная изменчивость деревьев по частоте урожаев (табл. 7). Так, 52,3% деревьев плодоносило 2—3 го-

Во всех типах леса после начала плодоношения наблюдается снижение приростов по высоте на 4—8%, что связано, по-видимому, с изменением углеводного режима растений в результате плодоношения (Davis, 1957) и большой тратой пластических веществ на образование репродуктивных органов. Эта мысль находит подтверждение в исследованиях Г. Мессера (Ромедер, Шенбах, 1962), который, изучая плодоношение у различных хвойных пород, установил, что в семенной год на создание шишек и семян в насаждении пло-

Частота урожаев первого периода плодоношения

Показатель	Ед. изм.	Плодоносили подряд		Сделали перерыв в плодоношении						
		лет								
		3	2	1	2	3	4	5	6	
Деревья	шт.	12	21	8	10	4	3	3	2	
	%	19,0	33,3	12,7	15,9	6,3	4,8	4,8	3,3	
Средние	диаметр	см	10,8	10,5	9,3	9,0	8,5	7,2	7,2	7,4
	высота	м	9,8	9,1	8,9	9,0	8,9	7,0	7,4	7,5

да подряд. 28,6% деревьев после первого плодоношения сделали перерыв на 1—2 года и 19,1% деревьев после первого урожая отдыхали от 3 до 6 лет.

Неравномерность в частоте урожаев у молодых деревьев объясняется их окружением, разницей таксационных признаков (см. табл. 7), а следовательно, их общим физиологическим состоянием. Значительные перерывы после первого плодоношения наблюдаются у деревьев со сдавленными кронами, растущих в густых биогруппах. У деревьев же, растущих в окнах древостоя и имеющих хорошо развитые кроны, первый период плодоношения характеризуется бóльшей равномерностью.

У подавляющего большинства исследованных деревьев (97%) репродуктивная фаза начинается с женского «цветения», и только два дерева (3% от исследованных моделей) обнаружили в первый год и мужское и женское «цветение». Причем никаких особых отклонений ни в таксационных признаках, ни в своем окружении эти деревья не имели. Начала репродуктивной фазы с мужского «цветения» ни у одного дерева отмечено не было.

Первые 2—3 года плодоношения характерны образованием только женских генеративных зачатков, мужские почки появляются лишь на 3—5-й год после первого урожая шишек. Количество мужских зачатков также связано с общим состоянием дерева и кроны. С увеличением возраста, размеров дерева и продолжительности генеративной фазы цветение увеличивается.

Анализ цветения пяти модельных деревьев в первые годы плодоношения показывает постепенный переход от чисто женского цветения к смешанному (табл. 8).

Появление первых мужских побегов обычно наблюдается по всему мужскому ярусу, который в следующие годы все более покрывается побегами с микроспорофилловыми колосками. Первые 5—7 лет мужской генеративный ярус локали-

Изменение количества женских (числитель) и мужских (знаменатель) побегов в первые годы плодоношения

Номер дерева	Таксационный признак				Число побегов по годам				
	воз- раст, лет	Диам- метр, см	высота, м	размер кроны. м×м	1	2	3	4	5
1	31	9,0	8,7	2,0×2,0	<u>3</u>	—	—	<u>16</u>	<u>23</u>
					—			—	<u>47</u>
2	47	10,0	8,0	2,5×2,5	<u>4</u>	—	<u>15</u>	<u>25</u>	<u>43</u>
					—		—	<u>215</u>	<u>1037</u>
3	41	12,5	9,3	2,0×2,0	<u>5</u>	<u>9</u>	—	<u>17</u>	<u>26</u>
					—	—		<u>175</u>	<u>417</u>
4	56	15,3	11,0	2,0×3,0	<u>4</u>	<u>13</u>	—	<u>29</u>	<u>38</u>
					—	—		<u>390</u>	<u>1420</u>
5	35	14,2	10,1	3,4×3,7	<u>7</u>	<u>19</u>	<u>17</u>	—	<u>46</u>
					—	—	<u>91</u>		<u>2370</u>

зован в кроне, а женский занимает с каждым годом все большее число мутовок за счет побегов новых приростов. Затем мужской ярус начинает смещаться вверх, занимая наиболее старые (нижние) ветви женского яруса. Такое смещение ярусов вверх по кроне наблюдается в течение всей жизни дерева.

РОЛЬ ОСНОВНЫХ И МЕЖМУТОВОЧНЫХ ВЕТВЕЙ В ФОРМИРОВАНИИ УРОЖАЯ

Как отмечалось ранее, крона пихты состоит из основных ветвей, образующих мутовки, и межмутовочных; те и другие принимают участие в формировании урожая. Обращает на себя внимание разное количественное соотношение основных и межмутовочных ветвей за последние 10 лет в кронах деревьев в зависимости от длительности репродуктивной фазы.

Рассмотрим три категории деревьев: первая — не вступившие в фазу плодоношения, вторая — плодоносящие первые 10 лет, третья — плодоносящие более 15 лет.

Выяснено, что отношение основных ветвей к межмутовочным в последнем десятилетии составляет у деревьев первой категории $157,2 \pm 12,7\%$; второй — $83,5 \pm 5,2$; третьей — $45,3 \pm 3,4\%$. Изменчивость этого отношения у названных категорий деревьев довольно устойчива и находится в пределах от 24,0 до 31,2%.

Уменьшение относительного участия основных ветвей в формировании кроны плодоносящих деревьев связано с образованием большого количества межмутовочных побегов, в то время как число основных ветвей в мутовке для всех катего-

рий деревьев остается в обычных пределах (4—6 шт.). Увеличение же числа межмутовочных ветвей, видимо, связано с энергией плодоношения деревьев, поскольку оно идет параллельно с увеличением продолжительности репродуктивной фазы развития деревьев.

Выяснялась роль основных и межмутовочных ветвей в формировании урожая шишек у пихты сибирской.

Абсолютный учет следов генеративных органов показывает, что в плодоношении участвуют как основные, так и межмутовочные ветви. Урожай шишек, сформировавшихся на межмутовочных побегах, составляет 17,0—62,2% от всего урожая с дерева, при средней для 15 деревьев $42,8 \pm 3,1\%$ и коэффициенте вариации 28,5%. Такое значительное участие межмутовочных побегов в образовании урожая шишек у пихты связано только с преобладанием их числа над числом основных ветвей.

Если же сравнить закладку генеративных почек в среднем за год, то окажется, что на основных ветвях в $1,50 \pm 0,09$ раза больше почек, чем на межмутовочных. Коэффициент вариации равен 21,7%, что свидетельствует о большой устойчивости этого соотношения у разных деревьев. В среднем за год на межмутовочных ветвях закладывается $1,46 \pm 0,19$ женских почек, в то время как закладка почек на основных ветвях равна $2,20 \pm 0,31$.

Вместе с тем установлено, что энергия плодоношения одной и той же ветви непостоянна. В первый год на ней закладывается определенное число женских почек, на второй и третий год число заложенных почек увеличивается, после чего отмечается постепенное снижение энергии плодоношения (рис. 12).

Характер изменения энергии плодоношения ветви можно сравнить с изменением энергии плодоношения у дерева в целом. Начинается плодоношение у пихты с образования нескольких шишек, постепенно количество шишек возрастает, достигая максимума, а затем наступает падение урожая до полного прекращения плодоношения.

Наибольшее количество женских почек на одной и той же ветви образуется, как правило, на третий год ее жизни, а

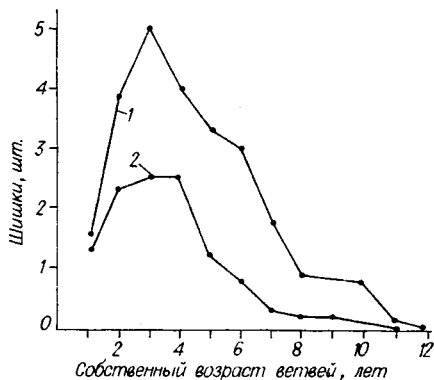


Рис. 12. Энергия плодоношения ветвей в зависимости от их возраста. Ветви: 1 — основные; 2 — межмутовочные.

всего за 2—4 года жизни основная ветвь приносит $58,0 \pm 3,3\%$, а межмутовочная — $68,2 \pm 1,9\%$ от числа шишек, образующихся на ней до полной смены женской сексуализации на мужскую. Такое распределение урожая по возрастам ветвей довольно устойчиво и характеризуется коэффициентами вариации для основных побегов $22,1\%$, а для межмутовочных — $11,2\%$. В связи с этим ежегодный урожай шишек у пихты сибирской располагается в основном в зоне 2—4-й мутовок от вершины дерева.

Неодинакова и продолжительность женской фазы сексуализации основных и межмутовочных ветвей. Выявлено, что межмутовочные ветви несколько раньше переходят в мужской тип по сравнению с основными. Продолжительность плодоношения межмутовочных побегов в среднем $4,57 \pm 0,15$ лет, а основных — $5,79 \pm 0,17$ при коэффициенте вариации соответ-



Рис. 13. Ветвь молодой пихты с четко выраженной мутовчатостью побегов.



Рис. 14. Межмутовочные побеги первого порядка в вершине молодого дерева.



Рис. 15. Межмутовочные побеги второго порядка на основной ветви.

ственно 12,7 и 11,3%. Основные ветви плодоносят на $20,5 \pm 2,2\%$ продолжительнее, чем межмутовочные (коэффициент вариации 10,8%).

Длительность плодоношения ветвей зависит от таксационных признаков дерева. Так, у группы деревьев с диаметром 24,3 см продолжительность плодоношения межмутовочных ветвей больше на 0,77 лет, а основных — на 0,49 лет по сравнению с группой деревьев, имеющих средний диаметр 15,8 см.

Следовательно, создание условий, способствующих росту пихты, дает реальные возможности повышения продолжительности плодоношения ветвей как основных, так и межмутовочных и, как следствие этого, увеличения урожайности деревьев.

Появление же большого количества межмутовочных ветвей на вершине кроны в возрасте семенной спелости следует рассматривать как приспособление пихты для дополнительного образования шишек при малой протяженности женского генеративного яруса, длина которого составляет 1,4—2,2 м.

Одновременно с увеличением количества межмутовочных

ветвей первого порядка при вступлении деревьев в репродуктивную фазу развития начинается массовое появление междуголовных ветвей второго порядка. Ветви неплодоносящего дерева имеют типично мутовчатое расположение боковых побегов (рис. 13), характерное и для нижней части кроны плодоносящего дерева. Междуголовные побеги второго порядка у молодых деревьев пихты — явление сравнительно редкое.

В зоне женского яруса у плодоносящей пихты имеется большое количество побегов, которые располагаются в промежутках мутовок на основных (рис. 14) и междуголовных ветвях первого порядка (рис. 15). Растут такие побеги вертикально, напоминая положение шишки, а на 4—5-й год благодаря значительному весу своей верхушки они несколько отклоняются от вертикального положения.

Проведенный учет показал, что на основных ветвях образуется в среднем $2,90 \pm 0,01$, а на междуголовных — $0,88 \pm 0,02$ таких побегов, с коэффициентами вариации соответственно 51,9 и 66,5%. Интересен тот факт, что после смены женской сексуализации на мужскую междуголовные побеги на ветвях больше не появляются.

Многие междуголовные побеги второго порядка уже в первые годы активно включаются в плодоношение и образуют дополнительное количество шишек к урожаю, формирующемуся на ветвях первого порядка.

ФОРМИРОВАНИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ

Распространенные у нас виды хвойных по длительности генеративного цикла могут быть подразделены на две группы. Ель, пихта и лиственница имеют 2-летний генеративный цикл; сосна, кедр сибирский, корейский и кедровый стланик — 3-летний. В понятие генеративного цикла мы включаем закладку и ранние этапы развития мужских и женских шишек, споро- и гаметогенез, опыление, оплодотворение, зиготогенез и все этапы развития семени до созревания.

У всех хвойных пород развитие генеративных органов начинается с закладки зачатков мужских и женских генеративных шишек летом, в год, предшествующий цветению. Весной заложенные структуры продолжают развитие, причем мужские шишки полностью завершают его рассеиванием пыльцы. Разница проявляется в темпах развития женских генеративных органов: у пихты, ели и лиственницы оно протекает быстро и завершается в одно лето, тогда как у сосны и кедра растягивается на два сезона. Между опылением и оплодотворением у видов первой группы проходит около месяца, у видов второй группы — около года. Генеративный цикл пихты сибирской завершается за 14 мес — с июля по сентябрь следующего года.

ЗАЛОЖЕНИЕ ЗАЧАТКОВ МУЖСКИХ И ЖЕНСКИХ ПОЧЕК

Зачатки пыльниковых шишек у пихты возникают на молодых побегах текущего года вскоре после прекращения их роста.

Существует строгая приуроченность пыльниковых шишек к морфологически нижней стороне побега (Некрасова, 1970), связанная с особенностями распределения эндогенных регуляторов роста, контролирующих рост и сексуализацию (Минина, 1974; Минина и др., 1975, 1976).

В конце июня — начале июля (в 1976 г. 22 июня) примордии пыльниковых шишек становятся видимыми простым гла-

зом. Они выглядят очень мелкими светло-зелеными точками, густо усеивающими нижнюю сторону побегов. При более тщательном рассмотрении можно убедиться, что каждый зачаток располагается в пазухе хвоинки. Микроскопирование показывает, что они представляют собой бугорки меристематической ткани, прикрытые покровными чешуйками. Высота конуса меристемы около 100, основание 200 мкм (рис. 16, а).

Уже к концу июля высота конуса удваивается, начинается дифференциация примордия. На его флангах возникают группы активно делящихся клеток, которые формируют выступы-зачатки будущих микроспорофиллов. Развитие идет настолько быстро, что уже в середине августа в микроспорофиллах образуются спорангии (рис. 16, б). Заполняющая их ткань на первых порах представляет однородную массу крупных клеток. Спорангии в нижних микроспорофиллах развиваются раньше верхних. Морфологически пыльниковая шишка представляет собой простой стробил (Allen, Owens, 1972).

Примордии микростробиллов у пихты нередко прекращают развитие на самых ранних стадиях, подобно тому, как это описано и для дуглассии (Allen, Owens, 1972). Причины остановки развития точно не установлены, возможно, они связаны с внутренней регуляцией процессов, но, безусловно, контролируются также и внешними факторами. Значение этого явления для динамики урожая семян показано в гл. IV.

В результате усиленных митозов в течение августа — сентября происходят разрастание спорангиев и внутренние преобразования, приводящие к возникновению первичного археспория. Ткань археспория состоит из крупных угловатых клеток с густой цитоплазмой, крупным ядром и несколькими ядрышками (рис. 16, в). В отдельные годы археспориальная ткань еще осенью распадается на части по 2—3 клетки, т. е. находится в состоянии, близком к началу мейоза. Полного обособления клеток (образования мейоцитов) с осени не наблюдается; обычно археспориальная ткань сохраняет целостность до весны. Поэтому можно с достаточной вероятностью считать, что у пихты мейоз всегда начинается и заканчивается весной, следовательно, по классификации (Eriksson, 1968) она относится к наиболее многочисленной третьей группе видов хвойных растений, к которой принадлежит большинство представителей семейства сосновых, за исключением лиственниц.

Зачатки женских почек возникают на однолетних побегах, на ветвях, составляющих вершину кроны. В противоположность мужским примордиям женских шишек приурочены к морфологически верхней стороне побегов и располагаются ближе к их основанию. Почки межмутовочных побегов, внешне очень похожие на женские, располагаются обычно выше по оси. Зачатки шишек закладываются как на основных, так и на межмутовочных побегах.

Закладка происходит в начале июля, примерно на две недели позже закладки мужских почек. В конце июля зачаток женской шишки достигает более 300 мкм в высоту и около 700 мкм в основании. Начинается дифференциация: на флангах апекса отчленяются спирально расположенные бугорки — зачатки будущих кроющих чешуй (брактей) (рис. 16, *г*). Этот процесс завершается примерно за 2 нед. В середине — последней декаде августа в пазухах кроющих чешуек начинают обозначаться вздутия будущих семенных чешуй (рис. 16, *д*). Уже в первой декаде сентября семенные чешуи достигают значительных размеров. Морфологически это видоизмененные латеральные побеги (Doak, 1935), а вся женская шишка — сложный стробил (Allen, Owens, 1972).

На этом первый цикл развития женской шишки заканчивается, митозы прекращаются, зачаток шишки вступает в период зимнего покоя. По внешнему виду женская почка пихты зимой представляет собой конусовидное образование высотой 5—6 и диаметром 4—5 мм. Многочисленные чешуйки и смола надежно защищают нежное содержимое почки от холода и высыхания.

МИКРО- И МЕГАСПОРОГЕНЕЗ

Весеннее развитие пыльниковых шишек (микростробиллов) начинается во второй половине — в конце апреля с наступлением теплых дней, когда температура воздуха достигает довольно высоких дневных максимумов.

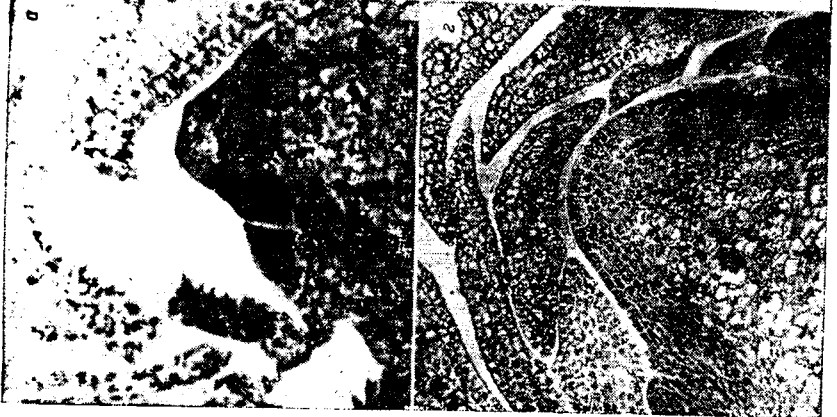
В это время микростробилы имеют вид овальных почек до 3 мм в высоту, покрытых чехлом сильно засмоленных коричневых чешуек. Число нормально развивающихся микростробиллов на побеге различно: от 2—3 на маленьких побегах в нижней части кроны до 25—27 на больших в верхней трети кроны; в среднем на побегах имеется 12—14 микростробиллов.

Под чешуйками помещается сочная светло-зеленая пыльниковая шишечка высотой около 2 мм, поверхность которой выглядит бугристой из-за расчленения выпуклостями микроспорofilлов.

В течение мая микростробилы активно растут, вследствие чего кроющие чешуи начинают расходиться. Первой высвобождается вершинка шишечки, она приобретает красновато-бурый цвет, который ей придают внутренние чешуйки. Спо-

Рис. 16. Формирование микро- и мегастробиллов.

а — примордий микростробила, 14.VII 1975; *б* — дифференцированный микростробил, видны спорангии, 15.VIII 1975; *в* — два спорангия, заполненные спорогенной тканью, 23.IX 1968; *г* — примордий мегастробила, 3.VIII 1968; *д* — дифференцированный примордий мегастробила, в пазухах кроющих чешуй появились зачатки семенных чешуй 9.IX 1968; *е* — спорангий заполнен мейоцитами, виден слой тапетума, 10.V 1975; *ж* — спорангий заполнен зрелой пылью, тапетум разрушен; 12.V 1974.



рангии изнутри выстланы слоем питающих клеток, называемых тапетумом. Во время созревания пыльцы тапетум разрушается (рис. 16, е, ж).

Постепенно микростробил все более и более освобождается от грубых наружных и от внутренних нежных чешуек, вырастает до размеров 8—9 мм в длину и 6—7 мм в диаметре. Зрелые микростробилы пихты сибирской имеют зеленовато-желтый цвет, иногда они на том же дереве красноватые.

После вылета пыльцы потемневшие, вялые и опустошенные микростробилы с раскрытыми спорангиями остаются на некоторое время на побегах, но затем постепенно опадают, оставляя след в виде чашечки чешуек, прикрывающих основание стробила. Позднее эти остатки теряют форму чашечки, но сохраняются еще несколько лет.

Перейдем к цитологическому описанию процессов. Клетки возникшего осенью археспория весной возобновляют свою активность. Как правило, подготовленность к мейозу с осени настолько велика, что весной предмейотический период проходит очень быстро при минимуме тепла. Уже в конце апреля — первых числах мая начинается распад археспориальной ткани на группы клеток, ядра хорошо окрашиваются, вокруг них нередко можно видеть зону прозрачной цитоплазмы. Вскоре происходит полное обособление клеток археспория и преобразование их в мейоциты. Последние имеют округлые очертания, иногда с одним вытянутым углом в виде отростка. Возможно, это остатки цитоплазматических каналов, через которые осуществлялись связи соседних клеток (Романов, Орлова, 1971; Рождественский, 1975).

По литературным данным, у сосны начало мейоза совпадает с обособлением мейоцитов (Козубов, 1974). То же самое наблюдается и у пихты сибирской. Обычно мейоз проходит в первых числах мая.

Мейоз у растений связан с чередованием поколений. Именно в мейозе происходит редукция числа хромосом, которая обеспечивает превращение диплоидного ядра ($2n$) в гаплоидное (n); с другой стороны, в профазе мейоза осуществляется конъюгация гомологичных хромосом, полученных от материнского и отцовского организмов. Ниже краткие сведения о мейозе изложены по А. И. Атабековой, Е. И. Устиновой (1971).

Цикл мейоза состоит из двух делений: первого — редукционного и второго, протекающего по типу митоза. Промежуточной между ними является интерфаза. Каждое из двух делений мейоза состоит из четырех фаз: профазы, метафазы, анафазы и телофазы, но по содержанию и внешнему проявлению они неодинаковы.

Профаза I — наиболее сложная. В течение ее различают пять этапов формирования мейотических хромосом.

Наиболее ранний этап профазы I — лептотена, характеризуется вначале беспорядочным расположением тонких нитей соматического числа хромосом ($2n$). В конце этапа намечается тенденция к упорядочению их расположения.

В зиготене в результате конъюгации хромосом образуются так называемые биваленты — пары гомологичных хроматидных нитей материнской и отцовской хромосом. Начинается спирализация хромосом.

В пахитене в результате спирализации хромосомы укорачиваются и утолщаются, происходит кроссинговер или обмен участками между гомологичными хроматидами.

В диплотене укорочение хромосом продолжается, но хроматиды отдаляются друг от друга, сохраняя связь в нескольких точках, так называемых хиазмах. Конъюгация и образование хиазм обеспечивают обмен участками хроматид.

Последний этап профазы I — диакинез, характеризующийся максимальным укорочением длины бивалентов вследствие усиленной спирализации хроматид (рис. 17, а). В конце диакинеза исчезает ядрышко, ядерная оболочка растворяется.

В метафазе I заканчивается формирование митотического аппарата, образуется веретено деления, хромосомы располагаются на экваторе веретена в одной плоскости, гомологичные хромосомы ориентированы к разным полюсам. В анафазе I происходит расхождение гомологичных хромосом к разным полюсам; в телофазе I хромосомы находятся в конденсированном состоянии у полюсов (рис. 17, б, в).

После интерфазы наступает второе деление мейоза, включающее те же этапы (рис. 17, г, д, е, ж), но теперь деление протекает по типу митоза. Оно заканчивается образованием тетрады спор, каждая из которых имеет гаплоидное число (n) хромосом. На этом заканчивается микроспорогенез.

Приведем некоторые наблюдения над ходом мейоза у пихты сибирской. По результатам ежедневного подсчета клеток по фазам развития на 10—11 ч утра в мае 1975 г. составлена табл. 9.

По характеру развития процессов весь цикл мейоза можно разделить на три периода: 1) начало мейоза, включает все этапы профазы до диакинеза; 2) апогей мейоза: диакинез, метафаза I, анафаза I и телофаза I; 3) конец мейоза, включает интерфазу и все фазы второго деления.

Наиболее продолжительна профазы мейоза. Например, в 1975 г. она длилась с 30 апреля до второй половины дня 4 мая. Остальные фазы первого деления заняли менее 2 сут (со второй половины 4 до утра 6 мая). Второе деление мейоза длилось немногим более 2 сут (6—7 и часть 8 мая).

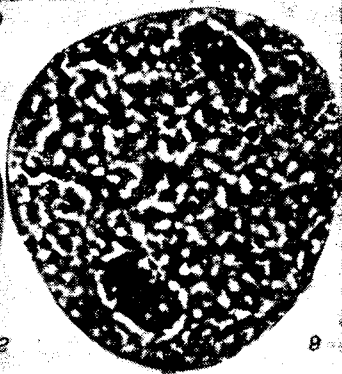
Таким образом, начало мейоза было наиболее растянутым, наиболее коротким в цикле мейоза было окончание первого деления (MI — TII).



1



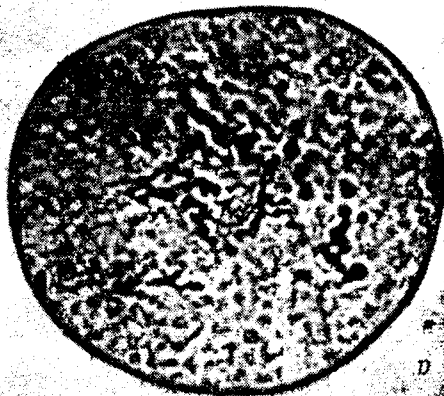
2



3



4



5

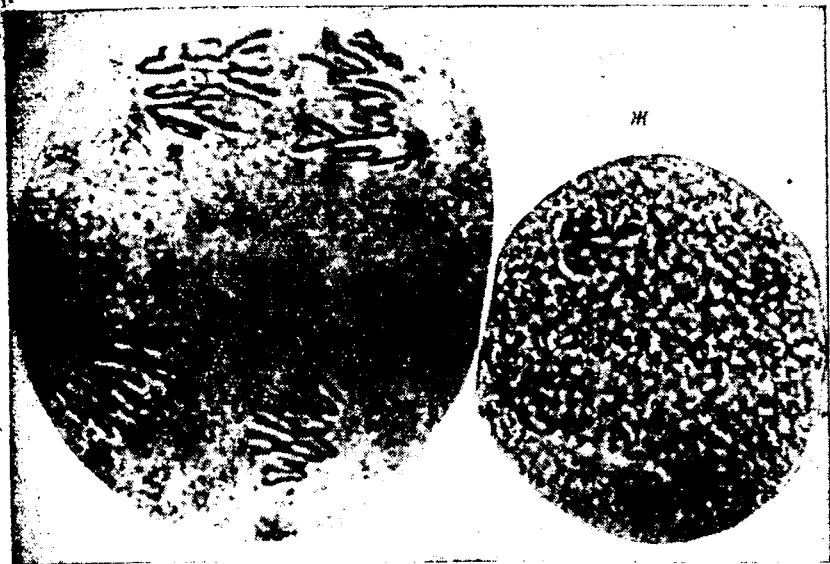


Рис. 17. Мейоз в мейоцитах пихты сибирской.

а — диакинез, 3.V 1975; б-в — телофаза I, 3.V 1975; г-д — ранняя анафаза II, 6.V 1975; е-ж — телофаза II, 6.V 1975.

В течение всего мейоза наблюдается неравномерность развития отдельных мейоцитов. В поле зрения микроскопа можно видеть клетки в самых разнообразных фазах развития. Более того, асинхронность деления наблюдается и в связанных между собой клетках, например одна клетка диады может быть в метафазе II, другая — в анафазе II.

Асинхронность развития мейоцитов, по-видимому, отражает неравные температурные и иные условия развития в разных спорангиях.

Во время прохождения фазы конца мейоза отмечено начало раскрытия вершинок микростробилов пихты вследствие расхождения чешуек. Раскрытие более половины стробила соответствует периоду распада тетрад. Эти признаки имеет смысл отметить как внешние знаки конца мейоза и микроспорогенеза в целом.

Развитие мейоза в разных частях одного стробила и в разных стробилах происходит неодновременно (табл. 10). Оно проходит быстрее в нижней и средней частях стробила и в нижних и средних стробилах побега, вероятно, в связи с их лучшим питанием.

У освободившихся из тетрад микроспор обычно очень быстро вырастают воздушные мешки. Иногда эти процессы почти сливаются во времени. Это дало основание некоторым авторам заключить, что именно давление воздушных мешков

Таблица 9

Соотношение клеток по стадиям мейоза в микростробилах пихты сибирской в 1975 г., %

Дата	Профаза		M I	A I	T I	Интер-фаза	M II	A II	T II	Тетрады	Микро-споры	Всего клеток
	начало	диакinesis										
2.V	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 017
3.V	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 755
4.V	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 053
5.V	38,6	12,6	20,8	8,0	4,0	16,0	—	—	—	—	—	1 459
6.V	—	17,7	0,6	1,5	3,1	7,6	51,7	4,2	4,5	4,2	4,9	2 148
7.V	0,1	—	—	0,02	0,1	3,6	0,02	0,06	0,5	95,6	—	4 646
8.V	—	—	—	—	—	1,2	—	—	0,6	98,2	—	167
9.V	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	—	500
10.V	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15,5	84,5	1 136
Всего . . .												14 881

разрывает оболочку тетрады (Ferguson, 1904). Возможно, это имеет место при благоприятных условиях прохождения мейоза, когда микроспоры и воздушные мешки начинают быстро расти еще в пределах оболочки тетрады. В этом случае давление воздушных мешков совпадает с процессом лизиса оболочки. У пихты наблюдалось иное: в 1975 г. при холодной погоде микроспоры вышли из тетрад без воздушных мешков, последние начали рост только через 5 дней, с 15—16 мая; в 1976 г. воздушные мешки у микроспор появились через 2 дня после их высвобождения из тетрад.

Диаметр зрелых тетрад 70—80 мкм. Молодые микроспоры, естественно, мельче (табл. 11).

Таблица 10

Соотношение клеток по фазам мейоза, %

Место взятия пробы	Профаза		T I	Интер-фаза	M II	A II	T II	Тетрады	Всего клеток
	начало	диакinesis							
Первый стробил									
низ	1,9	0,9	—	5,8	—	0,9	3,9	86,6	205
середина	—	—	—	17,7	—	—	—	82,3	151
верх	—	—	—	6,2	—	3,1	56,3	34,4	132
Второй стробил									
низ	—	—	—	5,8	—	—	2,2	92,0	288
середина	—	—	—	3,3	—	—	—	96,7	193
верх	—	—	3,0	8,4	—	—	4,2	84,4	171

Рост микроспор пихты сибирской, мкм

Дата	Состояние микроспор	$M \pm m$	C
12. V	Молодые, без воздушных мешков		
	длина тела	$49,4 \pm 0,63$	12,7
	высота »	$41,8 \pm 0,50$	12,0
17. V	Молодые, с узкими воздушными мешками		
	длина тела	$51,9 \pm 0,45$	8,6
	высота »	$44,8 \pm 0,28$	6,2
30. V	Закончившие рост, с нормальными воздушными мешками		
	длина тела	$84,1 \pm 0,46$	5,4
	высота »	$75,8 \pm 0,58$	7,6

В условиях 1975 г. рост микроспор и воздушных мешков у пихты сибирской наблюдался в основном после 17 мая, спустя более недели после окончания мейоза (см. табл. 11). При более теплой погоде рост начинается раньше.

Перейдем к описанию процессов в женских почках во время их весеннего развития. После перезимовки в мае зачаток женской шишки вначале представляет собой почку высотой до 8 мм, шириной в основании около 5 мм. Смола плотно прикрывает почку и только незадолго перед опылением смоляной покров исчезает, вершинка шишечки начинает освобождаться от чешуек. Однако шишечка росла и под покровом смолы, поэтому к моменту раскрытия она достигла уже 1,5 см в длину и 0,5 см в толщину. Вершинка шишечки тупая, чешуйки прижаты. Кроющие чешуи тонкозаостренные, книзу расширены, светло-зеленые. Острый кончик кроющей чешуи по краю пленчатый, ость ее темно-зеленая. Семенные чешуи очень маленькие, едва заметные простым глазом на фоне кроющей чешуи.

В результате возобновившейся митотической активности клеток в середине мая при средней температуре 10—15° на семенной чешуе формируется семяпочка (рис. 18, а). Вначале возникает женский археспорий в виде одной крупной удлиненной клетки. Это материнская клетка мегаспоры (рис. 18, б), вокруг которой вследствие быстрых клеточных делений образуются концентрически расположенные слои клеток. Внутренние слои образуют мегаспорангий или нуцеллус, а внешние — интегумент. В целом вся эта система представляет собой семяпочку. Внешне она выглядит слабой припухлостью на внутренней стороне семенной чешуйки (Allen, Owens, 1972).

Пространство между нуцеллусом и интегументом представляет собой пыльцевую камеру. Вершина ее ограничена

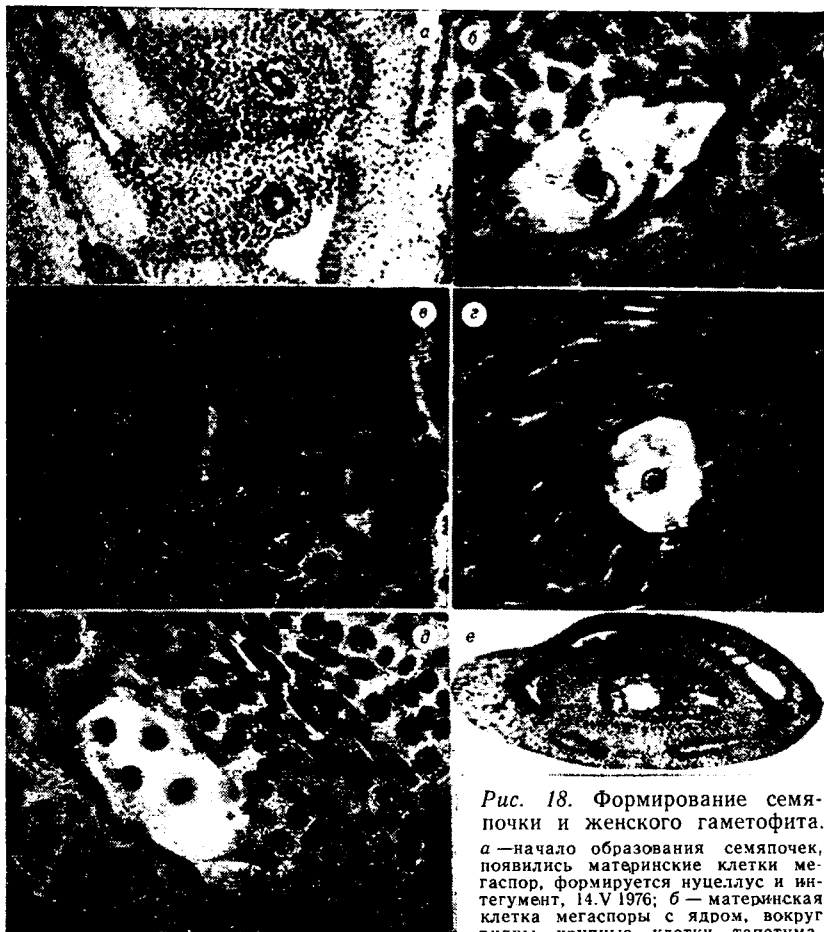


Рис. 18. Формирование семяпочки и женского гаметофита.

a — начало образования семяпочек, появились материнские клетки мегаспор, формируется нуцеллус и интегумент, 14.V 1976; *b* — материнская клетка мегаспоры с ядром, вокруг видны крупные клетки тапетума, 14.V 1976; *в* — тетрада мегаспор, расположение тетраэдрическое, 24.V 1976; *г* — функциональная мегаспора, 24.V 1976; *д* — первые четыре ядра нуклеарного женского гаметофита, 24.V 1976; *е* — продольный срез семяпочки в период формирования клеточного гаметофита, 8.VI 1976.

длинными выростами интегумента, которые в молодой семяпочке разделены узким каналом (микропиле), после же опыления они смыкаются, наглухо закрывая в камере попавшие туда пыльцевые зерна. Впоследствии из наружного слоя интегумента образуется семенная кожура. В стенках интегумента уже на ранних фазах развития формируются обширные смоловместилища.

У пихты сибирской, как и у других наших представителей семейства сосновых, семяпочка относится к крассинуцеллятному типу, т. е. она имеет мощно развитый нуцеллус.

В результате деления материнской клетки мегаспоры образуются вначале диада, затем тетрада мегаспор (рис. 18, в). Этот процесс называется мегаспорогенезом, по значению он равен микроспорогенезу в мужской сфере. Мегаспоры в тетраде расположены не линейно, а тетраэдрически. Затем три из них дегенерируют, а оставшаяся нижняя функционирует: разрастается и многократно делится (рис. 18, г, д). Деления протекают быстро, одно за другим, ядра располагаются вначале в периферическом слое протоплазмы, в центре же образуется большая вакуоль. Это период свободных ядер, или нуклеарный период, в развитии женского гаметофита. Продолжительность его у пихты сибирской составляет около месяца.

Затем ядра отделяются друг от друга стенками с трех сторон, оставляя возникающие клетки (альвеолы женского гаметофита) открытыми в сторону центра. Альвеолы удлиняются и делятся несколько раз, создавая клеточную ткань (рис. 18, е). В центре ее образуется неплотно сомкнутый ряд клеток (щель), пронизывающий гаметофит с одного конца в другой. Эта щель впоследствии дает начало ложу зародыша.

Ткань гаметофита вначале гаплоидна, но при образовании клеток в них попадает по два и больше ядер, после их слияния возникает полиплоидная ткань проталлиума. Ее нередко называют эндоспермом.

Растущая мегаспора окружена 1—2 слоями крупных клеток. Это тапетум — ткань, питающая женский гаметофит. Цитоплазма клеток тапетума содержит много запасных и физиологически активных веществ. Предполагают, что клетки тапетума — функционально материнские, но не развиваются до этой стадии (Lawson, 1909). Ко времени образования многоядерного женского гаметофита тапетум состоит из 2—3 рядов клеток, а к периоду оплодотворения он уже дезорганизован (Schnarf, 1933).

Развитие женской генеративной сферы отстает от мужской. Так, мейоз в мужской шишке пихты сибирской в 1976 г. прошел 5—10 мая, а в женской — 24 мая, примерно на 20 дней позже.

ФОРМИРОВАНИЕ ПЫЛЬЦЫ И ОПЫЛЕНИЕ

Образовавшиеся после распада тетрад микроспоры в течение некоторого времени находятся в так называемой интерфазе (рис. 19, а) — периоде, когда клетки интенсивно готовятся к последующей деятельности; внешне это проявляется только в увеличении их размеров. За это время в ядрах микроспор подготавливается новый митотический аппарат, удваивается содержание ДНК, происходят биохимические процессы, обеспечивающие энергетическую подготовку клеток к новому делению (Мэзия, 1963).

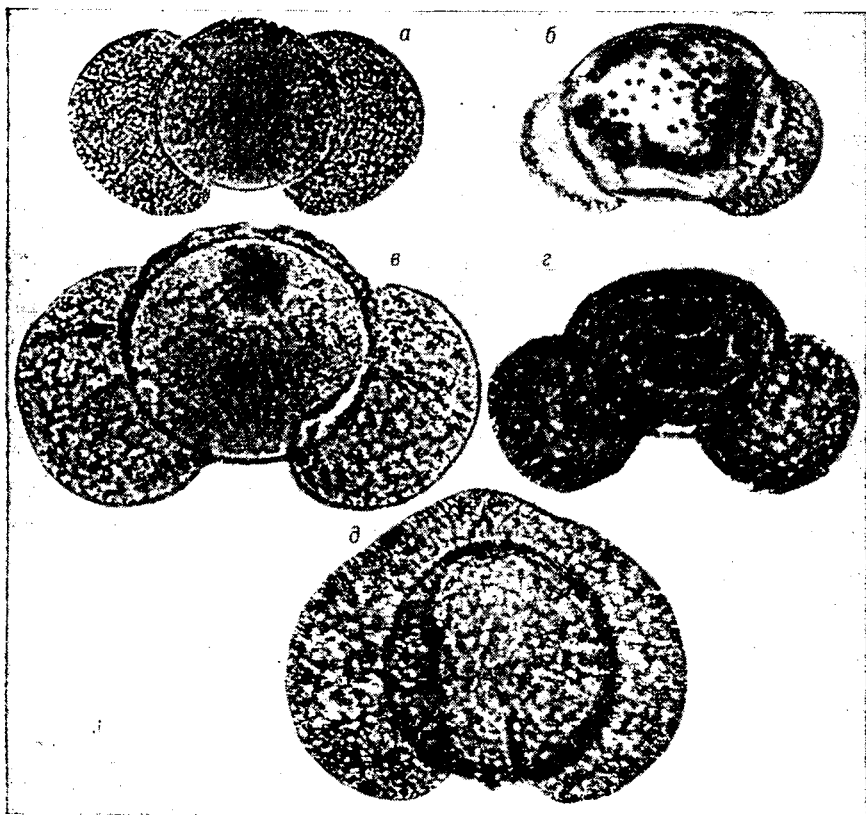


Рис. 19. Пыльца пихты сибирской.

а — молодая микроспора в интерфазе, 23.V 1975; *б* — крахмал в пыльцевом зерне, 24.V 1976; *в* — пыльцевое зерно в анафазе второго деления, 24.V 1975; *г* — зрелое пыльцевое зерно, 28.V 1975; *д* — аномальное пыльцевое зерно, со сросшимися воздушными мешками, 29.V 1975.

Последующая физиологическая полноценность пыльцы зависит не только от правильного хода делений, но и от успешности биосинтеза в пыльцевых зернах веществ различного значения. В зрелых пыльцевых зернах хвойных содержится крахмал (рис. 19, б), жиры, аминокислоты, физиологически активные вещества, окислительные ферменты, витамины (Размологов, Цингер, 1972).

Установлено, что у нарцисса и тюльпана, например, флавонолы образуются в пыльце только в период распада тетрад (Wiermann, 1969). Усиленный биосинтез связан с разрушением тапетума и высвобождением пластических веществ, которые и используются формирующимися пыльцевыми зернами. По-видимому, то же самое происходит и у хвойных. У пихты

сибирской тапетум разрушается во время распада тетрады, поэтому можно считать, что вещества, обнаруженные в зрелой пыльце, синтезируются преимущественно в интерфазе.

Обычно интерфаза микроспор у пихты сибирской длится довольно долго, например в 1975 г. 9 дней. Длительность интерфазы зависит от погоды.

После интерфазы наступает период митотических делений, в процессе которых микроспора превращается в мужской гаметофит (рис. 19, в).

Пыльца хвойных из семейства сосновых представляет собой редуцированное образование, соответствующее проталлиуму папоротникообразных (Беляев, 1894). Образующиеся в результате первых двух делений ядра микроспоры, первая и вторая проталлиальные клетки представляют собой остатки редуцированного заростка. Они обычно не делятся и в процессе развития пыльцевого зерна дегенерируют (Schnarf, 1933; Ferguson, 1904). В результате третьего деления образуются генеративная и сифоногенная клетки. Последняя при прорастании пыльцевого зерна растягивается в пыльцевую трубку, а генеративная делится на стебельковую и базальную клетки. Плазма стебельковой клетки разрушается — от нее остается только ядро, базальная же клетка путем деления образует два спермия. Четвертое и пятое деления относятся непосредственно к гаметогенезу, т. е. процессу образования половых гамет.

У пихты сибирской первая проталлиальная клетка имеет небольшие размеры, она характерна своей чечевицеобразной формой и располагается у дорзальной стенки пыльцевого зерна. В центре зерна остается более крупное округлое ядро антеридиальной клетки. При последующем делении антеридиальное ядро отделяет вторую проталлиальную клетку, которая размещается под первой. Она крупнее и дольше сохраняется, тогда как первая проталлиальная клетка довольно быстро дегенерирует, от нее остается только узкая темная полоска у дорзальной стенки зерна. Между первым и вторым делением проходит 1—2 дня. Затем антеридиальное ядро вновь делится, образуются сифоногенная и генеративная клетки. Генеративная клетка занимает центральное положение в теле пыльцевого зерна, она чашеобразно вогнута со стороны второй проталлиальной клетки. Хорошо видны стенки клеток. Ядро генеративной клетки крупное, интенсивно окрашивается, хорошо очерчено. Сифоногенная клетка размещается у вентральной стенки пыльцевого зерна и с боков охватывает генеративную. Ядро сифоногенной клетки просматривается хуже, но сама клетка отделяется от генеративной очень четко. На этом деления в пыльцевом зерне пихты сибирской заканчиваются. Остальные происходят уже в пыльцевой трубке при прорастании пыльцы.

Зрелое пыльцевое зерно пихты сибирской имеет четырехклеточную структуру. Оно содержит две проталлиальных (дегенерирующих), сифоногенную и генеративную клетки (рис. 19, з). Иногда можно встретить пыльцевые зерна, содержащие все четыре клетки одновременно. У пихты сахалинской лыльца имеет пятиклеточное строение, т. е. в ней проходит еще и четвертое деление с образованием стебельковой и базальной клеток (Mergen, Lester, 1961). Возможно, что в годы с более благоприятной погодой у пихты сибирской также успевает пройти четвертое деление. Варьирование числа делений за период созревания пыльцы известно, например, у дугласовой пихты (Allen, Owens, 1972). Вероятно, оно зависит от внешних условий в период развития пыльцы.

Митотические деления проходят асинхронно. Например, на 28 мая 1975 г. в интерфазе имелось 44% микроспор, с двумя клетками — 6, с тремя — 33, с четырьмя — 17%. В данном случае 56% пыльцевых зерен развивались нормально, остальные 44% оставшиеся в интерфазе, по-видимому, составляли ту часть пыльцы, развитие которой было задержано холодом. Однако высокая фертильность зрелой пыльцы пихты в 1975 г. позволяет заключить, что и эта часть пыльцы завершила развитие.

Цикл развития пыльцы от начала мейоза до созревания занял в 1975 г. 34 дня (практически весь май). Среднесуточная температура мая была 7,9°, максимум 30,8°, минимум — 2,2°. Мейоз начинается после перехода среднесуточной температуры через 5° при высоких дневных максимумах (более 15°), несмотря на принулеву минимальную температуру ночью. Завершение профазы и переход к апогею мейоза связан с подъемом хотя бы дневных максимумов температуры до 20°, при недостатке же тепла профазы очень сильно затягиваются. Конец мейоза может проходить и на фоне некоторого снижения температуры, начавшиеся деления уже не останавливаются.

Распад тетрад при температуре ниже 10° задерживается, по-видимому, в связи с замедлением лизиса оболочек и роста воздушных мешков.

Длительность интерфазы микроспор также тесно связана с температурой воздуха. В 1975 г. начало интерфазы было 9 мая, окончание 16 мая. Во время интерфазы температура ночью опускалась до — 2,2°. Митотические деления смогли начаться только после подъема среднесуточных температур выше 15°, при дневных максимумах выше 25°.

Неблагоприятные температурные воздействия (Eriksson, 1968; Eriksson e. a., 1970a, в; Eriksson, 1970) приводят к различным аномалиям в ходе мейоза, вследствие которых возникают пыльцевые зерна с разного рода нарушениями: с неправильно развитыми воздушными мешками, с числом

их больше или меньше двух, сросшиеся и др. (рис. 19, д). В 1975 г. в зрелой пыльце пихты сибирской оказалось до 10% таких отклонений.

Микроспорангии раскрываются не сразу по созревании пыльцы, но лишь по достижении определенной влажности. Наблюдалась следующая динамика влажности микростробилов: в апогее мейоза — 52%, в конце мейоза — 60, в интерфазе — 63, к концу митотических делений — 87, утром в день вылета пыльцы — 80, вечером того же дня, когда уже шел активный вылет пыльцы, — 55%. Таким образом, в период развития пыльцы влажность микростробилов возрастает, обеспечивая ростовые процессы и метаболизм пыльцевого зерна; максимум влажности микростробилов наступает перед самым вылетом пыльцы, что ранее наблюдалось и у пихты бальзамической (Powell, 1970). Высыхание стробилов происходит очень быстро, в нашем примере — в течение одного дня.

Сроки вылета пыльцы у пихты сибирской колеблются от 24 мая (1974 г.) до 5 июня (1957 г.), средний срок 31 мая.

Отметим, что терминальные почки с микростробилами трогаются в рост только по завершении развития пыльцы в силу строгой корреляции ростовых и генеративных процессов в кроне дерева.

Размеры зрелой пыльцы пихты сибирской показаны в табл. 12 (определение после обработки пыльцы 10%-ной щелочью по Моносзон-Смолиной, 1949).

Пыльцевые зерна пихты сибирской гораздо крупнее пыльцевых зерен сосны (длина зерна около 70 мкм) и кедра сибирского (около 85 мкм). Уровень изменчивости размеров пыльцы в пределах одного дерева, по классификации С. А. Мамаева (1972), можно считать низким. Однако случается, что в образце пыльцы с одного дерева наряду с нормальными в большом количестве встречаются мелкие пыльцевые зерна. Так, в 1976 г. у одного дерева пихты сибирской пыльцевые зерна имели длину тела 96,5 мкм, мелкие — 69,1; высота тела соответственно 84,0 и 52,8 мкм.

Таблица 12

Размеры зрелых пыльцевых зерен пихты сибирской, мкм

Элемент	1974 г.		1975 г.	
	$M \pm m$	<i>C</i>	$M \pm m$	<i>C</i>
Длина:				
зерна	127,0 ± 0,90	7,2	129,3 ± 0,71	5,5
тела	77,0 ± 0,67	8,7	83,6 ± 0,31	3,8
Высота тела	68,0 ± 0,84	12,0	67,4 ± 0,44	6,6
Длина воздушного мешка	46,0 ± 0,45	9,8	42,6 ± 0,39	9,3
Высота воздушного мешка	57,0 ± 0,60	10,5	57,4 ± 0,50	8,7

Размеры пыльцы с разных деревьев обнаруживают очень высокий уровень изменчивости. Например, у трех деревьев длина тела зерна равнялась 96,5; 98,8 и 86,0 мкм.

Можно привести некоторые цифры, характеризующие величину пыльцевой продукции пихты. Число побегов с мужскими пыльниковыми шишками, естественно, зависит от возраста и степени развития кроны дерева. Деревья в возрасте около 80 лет, выросшие в лесу, имеют 2—3 тыс. таких побегов, а выросшие на свободе — свыше 6 тыс. Продукция пыльцы с одного дерева в семенной год в первом случае составляет 90, а во втором достигает 350 г. С одного среднего побега с 14 микростробилами получается около 150 мг пыльцы, с одного микростробила — 11. В несемной год продукция пыльцы резко снижается.

РАЗВИТИЕ ЖЕНСКОЙ ШИШКИ ОТ ОПЫЛЕНИЯ ДО ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

Во время опыления женская шишечка пихты сибирской достигает в длину около 3 см, кроющиеся чешуйки ее отогнуты, благодаря чему шишечка выглядит мохнатой, похожей на гусеницу. Семенные чешуйки все еще очень маленькие, с округлыми краями, буро-фиолетовые. В нижней части каждой семенной чешуйки располагаются две семяпочки, очень нежные, сочные.

В течение 2—3 нед после опыления можно наблюдать пыльцевые зерна, в изобилии прилипшие к наружным частям семяпочки и к семенной чешуе. Пыльца скапливается также и в устьях микропиле, иногда до 15—20 пылинок. Механизм попадания пыльцевых зерен в глубь пыльцевой камеры связан с деятельностью так называемой опылительной капли. Капля жидкости выделяется тканями семяпочки в ночное время, когда выше общая влажность воздуха и тканей. Капля заполняет пыльцевую камеру и подходит к устью микропиле. Пыльца прилипает к ней и уносится внутрь при высыхании капли днем. Этот механизм действует несколько раз за рецептивный период шишки.

В пыльцевую камеру попадает уже значительно меньше пыльцевых зерен, чаще по 1—3, редко до 10 и в единичных случаях встречаются семяпочки, содержащие более 20 (в одном случае — 34) пыльцевых зерен. Наряду с этим некоторые семяпочки остаются совсем неопыленными. В среднем их число составляет даже в семенной год до 25%. Из этой категории семяпочек у пихты образуются пустые семена.

После опыления рост шишечки продолжается. Через 10 дней после опыления она достигает уже 5—6 см в длину и около 1,5 см в толщину. Кроющиеся чешуи полуприжаты. Они

прекращают рост, но острые окончания все еще отогнуты. Семенные чешуи, наоборот, растут быстро. Высота семенной чешуи в это время достигает половины высоты кроющей.

Через 2—3 нед после опыления чешуи шишки полностью смыкаются, семенная чешуя значительно перерастает кроющую. Округлые края семенных чешуй плотно прикрывают друг друга, снаружи они бархатисто-зеленые с фиолетовым краем. Кроющие чешуи уже не видны, они закрыты семенными. С внутренней стороны семенные чешуи вишнево-красные за счет окрашенных летучек, которые к этому времени уже полностью сформированы. Семяпочки зеленовато-желтые, длиной 1,5—2,0 мм.

Внутри семяпочки после опыления происходит следующее. К середине июня заканчивается формирование клеточного женского гаметофита (проталлиума). Уже начиная с мегаспоры проявляется полярная дифференциация. Синтез белков и нуклеиновых кислот идет интенсивнее в верхней части мегаспоры, различия в активности обмена веществ определяют и различия морфологического характера в развивающихся структурах. В результате микропилярный конец проталлиума становится местом развития яйцевого аппарата, халазальный же приобретает функцию, связанную с питанием.

В последней декаде июня в микропилярном конце проталлиума несколько клеток становятся инициалами архегониев. После деления ядра инициальной клетки образуются первичная шейковая и центральная клетки (рис. 20, а). Первичная шейковая делится несколько раз антиклинально, возникающие слои клеток могут подвергнуться затем переклинальному делению. Центральная клетка удлиняется к центру проталлиума, превращаясь в архегоний. Сначала она сильно вакуолизирована, но постепенно цитоплазма густеет и становится тонко гранулированной. Перед оплодотворением центральная клетка отделяет маленькую брюшную канальцевую клетку, а ядро яйцеклетки движется к центру архегония.

Число архегониев у пихты сибирской обычно ограничивается двумя, но бывает и три архегония (рис. 20, б), редко встречается один. Размеры архегониев в зрелом состоянии около 600 мкм (500—700). Архегонии располагаются близко друг от друга, они разделены двумя рядами клеток гаметофитной ткани. Каждый архегоний содержит две гаметы — крупное яйцо яйцеклетки и брюшную канальцевую клетку, последняя быстро отмирает.

ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЫ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Попавшая на семяпочку пыльца втягивается опылительной каплей в пыльцевую камеру. Большая часть пыльцевых зерен попадает на нуцеллус, на вершине которого в это

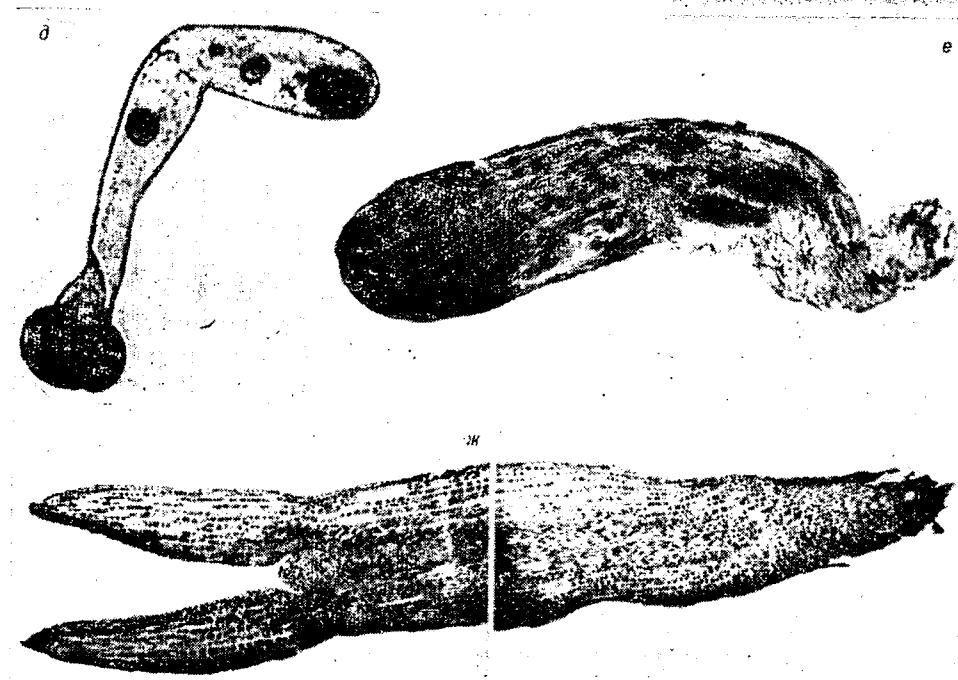
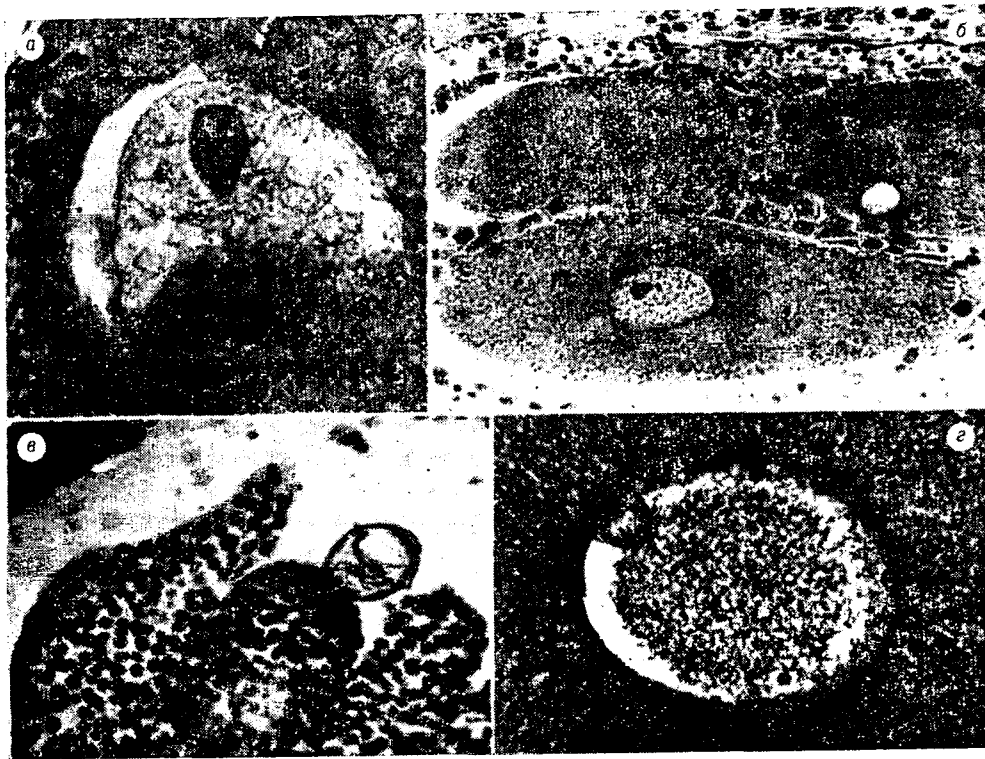


Рис. 20. Половой аппарат, оплодотворение и развитие зародыша пихты сибирской.
 а — ядро центральной клетки, 10.V 1975; б — три архегония, 7.VII 1972; в — пыльцевое зерно на пучеллусе, 15.VI 1976; г — оплодотворение, мужская гамета внедряется в яйцо яйцеклетки, 1.VII 1968;
 д — проросшее *in vitro* пыльцевое зерно; е — недифференцированный зародыш, извлеченный из зародышевого ложа, 14.VII 1976; ж — дифференцированный зародыш (семядоли и прикорневая часть).

время образуется плоская или слегка вогнутая площадка (рис. 20, в). Остальные пыльцевые зерна размещаются у стенок пыльцевой камеры или в узком устье микропиле.

У пихты сибирской пыльцевая камера имеет высоту около 1000 мкм и примерно такое основание по линии поверхности нуцеллуса. Наибольшее значение для размещения пыльцы имеет именно ширина камеры, ибо она определяет степень соприкосновения пыльцы с нуцеллусом, т. е. наибольшие шансы для прорастания.

У пихты пыльца в семяпочке прорастает не сразу. Например, у пихты бальзамической она находится в семяпочке 4—5 нед и прорастает только за 2—3 дня перед оплодотворением (Chamberlain, 1937).

То же самое наблюдается у пихты сибирской. Так, в 1972 г. еще 7 июля (через 5 нед после цветения) в семяпочках можно было видеть непроросшие пыльцевые зерна. В 1976 г. массовое прорастание отмечено 29 июня (через 4 нед после цветения).

Во время прорастания в пыльце пихты завершается гаметогенез, а именно происходит пятое деление с образованием стебельковой и базальной клеток, а вслед за этим — деление базальной клетки на две мужские половые гаметы.

У хвойных в понятие «оплодотворение» включаются процессы от времени, когда пыльцевая трубка достигает шейки архегония до первого деления зиготы (Allen, Owens, 1972). При оплодотворении из двух женских гамет функционирует одна — яйцеклетка. Ядро яйцеклетки перед оплодотворением опускается к центру архегония. Пыльцевая трубка проникает к яйцеклетке через ткань нуцеллуса и шейку архегония. Как только трубка достигнет архегония, конец ее разрывается и содержимое выливается в архегоний (Schnarf, 1933). Один из спермиев, более крупный, сливается с ядром яйцеклетки (рис. 20, г); второй, меньших размеров, через некоторое время растворяется.

У пихты сибирской оплодотворение наблюдается в начале июля. Между опылением и оплодотворением проходит немалым более месяца. Например, в 1968 г. опыление было 26—29 мая, оплодотворение — 1 июля; в 1976 г. опыление — 1—3 июня, оплодотворение — 3—6 июля.

Успех оплодотворения в значительной мере зависит от качества пыльцы. Последнее оценивается двумя показателями: жизнеспособностью и фертильностью. Жизнеспособность пыльцы — это способность мужского гаметофита к росту на соответствующих тканях пестика (Walden, Everett, 1961). Она выражается процентом проросших пыльцевых зерен. Фертильность пыльцы иначе может быть названа оплодотворяющей способностью. Фертильность пыльцевого зерна ха-

рактирует его морфофизиологическую полноценность, которая может быть оценена различным способом: по наличию спермиев (ацетокарминовый метод), по содержанию крахмала (иодный метод), по длине пыльцевых трубок.

У пихты сибирской пыльца, как правило, обладает высокой жизнеспособностью и фертильностью. Ниже приведены результаты проращивания пыльцы в камерах Ван-Тигема (Прозина, 1960) на разных средах с добавлением 0,01%-ного раствора борной кислоты (табл. 13). Пыльца бралась свежая и после четырех месяцев хранения в холодильнике над хлористым кальцием. Температура проращивания 27°.

В общем, жизнеспособность пыльцы пихты сибирской очень высокая, но замечаются некоторые особенности по годам. В 1974 г. наибольшее число пыльцевых зерен проросло на 20—25%-ной сахарозе, в 1975 г. на 10—15%-ной, после хранения — на 5%-ной. Таким образом, оптимальными в разные годы могут быть разные концентрации растворов. Это явление известно и для пыльцы покрытосемянных растений (Голубинский, 1974). В приведенном примере для пихты сибирской оптимальная для прорастания концентрация среды снижалась с ухудшением условий накопления и сохранения углеводов (менее благоприятный 1975 г. и хранившаяся пыльца в сравнении со свежей).

Объяснение этим фактам может быть следующим. Есть данные, что прорастающее пыльцевое зерно в зоне роста трубки создает за счет своих углеводов микросреду с концентрацией раствора, близкой к таковой в самом зерне и наиболее благоприятной для роста (Tanaka Kiyoshi, Naganuma Shinsei, 1974). Отсюда понятно, что наиболее активные, высоко жизнеспособные пыльцевые зерна с более высокой концентрацией сахаров лучше прорастают на более плотных средах, слабая же пыльца, наоборот, лучше прорастает на менее концентрированных растворах.

Фертильность пыльцы мы определяли по длине трубок. Свое назначение пыльцевое зерно выполнит в том случае, если, попав в пыльцевую камеру, оно не только прорастает, но и дает пыльцевую трубку, способную достигнуть архегония. Следовательно, длина трубки должна соответствовать расстоянию от поверхности нуцеллуса до архегония.

У пихты сибирской это расстояние составляет 400—500 мкм. Проросшие *in vitro* пыльцевые трубки достигают даже 800 мкм. Такая длина, безусловно, достаточна (рис. 20, д).

Высокие качества пыльцы пихты сибирской, несмотря на ранний период образования пыльцы, когда погода отличается неустойчивостью и возможны довольно сильные заморозки, свидетельствуют о хорошей адаптации мужской генеративной сферы к внешним условиям.

Качество пыльцы пихты сибирской

Год урожая	Состояние пыльцы	Дистилли- рованная вода	Концентрация сахарозы, %							
			5	10	15	20	25	30	35	
<i>Всхожесть, %</i>										
1974	После 4-месячного хранения . .	92,2±3,0	89,4±3,2	89,8±3,5	92,8±2,2	94,2±1,9	94,1±2,0	88,8±2,6	82,3±1,1	
1975	Свежая	74,3±1,9	88,6±3,3	96,1±1,6	95,9±2,1	93,3±2,2	90,2±2,8	—	—	
1975	После 4-месячного хранения	32,0±3,3	95,5±1,2	91,5±2,3	91,4±3,3	90,9±2,3	91,8±3,0	—	—	

Длина пыльцевых трубок на вторые сутки проращивания, мкм

1974	То же	—	—	499,0	415,8	365,8	361,3	—	—
1975	»	389,0	552,9	484,5	412,7	397,9	400,1	—	—
1975	После 10-месячного хранения	—	488,9	434,4	410,0	268,8	318,6	—	—

ЗАРОДЫШ

Оплодотворенная яйцеклетка (зигота) представляет собой первую клетку нового поколения — спорофита, обладающего двойным набором хромосом (у пихты, как и у других представителей семейства сосновых, $2n=24$). Между оплодотворением и делением зиготы у пихты сибирской проходит около недели.

Развитие зародыша начинается с первого деления зиготы, идущего по типу митоза. В результате двух последующих делений образуются четыре свободных ядра, которые вначале можно видеть в центральной части архегония. Стадия свободных ядер в развитии зародыша отличает голосемянные растения от покрытосемянных (Schnarf, 1933).

Очень скоро ядра опускаются в нижний конец архегония, противоположный шейке. Здесь происходит третье деление.

В результате трех делений образуется первичный зародыш. Он состоит из четырех рядов, по четыре клетки в каждом. Верхний ряд, граничащий с плазмой архегония, имеет функцию питания нижних рядов. Ниже расположенный ряд называется розеткой. Это слой мелких, богатых плазмой клеток. Они остаются в архегонии. Ниже расположен слой, называемый суспензором, или подвеском. Он характеризуется сильно вытянутыми в длину клетками и имеет функцию проводить зародыш в ткань женского гаметофита, но не механически, а посредством растворения клеток. Клетки первичного подвеска не делятся. Нижний слой представляет собой эмбриональную группу клеток, из которых и развивается зародыш (Chamberlain, 1937; Schnarf, 1933).

Поскольку в семяпочке имеется не один, а чаще два или больше архегониев, при оплодотворении их уже одним этим создается возможность возникновения нескольких зародышей (полиэмбриония). Этот тип полиэмбрионии называется простым или полизиготным, он характерен для рода пихты. Другие типы полиэмбрионии (розеточная, слоистая) встречаются у пихты редко.

Дальнейшие деления, начиная с четвертого, происходят уже не внутри архегония, а в женском гаметофите. Зародыш продвигается все дальше в ткань гаметофита по центру, где в результате разрушения клеток образуется ложе зародыша. Вторичный подвесок в виде сильно вытянутых петлями нитей способствует этому продвижению. Когда эмбрион достигает максимальной длины, подвесок вместе с остатками нуцеллуса образует сухую шапочку, которая защищает концевое окончание зародыша (Chamberlain, 1937).

У пихты сибирской проэмбрио можно видеть в ложе женского гаметофита уже в середине июля, через 1,5 мес после опыления и через 2 нед после оплодотворения

(рис.20, в). В двадцатых числах июля происходит дифференциация проэмбрио, закладываются семядоли, стебель и корешок (рис. 20, ж), после чего можно уже говорить о развитии позднего зародыша (Allen, Owens, 1972).

Добавочные эмбрионы очень быстро резорбируются, так что в зрелом семени остается только один зародыш.

В конце июля шишки пихты сибирской достигают своих окончательных размеров (8—8,5 см). Они светло-зеленые, почти цилиндрические. Летучки хорошо отделяются от чешуек. Кроющие чешуи составляют по длине не более 1/3 семенных.

В семенах свободно выделяется зародыш. К концу июля семена становятся крупными — до 6 мм в длину. Оболочки их твердеют, смоляные камеры полны смолой.

На протяжении развития женской шишки характерно изменение ее влажности (табл. 14). Наблюдается два максимума влажности. Первый связан с ростом молодой шишки. По мере роста и высвобождения зачатка шишки из-под покрова защитных чешуек влажность ее возрастает от 60,0 до 80,0%. Затем она несколько снижается и во время развития женского гаметофита устанавливается на уровне 75%. В период прорастания пыльцы и оплодотворения влажность женской шишки достигает второго максимума — 81%, после чего развитие зародыша и созревание семени сопровождается нуклонным снижением содержания влаги.

Т а б л и ц а 14

Женские шишки в процессе развития

Дата	Влажность, %	Состояние шишки
12—13.V	60	Рост зачатка шишки, порозовение вершинки почки Появление материнской клетки мегаспоры
17.V	65	Формирование семяпочки
24.V	80	Освобождение от чешуек, мейоз и первые два деления мегаспоры
26.V	76	Рецептивная фаза женской шишки, нуклеарный период развития женского гаметофита
8.VI	75	Чешуи шишки смыкаются. Продолжение нуклеарного периода развития гаметофита
15.VI	73	Формирование клеточного гаметофита
22.VI	75	Появление архегониев
29.VI	81	Зрелые архегонии, прорастание пыльцы
6.VII	80	Оплодотворение
14.VII	74	Появление проэмбрио в ложе гаметофита. Начало отвердения оболочки семени
20.VII	74	Начало дифференциации зародыша, дальнейшее отвердение оболочки семени
27.VII	66	Рост зародыша
3.VIII	59	» »

Итак, наиболее ответственные половые процессы (мейоз и оплодотворение) протекают при максимальной оводненности шишек, а развитие зародыша — в условиях снижения влажности и повышения концентрации клеточного сока.

Заканчивая описание развития генеративной системы пихты сибирской, подведем краткие итоги.

Развитие мужских пыльниковых шишек занимает менее одного года, но протекает в течение двух вегетационных сезонов, прерываясь зимой. Заложение примордиев мужских шишек происходит в конце июня — начале июля, в зиму они уходят на стадии развития первичного археспория. Весной в следующем календарном году зачатки очень быстро развиваются, в первых числах мая проходит мейоз. В конце мая завершается развитие мужского гаметофита, пыльца вылетает в четырехклеточной стадии. Вылетает пыльца в среднем 31 мая (24 мая — 5 июня). Пыльца пихты сибирской, как правило, обладает высокой жизнеспособностью и фертильностью, что свидетельствует о хорошей адаптации вида к внешним условиям. По длительности цикла развития мужской генеративной сферы до опыления пихта сибирская не отличается от других представителей семейства сосновых.

Формирование женской шишки пихты сибирской занимает один год, развитие семени — два месяца, а весь женский генеративный цикл — 14 мес.

Закладываются зачатки женских шишек в первой половине июля — на две недели позже мужских. Зимний перерыв развития происходит на стадии образования семенных чешуй. Весной второго календарного года развитие шишки продолжается, к середине мая на семенных чешуйках формируются семяпочки, в двадцатых числах мая в материнской клетке мегаспоры происходит мейоз, начинает формироваться женский гаметофит. Нуклеарный период длится около двух недель, клеточным гаметофит становится к середине июня. Развитие яйцевого аппарата занимает около 10 дней. Пыльца прорастает за несколько дней перед оплодотворением, которое наступает примерно через месяц после опыления (в начале июля). В середине июля в зародышевом ложе появляются проэмбрио, в двадцатых числах июля они начинают дифференцироваться; к середине, в холодное лето — к концу августа, зародыш созревает.

Описанный цикл генеративного развития в сравнении с таковым у сосен, может быть назван кратким. Он присущ, кроме пихты, также ели и лиственнице. У сосны обыкновенной, кедрового сибирского и корейского и кедрового стланика генеративный цикл растянут на три вегетационных сезона: в женской сфере вследствие длительного формирования женского гаметофита, в мужской — в связи с почти годичным перерывом в росте пыльцевых трубок.

ГЛАВА IV

ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ ШИШЕК

О динамике плодоношения пихты сибирской в литературе приводятся довольно разноречивые сведения (Сукачев, 1934; Каппер, 1954; Попов, 1940; Иващенко, 1948; Савченко, 1966; Пастухова, 1967), но, несмотря на возможную субъективность в оценке семенных, средних и неурожайных лет, работами названных авторов установлен факт неравномерности урожаев. Очевидно, вероятность наступления семенных лет за определенный период в зависимости от естественноисторических условий в зонах будет различной.

Обратимся к конкретному анализу урожая шишек у отдельных деревьев в пихтовом древостое. В табл. 15 представ-

Таблица 15

Динамика плодоношения деревьев пихты сибирской (пробная площадь 12, тип леса — пихтач кислично-мшистый)

Номер дерева	Возраст, лет	Диаметр, см	Высота, м	Число шишек за 10 лет	Распределение урожая десятилетнего периода по годам, %										
					1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	
1	68	16,0	16,6	350	0,6	35,2	6,0	—	4,9	—	4,8	35,2	12,7	0,6	
2	76	19,1	16,7	288	3,8	12,8	3,1	1,0	1,0	0,3	1,7	73,2	0,7	2,4	
3	69	19,6	17,8	310	0,6	1,0	2,9	—	2,9	—	17,1	61,0	14,5	—	
4	83	21,2	17,3	419	—	28,3	6,4	0,5	5,5	—	5,8	20,5	33,0	—	
5	63	21,4	17,7	205	—	1,9	7,3	—	5,4	—	53,7	18,5	8,8	4,4	
6	74	22,0	19,1	695	—	3,4	14,7	0,4	20,0	—	12,2	32,0	17,3	—	
7	58	24,6	19,8	1295	0,2	37,1	12,4	0,5	4,1	3,2	5,9	23,2	12,1	1,3	
8	75	25,5	17,5	415	1,0	17,3	12,0	0,2	7,3	1,2	20,4	14,9	25,7	—	
9	84	29,8	19,2	1249	0,8	28,3	13,7	0,8	5,1	1,0	18,8	12,2	17,6	1,7	
10	80	30,3	17,4	434	0,2	3,9	27,7	—	8,5	6,0	6,2	39,9	7,6	—	
Сред- нее...	73	23,0	17,8	566	0,7	16,9	10,6	0,3	6,5	1,2	14,7	33,1	15,0	1,0	

лены данные об изменчивости урожаев по годам только у 10 деревьев из 520, взятых на одной пробной площади.

Анализ таблицы показывает, что для пихты сибирской характерна неравномерность урожаев, причем из десяти рассматриваемых деревьев четыре (3, 4, 5 и 6) сделали перерыв в плодоношении на 3 года, два дерева (1 и 10) — на 2 года, дерево 8 — на 1 год и только три дерева (2, 7 и 9) плодоносили 10 лет подряд. Перерывы в плодоношении у отдельных деревьев приходятся на 1962, 1965, 1967 и 1971 гг., когда и остальные деревья давали небольшие урожаи: 0,2—6,0% от урожая за 10 лет.

Таким образом, абсолютного отсутствия урожаев сразу у всех деревьев за рассматриваемый период не наблюдалось: повышенные урожаи у значительного числа деревьев отмечались в 1963, 1964, 1968, 1969 и 1970 гг. В это же время у отдельных деревьев сформировался очень слабый (до 5% от 10-летнего) урожай: в 1963 г. — у четырех деревьев (3, 5, 6 и 10), в 1964 г. — у двух (2 и 3), в 1968 г. — у двух (2 и 6), в 1970 г. — у одного дерева (2). Одновременно в год пониженного урожая (1966 г.) дерево 6 дало довольно большой урожай (20,0% от 10-летнего).

Таким образом, семенные годы у отдельных деревьев пихты сибирской не всегда совпадают, однако в некоторые годы отмечаются повышенные урожаи у значительного числа деревьев. Такие годы принято считать семенными для всего древостоя. К подобному выводу пришел и В. А. Розенберг (1948), изучая плодоношение пихты белокорой в Южном Приморье.

Изучение причин неравномерности урожаев проводилось на основе особенностей генеративного процесса пихты сибирской, изложенных в гл. III данной работы. Наблюдения показывают, что все этапы генеративного процесса — одинаково решающие для формирования урожая шишек у пихты сибирской.

ЗАКЛАДКА ГЕНЕРАТИВНЫХ ЗАЧАТКОВ

Особая роль принадлежит первому этапу, так как если не будут заложены генеративные зачатки, то никакие благоприятные условия в дальнейшем не обеспечат урожая. Рассмотрим динамику закладки генеративных женских почек за 13 лет в четырех типах леса (рис. 21). Чтобы обеспечить сопоставимость и наглядность сравнения результатов, величина закладки представлена не в абсолютных числах, а в процентах от суммарного числа почек за 13 лет. Закладка генеративных женских почек во всех типах леса по годам проходит почти синхронно (см. рис. 21). Это говорит о более сильном влиянии на закладку почек каких-то внешних факто-

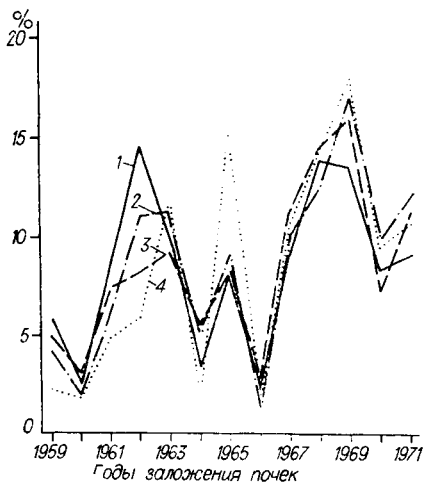


Рис. 21. Динамика закладки женских почек в процентах от суммарной закладки за 13 лет по типам пихтача. 1 — кислочно-мшистый; 2 — крупнотравный; 3 — кустарниково-разнотравный; 4 — папоротниковый.

по годам (коэффициенты вариации довольно близки по величине и находятся в пределах от 52,5 до 63,0%).

Обратимся теперь к вопросу о закладке мужских генеративных органов. На рис. 22 представлена динамика закладки женских почек и мужских побегов по годам в одном из обследованных типов леса. В связи с тем, что количество мужских почек во много раз превосходит число женских, мы ограничились подсчетом только общего числа мужских побегов. Даже отношение количества мужских побегов к числу женских почек остается довольно большим и колеблется для разных деревьев от 10,9 до 46,0, поэтому на рис. 22 приводятся относительные величины закладки по годам.

Характер образования мужских побегов в значительной мере повторяет динамику закладки женских почек (см. рис. 22). Однако в связи с различным положением в кроне, а вследствие

ров по сравнению с влиянием экологических условий типов леса, тем более что экологическая амплитуда пихтовых типов леса довольно невелика.

В отдельные годы (1963, 1969) синхронность закладки почек по типам леса несколько нарушается. При повышенной закладке в большинстве типов леса, в пихтаче кислочно-мшистом замечается снижение уровня закладки, что связано, видимо, с ослаблением лимитирующего влияния внешних факторов, в результате чего на процесс заложения почек сильнее действуют экологические условия типов леса.

Во всех типах леса наблюдается значительная изменчивость закладки почек

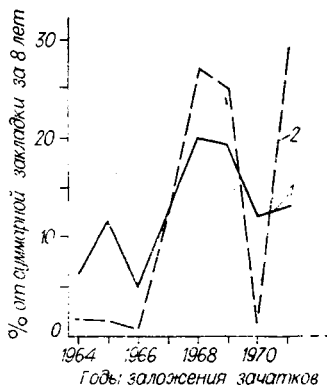


Рис. 22. Динамика закладки женских почек (1) и мужских побегов (2) в пихтаче кислочно-мшистом.

этого и разницей мужских и женских побегов не только в морфологическом, но и в физиологическом и биохимическом отношениях (по аминокислотному составу, оводненности) и другим показателям (Наугольных, 1958) в динамике образования мужских побегов наблюдается более высокая изменчивость. Так, коэффициент вариации образования мужских побегов равен 107%, в то время как изменчивость закладки женских почек для рассматриваемого периода — 46%.

Несмотря на высокую изменчивость образования мужских побегов, можно сделать вывод о количественной сопряженности по годам женских и мужских генеративных органов пихты сибирской: в годы значительной закладки женских почек наблюдается большое количество мужских, и наоборот. Даже в годы неблагоприятных условий мужских почек закладывается в 7—12 раз больше, чем женских.

Таким образом, неравномерность урожаев у пихты сибирской предопределяется неодинаковой по годам закладкой генеративных зачатков.

Программным положением нашего дальнейшего исследования является указание Н. П. Кобранова (1911) о том, что изучение развития органов воспроизведения и внешних факторов, обуславливающих их развитие, должно представляться необходимой ступенью в исследовании вопроса о плодородии древесных пород.

Работами многих отечественных исследователей (Огиевский, 1904; Марченко, 1912; Курднани, 1914; Ткаченко, 1939; Колесниченко, 1949; Мичурин, 1948; Пятницкий, 1951; Данилов, 1952; Нестерович, 1955; Некрасова, 1957, 1965, 1966; Гиргидов, 1960; Ирошников, 1963, 1973а; Сенчукова, 1965; Жуланов, 1965; Навасайтис, 1966; Зайков, 1968; Мауринь и др., 1970; Яровенко, 1970) и зарубежных (Tiren, 1935; Lester, 1967; Vredenburg, Bastide, 1959; Wachter, 1964) установлено значительное влияние погодных факторов на закладку генеративных органов у древесных пород. При этом в зависимости от климатических условий действие одного и того же фактора (осадки, температура, дефицит влажности) в одних районах может быть положительным, а в других — отрицательным.

Для анализа влияния погодных условий на закладку почек было использовано 19 факторов погоды, характеризующих период от начала вегетации до появления зачатков генеративных органов. Оказалось, что закладка генеративных почек у пихты сибирской в условиях Салаира наиболее тесно связана с погодой первой декады июля. Причем связь с суммой температур и дефицитом влажности положительная, а с осадками — отрицательная (табл. 16). Из приведенных табл. 16 показателей наибольшие абсолютные значения коэффициентов корреляции имеет дефицит влажности ($0,557 \pm 0,184$ до $0,603 \pm 0,170$). Связь же суммы температур и сум-

Коэффициент корреляции закладки женских почек с погодными условиями первой декады июля

Тип пихтача	Условия погоды		
	дефицит влаж-ности	сумма температур	сумма осадков
Кислично-мшистый . . .	$0,582 \pm 0,177$	$0,379 \pm 0,229$	$-0,373 \pm 0,230$
Крупнотравный	$0,557 \pm 0,184$	$0,459 \pm 0,210$	$-0,210 \pm 0,255$
Кустарниково-разнотрав-ный	$0,603 \pm 0,170$	$0,597 \pm 0,172$	$-0,260 \pm 0,250$
Папоротниковый	$0,561 \pm 0,176$	$0,496 \pm 0,201$	$-0,192 \pm 0,257$

мы осадков с закладкой генеративных почек малодостоверна (Плохинский, 1961).

Положительное влияние увеличения дефицита влажности на закладку генеративных почек установил и Д. Я. Гиргидов (1970) для сосны обыкновенной в Ленинградской обл., в то время как Б. П. Мищенко (1963), исследуя плодоношение пихты сибирской в менее увлажненном Алтае, расположенном на территории Казахской ССР, такой связи не обнаружил.

У пихты сибирской в условиях Салаира, где, по замечанию Д. А. Машукова (1851), наблюдается «постоянная сырость воздуха», повышение дефицита влажности усиливает интенсивность транспирации, что, в свою очередь, повышает интенсивность фотосинтеза (Коновалов, 1966) и приводит к увеличению содержания азота в молодых побегах (Williams, Shar-ter, 1955) и концентрации углеводов (Крамер, Козловский, 1963). Все это может стать причиной более интенсивной закладки генеративных почек (Klebs, 1918). Н. А. Максимов (1941) и Л. А. Иванов (1946) считали, что только при условии некоторого недонасыщения коллоидов протоплазмы водой в побегах могут идти те процессы, которые приводят растение в конечном счете к цветению и плодоношению. О благоприятном влиянии повышения транспирации на закладку цветочных почек писал также и Н. А. Коломиец (1948).

В литературе встречаются указания на ограничивающее влияние текущего урожая при закладке генеративных органов. Так, А. Г. Марченко (1912) отмечал, что в годы высоких урожаев у сосны закладывается мало почек. К подобным выводам пришли и другие исследователи (Wenger, 1957; Ирошников, 1963а; Мищенко, 1963; Зыков, 1967).

Вместе с тем некоторые авторы (Гиргидов, 1970; Eis e. a., 1965) считают, что зреющие шишки не оказывают конкуренции закладке и развитию новых генеративных почек.

Анализ наших материалов показывает, что определенной связи между величиной текущего урожая и уровнем заклад-

ки генеративных почек нет (см. табл. 17), так как коэффициенты корреляции этих величин малы, ошибки значительно превышают значения самих коэффициентов. Кроме этого, в разных типах леса эта связь имеет противоположные знаки. Коэффициент корреляции закладки генеративных женских почек от величины урожая текущего года следующий:

Тип пихтача	Коэффициент корреляции
Кислично-мшистый	$0,070 \pm 0,266$
Крупнотравный	$-0,065 \pm 0,267$
Кустарниково-разнотравный	$0,018 \pm 0,269$
Папоротниковый	$-0,111 \pm 0,264$

На рис. 23, где представлен ход закладки женских почек по годам, дефицит влажности первой декады июля и фактический урожай шишек в год закладки в одном из типов леса, ясно прослеживается положительная связь закладки почек только с дефицитом влажности. Исключение составляют 1962 г. и особенно 1967 г., когда уменьшение дефицита влажности не сопровождалось пониженной закладкой женских почек, а, наоборот, отмечалась некоторая интенсификация этого явления.

Анализ этого рисунка не дает возможности утверждать о каком-либо постоянном влиянии урожая текущего года на закладку почек. Так, несколько повышенный урожай в 1962 г. и высокий урожай 1968 г. не вызвали никакой депрессии в процессе закладки почек.

Вместе с тем трудно найти какую-то другую причину, кроме крайне низкого текущего урожая, которая объяснила бы повышенную закладку нового урожая при низком дефиците влажности в 1967 г.

Если признать это объяснение правильным, то возникает вопрос, почему низкие урожаи 1961, 1964 и 1965 гг. не вызвали высокой закладки генеративных почек, когда наблюдался более повышенный по сравнению с 1967 г. дефицит влажности воздуха.

Объяснение интенсивной закладки почек в 1967 г., видимо, кроется в особом ходе летней погоды: апрель в этом году был необычно теп-

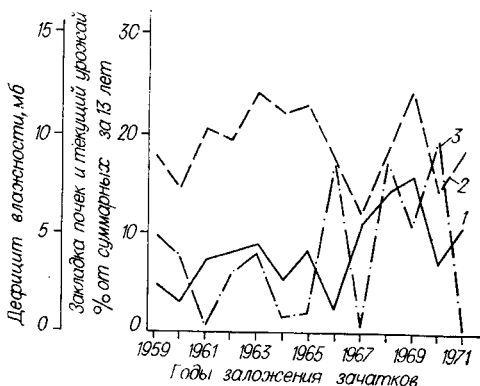


Рис. 23. Условия закладки генеративных женских почек в пихтаче кустарниково-разнотравном.

1 — закладка почек; 2 — дефицит влажности; 3 — текущий урожай.

лым (сумма температур составляла 267% от средней за 13 лет). Если предположить, что в связи с ранним установлением теплой погоды закладка генеративных почек в 1967 г. сдвинулась на более ранний срок, то сложившееся положение вновь не объясняется, так как дефицит влажности предшествующего периода был еще ниже (4 мб в третьей декаде июня и 4,5 мб во второй декаде, что также не могло вызвать обильной закладки почек).

Сумма средних температур за апрель — июнь в этом году составила 122% от средней за 13 лет, что, вероятно, определило особый ход физиологических и биохимических процессов, обеспечивающих закладку повышенного количества генеративных почек при малом дефиците влажности.

В связи с этим становится понятной и некоторая интенсификация закладки почек при уменьшении дефицита влажности первой декады июля и увеличении урожая в 1962 г., когда сумма температур за апрель — июнь составляла 115% от средней.

Таким образом, имеются некоторые основания сделать вывод, что у пихты сибирской урожай текущего года заметного влияния на закладку генеративных почек не оказывает, кроме случаев, подобных в 1967 г. Значительное влияние погодных факторов (дефицит влажности первой декады июля и сумма эффективных температур за апрель — июнь) на этот процесс сказывается косвенным образом: созданием условий для накопления пластических веществ, определяющих соответствующий уровень закладки будущего урожая.

Подводя итог исследованию вопроса о закладке генеративных зачатков, сделаем вывод, что потенциальную величину урожая можно оценить еще в начале июля предшествующего ему года.

ПОТЕРИ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ УРОЖАЕВ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ПРОЦЕССА ПЛОДОНОШЕНИЯ

Н. П. Кобранов (1911) писал, что если цветочные почки образовались, то вопрос о богатстве урожая семян и их спелости решает далее погода во время цветения.

Какова же судьба того потенциального урожая шишек, который определился у пихты появлением генеративных зачатков в начале июля?

Оказывается, в отдельные годы, когда сразу же после появления генеративных зачатков наступает похолодание, наблюдается массовое прекращение их развития (табл. 17).

Так, в первой половине июля 1970 г. при значительной закладке генеративных почек (от 87 до 117% среднемноголетней) погибло в связи с резким снижением температуры воздуха около 93% общего числа почек (см. табл. 17). Такая

Потери потенциального урожая в июле 1970 г. на пробе 12 (пихтач
кислично-мшистый)

Номер модельного дерева	Размер дерева			Заклад- ка	Гибель	Потери, %
	возраст, лет	диаметр, см	высота, м	почек, шт.		
1	84	29,8	19,2	302	264	87,5
2	58	24,6	19,8	233	203	87,0
3	75	25,5	17,5	149	147	98,7
4	76	19,1	16,7	109	95	87,0
5	74	22,0	19,1	157	157	100,0
6	63	21,4	17,7	42	24	57,0
7	69	19,6	17,8	72	72	100,0
8	56	13,0	15,3	57	57	100,0
9	83	21,2	17,3	172	172	100,0
10	80	30,3	17,4	155	155	100,0
11	85	18,0	14,0	49	49	100,0
12	74	16,0	14,3	21	21	100,0
13	63	14,5	15,5	26	26	100,0
14	64	13,2	13,3	19	19	100,0
15	68	16,0	16,6	43	39	90,8
В с е г о	—	—	—	1606	1500	93,5

же участь постигла и мужские почки, из числа которых к осени имели нормальные размеры лишь единичные.

Анализ возможных причин такого массового отпада почек на ранней стадии развития показывает, что это явление не связано ни с урожаем текущего года и приростами, ни с суммой осадков и дефицитом влажности.

Довольно тесная и достоверная связь обнаруживается только с суммой температур первой и второй декад июля.

Коэффициенты корреляции абортивности генеративных почек на ранней стадии с суммой температур первой и второй декад июля довольно устойчивы и для всех типов леса находятся в пределах от $-0,720 \pm 0,134$ до $-0,756 \pm 0,131$.

Иллюстрация связи потерь женских почек на ранней стадии развития с суммой температур первой и второй декад июля представлена на рис. 24. Оптимальная сумма температур для успешного развития генеративных зачатков равна 400° . Увеличение ее существенного влияния не оказывает,

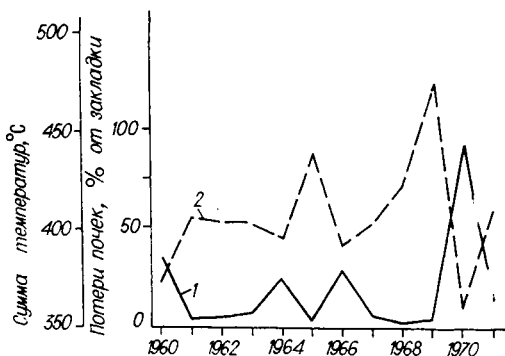


Рис. 24. Потери женских почек на ранней стадии развития (1) в зависимости от суммы температур первой—второй декад июля (2) в пихтаче кислочно-мшистом.

в то время как снижение суммы температур ниже 400° вызывает резкое увеличение абортивности почек.

Зависимость отмирания женских почек на ранней стадии от условий развития (тип леса — пихтач кислочно-мшистый) приведена ниже:

Условия развития	Коэффициент корреляции
Сумма температур	$-0,736 \pm 0,132$
осадков	$-0,170 \pm 0,206$
Дефицит влажности	$-0,448 \pm 0,231$
Прирост по высоте	$-0,475 \pm 0,223$
Текущий урожай	$0,125 \pm 0,244$

Значительная часть развивающихся почек гибнет на более поздней стадии, когда погибшая почка по величине ничем не отличается от нормально развитой. Подобное явление обнаружено у сосны желтой (Shearer, Schmidt, 1971), у дуглассии (Owens, 1969) и др.

Проведенный нами абсолютный учет числа погибших почек, достигших нормальных размеров, показывает, что количество их у пихты сибирской во всех изучаемых типах леса распределяется почти синхронно (рис. 25). Особенно большое число погибших на этой стадии почек наблюдалось в 1961, 1962 и 1968 гг.

Однако по данным абсолютного учета трудно судить о благоприятности условий для развития почек, так как в самой закладке имеются значительные колебания по годам (рис. 21). Так, в год малой закладки (1966) даже при условии полной гибели почек на этой стадии общее число их было бы невелико. Поэтому для каждого года вычислена относительная величина потерь в процентах от закладки.

Полученные результаты показывают, что потери потенциального урожая на этой стадии довольно ощутимы и достигают в отдельные годы 78,3% (рис. 26). При этом наблюдается высокая изменчивость по годам абортивности женских почек, достигших нормальных размеров (коэффициент вариации этого признака 75—115%).

Наибольшие относительные потери наблюдаются от закладки почек 1961, 1962 и 1968 гг. Эти годы характеризовались малым количеством осадков в августе и низкими температурами сентября. Коэффициенты корреляции потерь женских почек с количеством осадков августа находятся в пределах от $-0,541 \pm 0,196$ до $-0,693 \pm 0,144$, а с минимальной температурой сентября от $-0,583 \pm 0,183$ до $-0,769 \pm 0,144$.

Потери потенциальных урожаев во второй половине лета особенно велики в малопродуктивном пихтаче папоротниково-кустарниково-разнотравном. Причем здесь относительные потери по годам обладают большой устойчивостью ($r=75\%$) по сравнению с остальными типами леса. Наименьшие потери наблюдаются в пихтаче кустарниково-разнотравном, который приурочен к склонам южной экспозиции, где создаются особые температурные условия.

Суммарные потери потенциального урожая в год закладки достигают в отдельные годы 90%, при средней за период на-

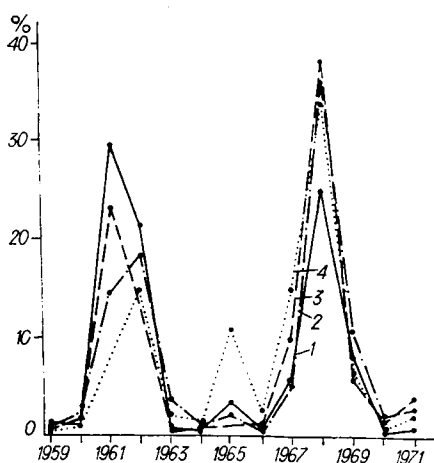


Рис. 25. Величина абортивности почек от суммы за 13 лет по типам пихтачей, %. 1 — кислично-мшистый; 2 — крупнотравный, 3 — кустарниково-разнотравный; 4 — папоротниково-кустарниково-разнотравный.

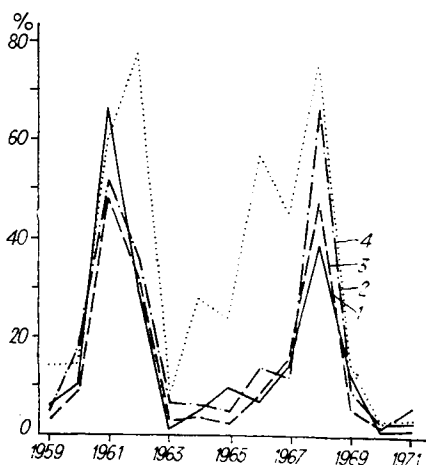


Рис. 26. Динамика абортивности генеративных женских почек (в процентах от заложившихся) по типам пихтача. Усл. обозн. см. рис. 25.

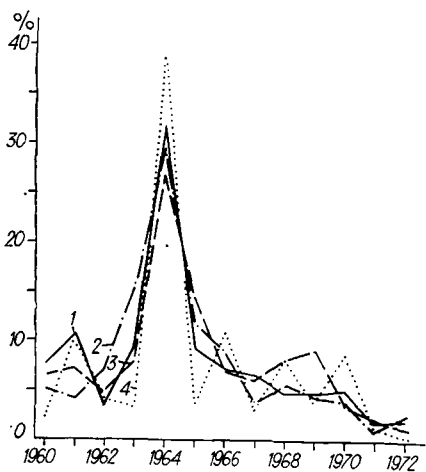


Рис. 27. Величина июньских потерь в процентах от суммы за 13 лет по типам пихтача. Усл. обозн. см. рис. 25.

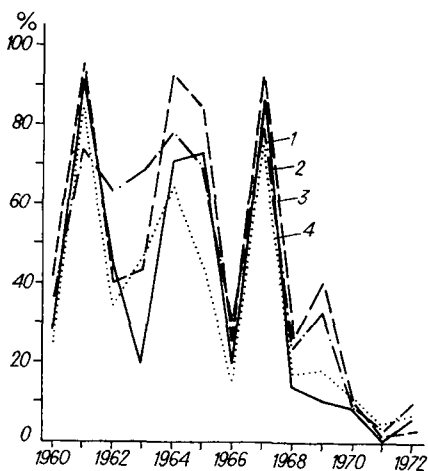


Рис. 28. Динамика июньских потерь в процентах от числа цветущих стробиллов по типам пихтача. Усл. обозн. см. рис. 25.

в цветении (рис. 28). В некоторые годы (1961, 1964 и 1966) после цветения не развиваются до 95% шишечек.

Факты июньского опадания у лесных пород неоднократно отмечались в литературе. Так, С. С. Калмыков (1960) отмечает, что у грецкого ореха вслед за цветением наблюдается массовое опадание завязей, которое колеблется от 5 до 100% и в среднем составляет около 27%. То же наблюдается у ду-

блюдения от $27,9 \pm 4,8\%$ в пихтаче кислочно-мшистом до $47 \pm 5,3\%$ в пихтаче папоротниковом.

Возвращаясь к вопросу о возможности прогноза урожая по закладке генеративных органов и учитывая данные об абортивности почек, необходимо уточнить, что предсказать будущий урожай семян у пихты сибирской по закладке почек можно лишь ориентировочно.

Интенсивность цветения пихты определяется количеством сохранившихся почек. Однако по цветению также трудно судить о величине урожая, так как в отдельные годы после цветения наблюдается массовое усыхание шишек (см. рис. 1). Особенно много засохших шишек во всех типах леса обнаружено в 1964 г. (закладка 1963 г.) (рис. 27).

Создается впечатление, что в остальные годы июньское усыхание по величине невелико и значительного влияния на урожай не оказывало. Однако картина резко меняется, если вычислить относительную величину этих потерь в процентах от числа сохранившихся почек и принявших участие в

Статистические показатели усыхания шишек, %

Тип пихтача	Июньское усыхание	Коэффициент вариации
Кислично-мшистый	37,0±9,1	88,6
Крупнотравный . . .	44,0±8,1	66,5
Кустарниково-разнотравный	46,0±9,5	74,5
Папоротниковый . .	34,0±7,4	78,9

ба (Дренов, 1965; Лигачев, 1971; Williamson, 1966) и сосны (Sarwas, 1962; Sweet, Bollmann, 1970). Высокий процент усыхания женских стробиллов отмечен также для пихты (Некрасова, 1960а, 1973б). Все названные авторы связывают это явление с недоопылением и неоплодотворением цветков или шишек. В условиях Салаира июньское усыхание шишек в среднем за 13 лет составило (в процентах от цветения) от $34,0 \pm 7,4$ до $46,0 \pm 9,4\%$ (табл. 18).

Анализ средних величин июньского усыхания шишек и их ошибок не дает возможности утверждать о существенности различия между полученными средними в разных типах леса. Близки между собой и коэффициенты вариации (66,5—88,6%). Все это говорит о более сильном влиянии каких-то внешних факторов на величину этих потерь по сравнению с влиянием экологических особенностей типов пихтовых лесов.

Анализ влияния факторов, предположительно влияющих на величину июньских потерь, выявил положительную связь усыхания шишек с дефицитом влажности первой декады июня ($r = 0,555 \pm 0,191 - 0,685 \pm 0,147$). Наблюдения показали, что часть женских стробиллов во время цветения находится не в рецептивной стадии, результатом чего является неопыление и, как следствие этого, отмирание их. Увеличение июньских потерь с повышением дефицита влажности можно объяснить ослаблением ростовой активности некоторых побегов, в результате чего стробиллы на таких побегах неспособны своевременно и полностью раскрыться.

Таким образом, потери на различных этапах формирования имеют существенное значение для урожая шишек пихты сибирской.

РЕАЛИЗАЦИЯ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ УРОЖАЕВ

Уязвимость генеративных процессов на разных этапах и связанные с этим потери вносят свои коррективы в потенциально возможный урожай, предопределенный закладкой жен-

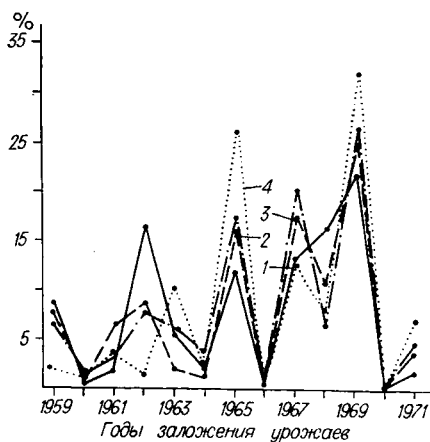


Рис. 29. Распределение урожая шишек по годам заложения в процентах от суммарного за 13 лет по типам пихтача. Усл. обозн. см. рис. 25.

лесов вызвала особенно большие потери, которые в сильной мере сказались на формировании урожая.

Заслуживают внимания значительные отклонения фактических урожаев от потенциальных в 1969 г. (закладка 1968 г.), когда повышенная закладка почек из-за больших потерь не обеспечила высоких урожаев во всех типах леса, за исключением пихтача кислично-мшистого. Несмотря на значительную закладку почек в 1970 г. в результате их полного отмирания в 1971 г. шишек фактически не было.

Говоря об определяющей роли погоды в формировании урожаев у пихты сибирской, нельзя не обратить внимания на отсутствие полной синхронности в этих процессах по типам леса. Это объясняется некоторым влиянием на формирование урожаев экологических условий каждого типа леса, хотя, как было уже указано, экологическая амплитуда изучаемых пихтачей невелика.

Потери на различных этапах формирования урожая усиливают неравномерность плодоношения пихты. Так, если коэффициенты вариации закладки почек по годам в разных типах леса сравнительно невелики и близки между собой (52,5—63,0%), то изменчивость урожаев характеризуется более высокими коэффициентами, значительно различающимися по величине (88,0—121,6%).

В этой связи нельзя полностью согласиться с некоторыми авторами (Silen, 1967; Owens, 1969; Ebell, 1970; Eis, 1970; Roche, 1970), которые считают, что неравномерность семеношения хвойных определяется не столько недостатком заложения почек, и несколько по-новому распределяют урожаи по годам (рис. 29).

Сравнение распределения урожаев по годам с закладкой женских почек (см. рис. 21, 29) показывает, что характер изменения закладки почек и фактических урожаев по годам в основном совпадает, за исключением отдельных случаев. Так, имеются значительные отличия урожая шишек от закладки в пихтаче папоротниковом (1962 г.), в пихтаче крупнотравном и кустарниково-разнотравном (1963 г.). В эти годы

погода в указанных типах

Формирование урожаев у пихты сибирской, %

Тип пихтача	Потери первого года		Июньские потери	Зрелые шишки
	летние	осенние		
Кислично-мшистый	9,6	20,3	23,2	46,9
Крупнотравный . . .	14,0	21,6	27,7	36,7
Кустарниково-разнотравный	14,5	17,5	31,0	37,0
Папоротниковый . .	15,6	30,9	17,5	36,0

Примечание. Летние — почки, прекратившие свое развитие вскоре после закладки; осенние — почки нормальных размеров, остановившиеся в развитии в конце вегетационного периода.

женных зачатков, сколько различными потерями в процессе их развития.

В результате больших потерь потенциальных урожаев зрелые шишки у пихты составляют в среднем за период наблюдения от 36,0 до 46,9% потенциального урожая (табл. 19).

Сохранность потенциального урожая выше в наиболее производительном типе леса (пихтач кислично-мшистый), а в низкобонитетном пихтаче папоротниковом зрелых шишек формируется значительно меньше (на 10,9% меньше по сравнению с пихтачом кислично-мшистым (см. табл. 21). Это положение можно объяснить разными условиями питания де-

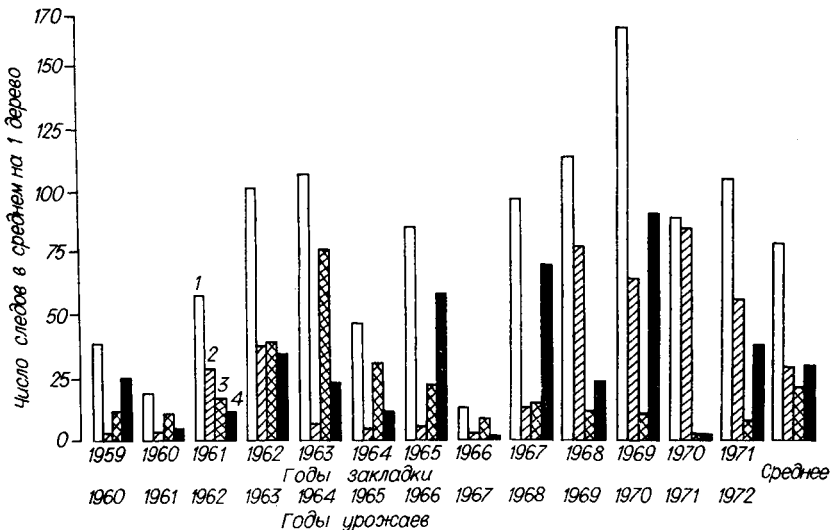


Рис. 30. Формирование урожая в пихтаче крупнотравном.

1 — закладка женских почек; 2 — потери первого года; 3 — июньские потери; 4 — урожай шишек.

ревьев, что обеспечивает различную устойчивость генеративных органов против неблагоприятных погодных факторов.

В отдельные годы сохранность урожая может быть выше или значительно ниже по сравнению с многолетними данными, приведенными в табл. 19.

Для более детального представления о плодоношении пихтача приведена диаграмма формирования урожая по годам для одного из типов леса (рис. 30). По уровню закладки почек у пихты довольно трудно судить о предстоящем через год урожае. Так, обильная закладка женских почек 1962, 1963, 1968 и 1970 гг., казалось бы, предопределяла высокий урожай. Однако в связи с большими потерями в результате воздействия неблагоприятных факторов на разных этапах количество зрелых шишек в 1963, 1964, 1969 и 1971 гг. оказалось меньше среднего. Благоприятные же условия формирования и развития генеративных органов обеспечили повышенные урожаи в 1966, 1968 и 1970 гг.

При обильной закладке генеративных почек в 1963 г. в количестве, превышающем в 2,7 раза закладку 1959 г., в результате различия условий формирования урожаев количество шишек в 1960 и 1964 гг. было практически одинаковым.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ У ОТДЕЛЬНЫХ КАТЕГОРИИ ДЕРЕВЬЕВ

До сего времени нами рассматривались вопросы формирования урожаев в целом по типам леса в связи с погодой, в то время как на этот процесс значительное влияние оказывают и таксационные признаки деревьев.

Раскрытие основных закономерностей формирования урожая у отдельных деревьев представляет не только научный, но и практический интерес, так как обосновывает возможность в определенной степени управлять урожаями древесных пород на лесосеменных участках.

Изучение особенностей закладки генеративных женских почек показывает, что изменчивость данного показателя у деревьев пихты сибирской очень велика. Так, в наиболее благоприятных 1967 и 1968 гг. число заложившихся почек на разных деревьях составляло до 1450, причем случаи, когда все заложившиеся почки образуют зрелые шишки, встречались крайне редко. К этому можно добавить, что на одних деревьях сохранность потенциальных урожаев выше, на других — ниже.

Закладка генеративных женских почек тесно связана с основными таксационными признаками дерева: диаметром, высотой, объемом ствола и объемом кроны (табл. 20).

Коэффициент корреляции закладки женских почек с таксационными признаками деревьев

Таксационный признак	Тип пихтача			
	крупнотрав- ный	кустарниково- разнотравный	кислично- мшистый	папоротнико- вый
Высота	$0,675 \pm 0,062$	$0,447 \pm 0,105$	$0,764 \pm 0,056$	$0,678 \pm 0,085$
Диаметр	$0,722 \pm 0,055$	$0,753 \pm 0,057$	$0,826 \pm 0,043$	$0,727 \pm 0,074$
Объем ствола	$0,682 \pm 0,061$	$0,757 \pm 0,057$	$0,852 \pm 0,037$	$0,709 \pm 0,079$
Объем кроны	$0,573 \pm 0,077$	$0,795 \pm 0,049$	$0,917 \pm 0,021$	$0,761 \pm 0,066$
Возраст	$0,407 \pm 0,096$	$0,253 \pm 0,124$	$0,371 \pm 0,116$	$0,530 \pm 0,114$

Коэффициенты корреляции закладки почек с основными таксационными признаками деревьев находятся в пределах от $0,447 \pm 0,105$ до $0,917 \pm 0,021$ (см. табл. 20), что говорит о довольно тесной и надежной связи этих показателей.

В противоположность этому связь закладки почек с возрастом оказывается менее тесной (пихтач крупнотравный, папоротниковый и кислично-мшистый), а в пихтаче кустарниково-разнотравном коэффициент корреляции и его ошибка вообще не показывают надежной связи возраста деревьев и закладки почек.

Невысокие значения коэффициентов корреляции и их изменчивость по типам леса свидетельствуют об отсутствии существенного влияния возраста на величину закладки генеративных женских почек, по крайней мере в исследованном диапазоне (30—130 лет). Некоторая же связь возраста с закладкой почек, отражающаяся коэффициентами корреляции, объясняется не прямым, а косвенным влиянием возраста, так как с увеличением его, как правило, увеличиваются и размеры деревьев. В древостоях, где в силу особенностей их формирования корреляция возраста с размерами деревьев уменьшается (пихтач кустарниково-разнотравный), связь возраста с закладкой почек низка, более того, она недостоверна.

О высокой связи закладки почек с размерами деревьев говорят и коэффициенты корреляции числа почек с производными таксационными признаками деревьев. Так, эта связь с площадью сечения стволов и площадью проекции кроны выражается коэффициентами корреляции от $0,526 \pm 0,082$ до $0,906 \pm 0,024$. С другими особенностями деревьев, в том числе с энергией роста в высоту и протяженностью женского генеративного яруса, связи закладки почек не обнаружено.

Следовательно, закладка потенциального урожая у пихты сибирской в наибольшей степени зависит от развитости де-

ревьев. Однако, как отмечалось ранее, у пихты сибирской наблюдаются огромные потери в процессе формирования урожая. Поэтому необходимо рассмотреть вопрос о сохранности урожаев у различных деревьев.

При изучении этого вопроса оказалось, что после закладки женских почек дальнейшая судьба урожая у различных деревьев неодинакова: у одних деревьев сохранность за десятилетие достигает 50—70% потенциального урожая, у других она не превышает 10%.

Последующий анализ проводился по категориям деревьев, различающимся между собой размерами. Рассматривая потери потенциального урожая на первом году развития женских почек, нельзя не обратить внимания на значительную абортивность почек у морфологически недостаточно развитых деревьев. На некоторых из них абортивность почек достигает 100%, т. е. на этих деревьях потенциальный урожай не имеет возможности реализоваться вследствие отсутствия внутренних условий для дальнейшего развития цветочных почек.

По мере перехода к более развитым категориям деревьев уменьшается и относительное количество абортивных почек. Такая закономерность прослеживается во всех четырех типах леса (табл. 21).

Во всех случаях коэффициент достоверности различия абортивности почек при сравнении двух соседних категорий деревьев находится в пределах от 2,62 до 5,32, что свидетельствует о существенном различии сравниваемых величин (Труль, 1966).

Об уменьшении потерь потенциального урожая на первом году развития почек с увеличением размеров деревьев говорят и вычисленные коэффициенты корреляции абортивности почек с диаметрами деревьев, которые для исследованных типов леса находятся в пределах от $0,510 \pm 0,099$ до $-0,613 \pm 0,071$.

В пределах каждой категории, выделенной в зависимости от размеров, деревья характеризуются большей устойчивостью потерь потенциального урожая по сравнению с насаждением в целом, о чем говорят коэффициенты вариации этого признака (см. табл. 21).

Потери первого года в значительной степени определяют урожай зрелых шишек на деревьях. Так, процент созревших шишек тесно связан с абортивностью почек. Коэффициенты корреляции этих двух величин для исследованных типов леса колеблются от $-0,656 \pm 0,077$ до $-0,870 \pm 0,038$.

Ранее уже отмечалось, что кроме потерь потенциального урожая первого года у пихты сибирской наблюдаются и массовые июньские потери, которые в отдельные годы достигают значительной величины (до 65,0—95,0% от числа женских стро-

Таблица 21

Потери женских почек на первом году формирования урожая у деревьев различных категорий (в пихтаче)

Диаметр дерева, см	$M \pm m$	C	t
	%		
<i>Крупнотравный</i>			
10—18	$65,0 \pm 8,4$	41,4	3,27
19—26	$36,1 \pm 2,9$	33,2	4,42
27—34	$21,2 \pm 1,7$	50,0	
Все насаждения в целом	$35,6 \pm 2,6$	59,0	
<i>Кустарниково-разнотравный</i>			
10—18	$60,9 \pm 7,7$	52,4	
19—26	$34,0 \pm 4,6$	49,5	3,00
27—34	$19,9 \pm 2,8$	63,2	2,62
Все насаждения в целом	$32,0 \pm 3,3$	74,0	
<i>Кислично-мшистый</i>			
10—18	$49,0 \pm 3,5$	22,6	4,63
19—26	$29,6 \pm 2,3$	29,4	
27—31	$18,0 \pm 2,5$	44,3	3,41
Все насаждения в целом	$29,9 \pm 2,3$	52,6	
<i>Папоротниковый</i>			
10—18	$67,5 \pm 6,5$	30,4	5,32
19—26	$50,7 \pm 3,0$	18,7	2,71
27—34	$38,3 \pm 3,3$	30,0	
Все насаждения в целом	$46,5 \pm 2,7$	37,1	

билов), что также в значительной степени уменьшает текущий урожай шишек пихты.

Анализ величины июньского усыхания шишек не показывает приуроченности его к какой-либо определенной категории деревьев (табл. 22).

Распределение июньских потерь по категориям деревьев, различающихся своими размерами, в различных типах леса происходит по-разному: в пихтаче крупнотравном процент потерь с увеличением размеров деревьев увеличивается, в кислично-мшистом — уменьшается, а в кустарниково-разнотравном и папоротниковом при переходе к группам деревьев с большими размерами сначала увеличивается, а потом уменьшается.

Отсутствие определенной связи июньского усыхания шишек с размерами деревьев показывает, что величина его не

Т а б л и ц а 22

Июньское усыхание шишек у деревьев различных категорий
(в пихтаче)

Диаметр дерева, см	$M \pm m$	С
	%	
<i>Крупнотравный</i>		
10—18	$32,0 \pm 8,8$	87,3
19—26	$46,1 \pm 4,2$	38,6
27—34	$48,5 \pm 2,0$	24,7
Все насаждения в целом	$44,0 \pm 8,1$	66,5
<i>Кустарниково-разнотравный</i>		
10—18	$38,3 \pm 6,4$	68,8
19—26	$52,7 \pm 4,5$	31,2
27—34	$49,3 \pm 2,6$	24,5
Все насаждения в целом	$46,0 \pm 9,5$	74,5
<i>Кислично-мишстый</i>		
10—18	$39,0 \pm 8,6$	76,0
19—26	$36,6 \pm 5,2$	58,0
27—34	$27,2 \pm 3,2$	65,4
Все насаждения в целом	$37,0 \pm 9,1$	88,6
<i>Папоротниковый</i>		
10—18	$35,2 \pm 8,3$	70,6
19—26	$38,0 \pm 6,1$	48,0
27—34	$31,3 \pm 2,6$	26,7
Все насаждения в целом	$34,0 \pm 7,4$	78,9

зависит от развитости дерева, а подчиняется лишь влиянию внешних (погодных) условий. Связи величины этих потерь с морфологическими и другими признаками деревьев (приростами по высоте, длиной женского яруса, густотой кроны, расстоянием до соседних деревьев и т. д.) не обнаружено.

Если рассматривать сохранность потенциального урожая на различных деревьях (табл. 23), то легко обнаруживается связь относительного количества зрелых шишек с размерами деревьев. Эта связь имеет обратный характер по отношению к потерям первого года развития почек (см. табл. 21).

Во всех типах леса с увеличением размера деревьев заметно повышается сохранность потенциального урожая. Если сравнить сохранность потенциальных урожаев в группах деревьев с диаметрами 10—18 и 27—34 см, то обнаруживается,

Сохранность потенциальных урожаев у деревьев различных категорий (в пихтаче)

Диаметр дерева. см	$M \pm m$	C	t
	%		
<i>Крупнотравный</i>			
10—18	$16,0 \pm 2,7$	55,0	4,61
19—26	$33,9 \pm 2,8$	34,9	2,16
27—34	$41,2 \pm 1,9$	28,2	
Все насаждения в целом	$33,5 \pm 1,7$	42,4	
<i>Кустарниково-разнотравный</i>			
10—18	$22,2 \pm 3,2$	61,0	1,91
19—26	$30,6 \pm 3,0$	37,1	2,54
27—34	$40,7 \pm 2,6$	28,6	
Все насаждения в целом	$35,6 \pm 2,1$	43,5	
<i>Кислично-мшистый</i>			
10—18	$31,0 \pm 3,4$	34,5	2,88
19—26	$46,1 \pm 4,0$	32,9	2,05
27—34	$56,2 \pm 2,9$	24,9	
Все насаждения в целом	$46,5 \pm 2,3$	33,8	
<i>Папоротниковый</i>			
10—18	$17,5 \pm 4,0$	72,1	2,19
19—26	$30,0 \pm 4,1$	43,0	2,20
27—34	$41,0 \pm 2,9$	24,2	
Все насаждения в целом	$31,6 \pm 2,1$	41,5	

что в последней группе созревает в 1,8—2,6 раза больше шишек.

Во всех случаях при переходе от одной группы деревьев к другой имеется вполне достоверная разница в сохранности урожая, за исключением деревьев с диаметром 10—18 и 18—26 см в пихтаче кустарниково-разнотравном, где коэффициент достоверности различия несколько ниже достоверного (1,91).

Обращает на себя внимание и тот факт, что сохранность потенциального урожая зависит не только от размера деревьев, но и от производительности условий местопроизрастания. Так, наибольшая сохранность урожая ($47,5 \pm 2,3$) при меньшей изменчивости этого признака (33,8%) наблюдается в наиболее производительном типе леса — пихтаче кислично-мшистом (см. табл. 23).

СТРУКТУРА УРОЖАЯ В НАСАЖДЕНИИ

Наблюдения показывают, что в насаждениях пихты сибирской деревья сильно различаются по количеству образующихся на них шишек и устойчивости урожая по годам, а следовательно, и по своему участию в образовании общего урожая.

Знание основных закономерностей изменчивости растений в значительной степени определяет успешность селекционной работы, поэтому в настоящее время усилия многих исследователей направлены на решение вопросов внутривидовой систематики (Правдин, 1965; Тахтаджян, 1970). Наиболее полная сводка об изменчивости древесных пород и классификация форм изменчивости приводится в работах С. А. Мамаева (1968, 1969, 1972, 1974), однако вопросы изменчивости плодоношения пихты сибирской до сего времени оставались практически не изученными.

Некоторые несистематизированные сведения по этим вопросам имеются лишь в отдельных работах (Некрасова, 1960а, 1962; Савченко, 1970; Рябинков, 1974б).

В данной главе рассматриваются вопросы структуры урожая в насаждениях пихты сибирской в аспекте индивидуальной изменчивости особей в пределах популяции (Мамаев, 1972, 1974).

**ВЕЛИЧИНА УРОЖАЯ ШИШЕК
НА ОТДЕЛЬНЫХ ДЕРЕВЬЯХ**

Количество сформировавшихся шишек на одном дереве в пределах популяции резко колеблется. Так, во время высокого урожая 1968 г. на пробной площади 5, заложенной в пихтаче кустарниково-разнотравном, деревья в возрасте от 55 до 100 лет имели 2—383 шишки, а на дереве 13 было подсчитано рекордное число нормально развитых шишек — 1077 (рис. 31).

Для получения статистических характеристик индивидуальной изменчивости урожаев проведены расчеты по среднему



Рис. 31. Вершинка пихты с обильным урожаем шишек.

урожаю шишек за 10 лет, а также по количеству шишек на деревьях в год высокого (1968), слабого (1965) и очень низкого урожая, когда шишки отмечались лишь на отдельных деревьях (табл. 24).

Изменчивость урожаев шишек у деревьев пихты сибирской очень высока. Даже при сравнении среднего количества

Количество шишек у деревьев пихты сибирской

Уровень урожая	$M \pm m$	C, %
<i>Пихтач крупнотравный</i>		
Низкий	$6,7 \pm 2,0$	195,0
Слабый	$24,9 \pm 4,6$	134,0
Высокий	$108,5 \pm 14,4$	109,0
В среднем за 10 лет. . . .	$33,5 \pm 3,4$	89,0
<i>Пихтач кустарниково-разнотравный</i>		
Низкий	$6,1 \pm 2,3$	188,2
Слабый	$22,7 \pm 6,6$	158,6
Высокий	$119,3 \pm 29,4$	157,5
В среднем за 10 лет. . . .	$40,5 \pm 5,7$	105,0
<i>Пихтач кислично-мшистый</i>		
Низкий	$9,7 \pm 3,4$	177,5
Слабый	$16,3 \pm 5,8$	170,0
Высокий	$78,9 \pm 14,7$	117,3
В среднем за 10 лет. . . .	$37,4 \pm 4,7$	94,0
<i>Пихтач папоротниковый</i>		
Низкий	$8,9 \pm 3,1$	171,0
Слабый	$25,8 \pm 7,1$	139,7
Высокий	$131,2 \pm 20,3$	93,1
В среднем за 10 лет. . . .	$65,3 \pm 7,9$	73,6

шишек за 10 лет коэффициент вариации достигает 105%, хотя средние данные в какой-то степени нивелируют действительную урожайность по годам.

В отдельные годы изменчивость урожая по сравнению со средним за 10 лет еще выше, причем коэффициент вариации по всем типам леса имеет тенденцию к увеличению при переходе от высокого урожая к низкому и достигает 195,0%. Подобное увеличение изменчивости урожаев отдельных деревьев в годы низких урожаев установлено и для кедра сибирского (Ирошников, 1963в).

Большая изменчивость числа шишек у отдельных деревьев в пределах целого типа леса вполне понятна, так как здесь объединены различные деревья и по таксационным признакам и по наследственным свойствам. Поэтому проанализи-

Корреляция числа шишек и толщины деревьев в пихтате крупнотравном

Толщина, см	Среднее число шишек												Число моделей	M±m	C, %		
	5	15	25	35	45	55	65	75	85	95	105	115				125	
12	6														6	2,2±0,7	73,0
16	10	1													11	6,1±1,1	57,5
20	10	3	4	3											20	14,5±2,6	82,0
24		2	1	4	2	2		1							12	39,2±5,0	44,2
28	1	1	2	1		2	1		1	1					10	46,0±9,4	65,2
32				1	2			1	1				1	6	68,3±13,8	49,7	
36						4	1	2	1					8	65,0±4,2	18,3	
40							1	1						2	73,0±4,0	7,7	
44								1						1	77,0	—	
48												1		1	104,0	—	
Итого	28	6	7	9	4	8	3	6	3	1	1	—	1	77	—	—	

руем урожай в более мелких и однородных по размерам группах — ступенях толщины.

В табл. 25, где представлено распределение деревьев по средним урожаям в пределах ступеней толщины одного типа леса, ясно прослеживается несколько меньшая изменчивость по сравнению с типами леса, хотя она остается довольно высокой (до 82,0%). Среднее количество шишек возрастает с увеличением диаметра дерева. Однако в каждой ступени имеется часть деревьев, образующих меньшее количество шишек по сравнению с предыдущей ступенью. Более того, одинаковой урожайностью характеризуются деревья, значительно отличающиеся по своим размерам (ступени 44 и 24).

Такое положение объясняется и разницей в окружении деревьев, и возрастом вступления деревьев в репродуктивную фазу, и индивидуальными наследственными свойствами. На эту же особенность плодоношения лесных пород указывали для дуба Е. П. Проказин (1956) и для сосны Т. П. Некрасова (1960б).

Для более детальной иллюстрации зависимости энергии плодоношения от степени развития кроны и индивидуальных особенностей здесь приводится характеристика двух деревьев, близких по таксационным характеристикам, занимающих одинаковое положение среди окружающих деревьев, но различающихся энергией плодоношения (табл. 26).

Таблица 26

Различие энергии плодоношения у деревьев пихты (пробная площадь 4, пихтач кустарниково-разнотравный)

Номер дерева	Таксационный признак					Число шишек в среднем за 10 лет
	возраст, лет	диаметр, см	высота, м	размер кроны м×м		
10	94	28,2	18,1	3,5×3,5	132	
14	95	32,2	18,2	2,2×2,5	75	

(при среднем диаметре древостоя 26 см): $Q = 15,5D - 189$.

Позднее зависимость урожайности деревьев от диаметра установлена и для кедра сибирского (Правдин, Ирошников, 1963). Эта зависимость наблюдалась и для некоторых других пород (Kaul e, a., 1964; Мамаев, Яценко, 1965).

С целью выяснения статистической зависимости урожая шишек от размера дерева у пихты сибирской проведена математическая обработка полевого материала. При этом учитывалась разновозрастность древостоя пихты сибирской (Фалалеев, 1964), так как на всех пробных площадях разных типов леса возраст деревьев колебался в пределах 4—5 классов. В связи с этим статистические показатели урожайности вычислялись для всей совокупности деревьев и отдельно по группам возраста (табл. 27).

Несмотря на значительную индивидуальную изменчивость плодоношения, во всех типах леса имеется связь между количеством шишек и диаметрами деревьев как в целом для всей совокупности деревьев, так и отдельно для каждой группы возраста, за исключением одной группы (81—120) в пихтаче крупнотравном, у которой коэффициент корреляции урожая с диаметром малодостоверен.

Как уже отмечалось, пихта сибирская — теневыносливая древесная порода, а для развития шишек необходимо достаточное количество света. Поэтому шишки концентрируются только на самых вершинах крон. Для плодоношения пород, образующих древостой высокой сомкнутости, высота деревьев имеет особенно важное значение, как это установлено для ели (Sargvas, 1968). Вычисленный для пихты сибирской коэффициент корреляции урожайности с высотой деревьев показывает, что между ними имеется определенная связь: в условиях сомкнутых древостоев пробных площадей пихтача кислочно-мшистого коэффициент корреляции $0,665 \pm 0,076$, в пихтаче крупнотравном и кустарниково-разнотравном — соответственно $0,511 \pm 0,085$ и $0,526 \pm 0,086$. В низкополотном

Эти данные подтверждают сильную зависимость плодоношения от индивидуальных особенностей деревьев и развития кроны.

Л. Ф. Правдин (1936) на основании обработки материалов по плодоношению ели установил, что урожайность деревьев пропорциональна их диаметрам. Для елового древостоя зависимость урожая (Q) от толщины деревьев (D) выразилась в виде следующего уравнения

Статистические показатели урожайности деревьев

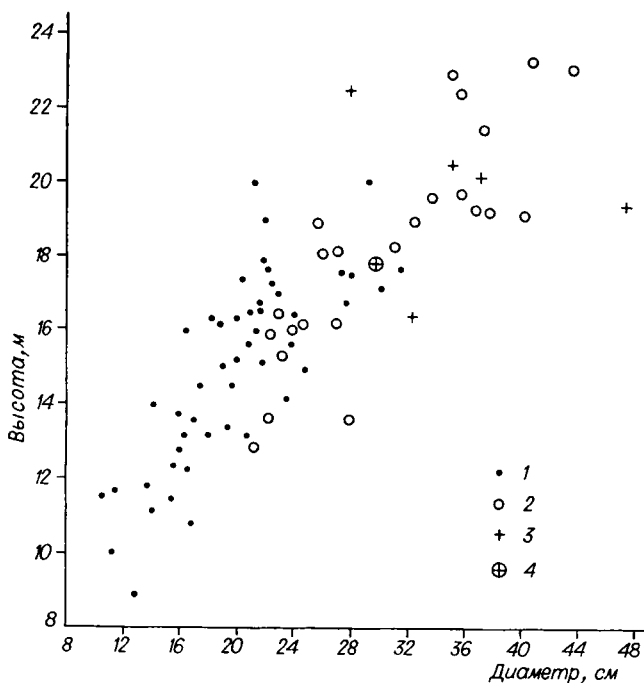
Возраст, лет	Средний диаметр, см	Число шишек		r
		M±m	C, %	
<i>Пихтач крупнотравный</i>				
41—60	19,3	14,0±3,2	99,0	0,960±0,006
61—80	25,0	34,8±3,9	76,0	0,765±0,062
81—120	30,6	55,1±8,8	60,0	0,418±0,222
Все деревья	26,3	33,3±3,4	89,0	0,804±0,040
<i>Пихтач кустарниково-разнотравный</i>				
41—60	18,2	18,4±5,7	94,2	0,660±0,186
61—80	25,1	42,0±9,1	110,6	0,636±0,113
81—120	31,5	52,1±9,1	80,0	0,724±0,105
Все деревья	26,4	40,6±5,7	105,0	0,651±0,077
<i>Пихтач кислично-мишстой</i>				
41—60	17,2	30,9±11,9	135,0	0,889±0,061
61—80	23,2	39,0±5,8	82,0	0,765±0,076
81—120	24,0	60,0±18,9	88,1	0,891±0,074
Все деревья	23,3	37,4±4,7	94,0	0,881±0,030
<i>Пихтач папоротниковый</i>				
41—80	24,8	28,3±6,9	73,5	0,717±0,162
81—120	25,5	51,7±12,9	99,8	0,803±0,088
120—160	33,9	82,1±10,7	50,6	0,560±0,176
Все деревья	28,5	65,3±7,9	73,6	0,681±0,034

пихтаче папоротниковом связь этих двух величин наименьшая ($r=0,451\pm0,126$).

Следовательно, высота оказывает влияние на урожайность деревьев пихты, причем в условиях большей сомкнутости оно увеличивается.

Обильное плодоношение наблюдается обычно у толстых и высоких деревьев (рис. 32). Вместе с тем имеются значительные отклонения от этого правила. Так, дерево с максимальной урожайностью имеет средние по сравнению с другими размеры (диаметр 30,1 см, высота 17,8 м, возраст 94 года). Урожайность данного дерева за 10 лет 1240 шишек, или 124 шишки в год.

Таким образом, при наблюдающейся значительной связи урожайности с таксационными признаками в популяциях



Число шишек у деревьев толщиной 20 см

Возраст, лет	Деревьев со средним числом шишек											Всего деревьев	
	5	15	25	35	45	55	65	75	85	95	105		115
<i>Пихтач крупнотравный</i>													
41—60	2	1	2										5
61—80	8	2	1	3									14
81—120			1										1
<i>Пихтач кустарниково-разнотравный</i>													
41—60			1										1
61—80	2	1	1										4
81—120	1	2		2	1	1							7
<i>Пихтач кислично-мшистый</i>													
41—60		1	1						1			1	4
61—80		1	2	3									6
81—120	1		1	1	2								5

Следовательно, об увеличении урожайности деревьев с возрастом можно говорить только в применении к конкретному дереву или древостою в том отношении, что с увеличением возраста дерево становится более крупным по своим размерам. При одних и тех же размерах деревьев возраст на их урожайность влияния не оказывает.

Известно, что древостой пихты сибирской в значительной степени повреждается центральными стволовыми гнилями, на что обращали внимание многие исследователи (Крылов, 1961; Поляков, 1964; Фалалеев, 1964; Шеверножук, 1964;

Таблица 29

Урожайность деревьев, поврежденных центральными стволовыми гнилями (числитель) и здоровых (знаменатель)

Тип пихтача	Средний диаметр, см	Число шишек	
		$M \pm m$	C, %
Крупнотравный	17,7	$45,0 \pm 8,1$	81,2
	26,2	$30,0 \pm 3,5$	88,0
Кустарниково-разнотравный	22,6	$37,1 \pm 7,8$	79,0
	27,5	$41,7 \pm 7,0$	111,0
Кислично-мшистый . . .	21,9	$34,3 \pm 9,5$	106,0
	23,8	$38,7 \pm 5,6$	90,0
Папоротниковый	30,3	$62,0 \pm 12,5$	76,0
	26,1	$61,8 \pm 9,5$	92,2

и др.). Среди наших моделей в каждом типе леса насчитывалось 25—27% деревьев с гнилями, они встречались во всех ступенях толщины. Поэтому нами изучен вопрос об урожайности поврежденных деревьев, так как его решение представляет большой интерес для лесосеменного дела.

Вычисленные статистические показатели урожая этих деревьев (табл. 29) показывают, что значительных отклонений в урожайности загнивших деревьев по сравнению со здоровыми не имеется. Уменьшение или увеличение среднего числа шишек у деревьев, поврежденных центральными стволовыми гнилями, связано с таким же изменением их среднего диаметра по отношению к среднему диаметру здоровых деревьев. Объясняется это тем, что сердцевина ствола обеспечивает только механическую прочность ствола, а в физиологических процессах не участвует (Крамер, Козловский, 1963).

УЧАСТИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ДЕРЕВЬЕВ В ОБРАЗОВАНИИ ОБЩЕГО УРОЖАЯ НАСАЖДЕНИЯ

Как было отмечено ранее, для пихты сибирской характерна неравномерность плодоношения, причем колебания урожаев по годам довольно значительные. Вместе с тем полного отсутствия шишек в древостоях не наблюдается ни в одном году.

В семенные годы в образовании урожаев участвуют практически все деревья, вступившие в репродуктивную фазу своего развития (табл. 30). В год слабого урожая шишки обнаружены на меньшем количестве деревьев, и даже в самый неурожайный год отдельные шишки имеются на некоторых деревьях.

Если в некоторые годы благоприятные погодные условия складываются в период формирования урожая и позволяют образовывать шишки практически всем деревьям, то в годы

Т а б л и ц а 30

Участие деревьев в образовании урожая, %

Уровень урожая	Год	Тип пихтача			
		крупно- травный	кустарни- ково-раз- нотравный	кислично- мшистый	папорот- никовый
Высокий .	1968	96,5	94,7	97,3	94,4
Слабый . .	1965	79,3	63,2	60,6	73,1
Низкий . .	1967	36,2	36,8	23,9	44,4

Участие деревьев, поврежденных центральными стволовыми гнилями, в образовании урожая, %

Уровень урожая	Год	Тип пихтача			
		крупно- травный	кустарни- ково-раз- нотравный	кислично- мшистый	папорот- никовый
Высокий .	1968	26,8	19,4	38,0	53,0
Слабый . .	1965	26,1	25,0	26,0	46,2
Низкий . .	1967	14,3	28,6	44,4	50,0

с неблагоприятными погодными условиями шишки образуются только на наиболее жизнеспособных деревьях.

При рассмотрении вопроса об участии деревьев в формировании урожая было обращено внимание на возможность приуроченности плодоношения деревьев, поврежденных центральными стволовыми гнилями, к каким-либо определенным годам (табл. 31). Анализ показывает, что в пихтаче крупнотравном деревьев, формирующих урожай 1967 г., поврежденных гнилями было всего 14,3%, в то время как при формировании урожая 1968 г. 26,8% деревьев были поражены гнилями. На первый взгляд кажется, что поврежденные стволовыми гнилями деревья резко снижают свою репродуктивную активность в годы неблагоприятных погодных условий. Однако в других типах леса положение складывается несколько иначе. В пихтачах кустарниково-разнотравном и кислично-мшистом участие поврежденных деревьев в формировании высокого урожая снижается по сравнению с годом низкого на 9,2 и 6,4%, а в пихтаче папоротниковом относительное число поврежденных деревьев, формирующих как высокий, так и низкий урожай, остается практически одинаковым.

Следовательно, плодоношение поврежденных стволовыми гнилями деревьев не имеет отличий от плодоношения здоровых деревьев в их приуроченности к годам урожая разных уровней. Поэтому образование шишек у части деревьев в годы, когда большинство деревьев не плодоносят, видимо, объясняется другими особенностями деревьев.

Средние диаметры деревьев, образовавших шишки в неурожайном 1967 г., во всех четырех типах леса на 21—25% выше средних диаметров деревьев, плодоносящих в 1968 г., а превышение высот плодоносящих в 1967 г. деревьев составляет 8—9% во всех типах леса, за исключением пихтача папоротникового, где превосходство в высотах достигает 22% (табл. 32).

Средние таксационные показатели деревьев, плодоносящих в годы урожая
различных уровней (в пихтате)

Уровень урожая	$M \pm m$	C	t
	%		
<i>Крупнотравный</i>			
Диаметр, см			
Высокий	$26,14 \pm 1,12$	32,1	3,04
Низкий	$31,62 \pm 1,45$	25,2	
Высота, м			
Высокий	$17,16 \pm 0,46$	20,1	2,30
Низкий	$18,70 \pm 0,50$	14,3	
<i>Кустарниково-разнотравный</i>			
Диаметр, см			
Высокий	$26,03 \pm 1,40$	32,4	2,62
Низкий	$32,30 \pm 1,95$	22,6	
Высота, м			
Высокий	$17,58 \pm 0,49$	17,0	2,22
Низкий	$19,50 \pm 0,71$	13,0	
<i>Кислично-мишстый</i>			
Диаметр, см			
Высокий	$22,81 \pm 0,94$	25,6	2,62
Низкий	$28,44 \pm 1,94$	20,2	
Высота, м			
Высокий	$17,17 \pm 0,32$	11,4	2,72
Низкий	$18,61 \pm 0,42$	6,8	
<i>Папоротниковый</i>			
Диаметр, см			
Высокий	$29,17 \pm 1,34$	26,8	3,15
Низкий	$35,50 \pm 1,50$	16,9	
Высота, м			
Высокий	$18,44 \pm 0,70$	22,0	3,60
Низкий	$22,50 \pm 0,89$	15,8	

Средние таксационные признаки вычислены для высоты с хорошими показателями точности, а для диаметров — с вполне удовлетворительными (1,8—5,9%). Показатели достоверности разницы во всех случаях подтверждают существенность различия в таксационных признаках рассматриваемых групп деревьев.

Коэффициенты вариации таксационных признаков по высоте и диаметру уменьшаются от высокого урожая к низкому, что говорит о большей выравненности таксационных признаков деревьев, плодоносящих в год низкого урожая. Таким образом, в неурожайные годы шишки образуются в основном на наиболее развитых деревьях. Разумеется, это не исключает возможности образования шишек на менее развитых, в то время как более крупные могут в год низкого урожая не плодоносить (табл. 33).

Деревья с минимальным диаметром (12 и 16 см) в неурожайном 1967 г. не плодоносили. При диаметре 20 см и толще все большее количество деревьев принимало участие в образовании урожая. В то же время часть деревьев с большим диаметром (36 и 32 см) в этом году не плодоносили. Зато все деревья с максимальными диаметрами (40, 44 и 48 см) плодоносили в каждом рассматриваемом году.

Обращает на себя внимание и разница в частоте образования шишек отдельными деревьями в течение 10 лет. Наличие деревьев с разным ритмом плодоношения отмечалось ранее и для популяций кедра (Ирошников, 1964, 1974).

Таблица 33

Участие деревьев в формировании урожаев в пихтаче крупнотравном

Диаметр, см	Уровень урожая		
	высокий	слабый	низкий
12	5	3	—
16	9	2	—
20	14	12	3
24	16	14	6
28	15	13	4
32	7	7	5
36	12	12	7
40	3	3	3
44	2	2	2
48	1	1	1
Итого	84	69	31

Таблица 34

Распределение деревьев по частоте образования шишек за 10-летие, %

Частота образования шишек	Тип пихтача				
	крупнотравный	кустарниково-разнотравный	кислично-мшистый	папоротниковый	
1	11,7	12,9	6,2	4,9	
2	2,8	10,4	10,4	10,0	
3	7,2	6,3	4,2	5,1	
4	2,8	2,1	—	—	
5	2,9	6,2	8,3	—	
6	7,3	8,4	8,2	5,3	
7	11,7	10,4	27,2	14,7	
8	5,7	14,6	10,6	—	
9	26,2	8,3	13,7	34,6	
10	21,7	20,8	11,2	25,4	
Всего	100,0	100,0	100,0	100,0	

Несмотря на кажущуюся бессистемность в распределении относительного числа деревьев по частоте образования шишек за 10-летие (табл. 34), здесь выявляется некоторая связь частоты плодоношения с таксационными признаками деревьев. Так, наибольший процент деревьев (60,0%), систематически образующих шишки (8—10 раз в 10-летие), находится в пихтаче папоротниковом со средним диаметром деревьев $27,0 \pm 1,92$ см, в то время как в пихтаче кислично-мшистом, где средний диаметр $20,8 \pm 0,94$ см, деревьев, плодоносящих 8—10 раз в 10-летие, всего 35,5%.

Особенно ясно прослеживается связь частоты плодоношения с размерами деревьев на рис. 33. Вычисленные средний диаметр и высота по группам деревьев, различающихся частотой образования шишек (1—3, 4—7 и 8—10 раз в 10-летие), показывают довольно высокую степень различия в таксационных признаках рассматриваемых групп деревьев. В каждом типе пихтачей деревья, чаще образующие шишки, имеют большие по сравнению с предыдущей группой средние диаметры и высоты.

По-видимому, частота плодоношения находится в тесной связи с таксационными признаками деревьев. Для проверки этого предположения вычислены коэффициенты корреляции частоты образования шишек с основными таксационными признаками деревьев (табл. 35), которые показывают, что частота плодоношения находится в тесной связи с высотой, диаметром, объемами ствола и кроны дерева. При этом для более густых древостоев пихтачей кислично-мшистого и кустарниково-разнотравного эта связь с высотой наиболее тесная, а в изреженных насаждениях пихтача папоротникового частота образования шишек на деревьях в большей степени определяется объемом кроны.

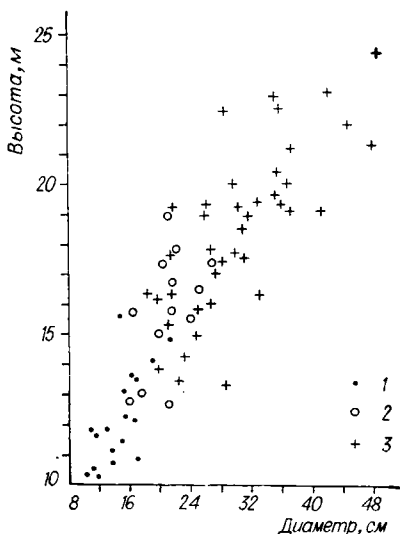


Рис. 33. Частота урожая в связи с таксационными признаками деревьев. 1 — от 1 до 3; 2 — от 4 до 7; 3 — от 8 до 10 раз в 10-летие.

На частоту плодоношения возраст деревьев значительного влияния не оказывает, что видно из полученных коэффициентов корреляции этих признаков.

Слабое воздействие возраста при сильном влиянии других таксационных признаков на частоту плодоношения можно объяснить индивидуальными особенностями

Коэффициент корреляции частоты плодоношения деревьев с их таксационными признаками

Признак	Тип пихтача			
	крупнотрав- ный	кустарниково- разнотравный	кислично- мшистый	папоротни- ковый
Высота	0,671 ± 0,066	0,792 ± 0,053	0,852 ± 0,039	0,581 ± 0,098
Диаметр	0,717 ± 0,059	0,742 ± 0,065	0,750 ± 0,063	0,784 ± 0,058
Объем ствола	0,678 ± 0,065	0,764 ± 0,061	0,792 ± 0,053	0,568 ± 0,101
кроны	0,535 ± 0,085	0,643 ± 0,085	0,604 ± 0,092	0,808 ± 0,052
Возраст	0,302 ± 0,110	0,525 ± 0,104	0,182 ± 0,140	0,289 ± 0,137

деревьев, обладающих различной наследственной энергией роста, а также разновозрастностью древостоя пихты сибирской и теневыносливостью данной породы, когда более молодые деревья часто оказываются крупнее старших, испытавших в онтогенезе угнетение и поэтому отставших в росте. Установив различие деревьев по частоте образования шишек, обратимся теперь к величине урожая у отдельных категорий деревьев. С этой целью проанализируем среднегодовое количество шишек, образующееся на деревьях в годы их плодоношения (табл. 36).

Таблица 36

Среднее количество шишек на деревьях с различной частотой урожая за 10-летие

Частота урожая	Статистичес- кий показате- ль	Тип пихтача			
		крупнотрав- ный	кустарниково- разнотравный	кислично- мшистый	папоротни- ковый
1—3	$M \pm m$, шт.	9,7 ± 2,4	16,0 ± 5,3	18,9 ± 5,0	6,5 ± 3,5
	C , %	92,3	120,0	88,0	110,1
4—7	$M \pm m$, шт.	23,8 ± 5,3	45,0 ± 1,0	38,6 ± 4,7	38,7 ± 8,4
	C , %	91,5	80,5	55,6	43,4
8—10	$M \pm m$, шт.	56,1 ± 4,6	94,5 ± 14,6	83,8 ± 8,4	81,7 ± 10,3
	C , %	49,5	74,1	40,1	44,0
Разница между 1—3 и 8—10		8,95	5,05	6,64	6,88

Деревья с редким плодоношением обычно образуют большое количество шишек на одном дереве. С увеличением частоты плодоношения увеличивается и средняя урожайность деревьев. Так, по всем типам леса средний урожай деревьев с частотой плодоношения 8—10 превышает в 5—6 раз средний урожай редко плодоносящих деревьев, а в пихтаче папоротниковом — в 12 раз. Превосходство же урожайности деревьев с частотой плодоношения 8—10 раз над деревьями с частотой плодоношения 4—7 во всех типах леса практически одинаково (2,1—2,3 раза).

Среди деревьев с частотой плодоношения 8—10 в десятилетие наблюдается большая равномерность в урожаях (коэффициент вариации 40,1—74,1%). С увеличением интервалов между урожаями увеличивается и индивидуальная изменчивость деревьев по урожайности, которая достигает у деревьев с частотой плодоношения 1—3 от 88,2 до 120,0% (табл. 37).

Таким образом, деревья с большей частотой плодоношения не только более урожайны, но и более выравнены по индивидуальной урожайности. Если учесть в насаждениях содержание деревьев с разной повторяемостью урожаев (см. табл. 34), то оказывается, что основное количество шишек формируется на деревьях с частотой плодоношения 8—10 раз в 10-летие (от 59,2 в пихтаче кислично-мшистом до 84,5 в пихтаче папоротниковом).

Деревья, плодоносящие очень редко, практического влияния на урожайность насаждений не оказывают, так как во всех типах леса их урожай составляет всего 2,3—8,1% от общего количества шишек.

Несколько большее значение для общего урожая шишек в пихтачах имеет группа деревьев с частотой плодоношения 4—7 раз в 10-летие. Так, в пихтаче кислично-мшистом урожай деревьев данной категории составляет в общем урожае насаждений довольно ощутимую величину. В остальных типах леса урожай рассматриваемой категории деревьев составляет 13,2—20,8% общего урожая.

Если количество шишек наиболее урожайной категории деревьев (с частотой плодоношения 8—10 раз) принять за 100%, то урожайность деревьев остальных категорий выразится следующими цифрами: при частоте плодоношения 1—3 раза — от 2,7 до 13,1, а при частоте плодоношения 4—7 — от 15 до 29,3%. В то же время

Таблица 37

Участие деревьев в образовании общего урожая насаждений, %

Частота урожая	Тип пихтача			
	крупно-травяной	кустарниково-разнотравный	кислично-мшистый	папоротниковый
1—3	5,4	8,1	7,7	2,3
4—7	15,1	20,8	33,1	13,2
8—10	79,5	71,7	59,2	84,5
Итого	100,0	100,0	100,0	100,0

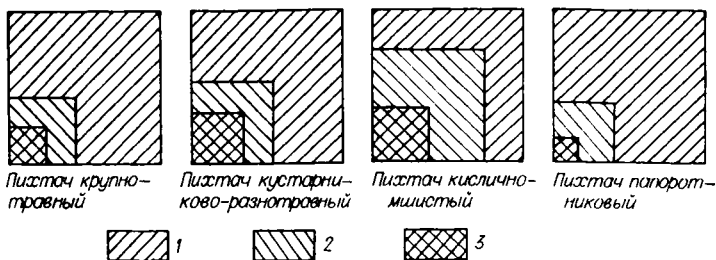


Рис. 34. Соотношение урожаев у деревьев разных категорий.
 Частота плодоношения: 1 — от 8 до 10; 2 — от 4 до 7; 3 — от 1 до 3 раз
 в 10-летие.

в пихтаче кислично-мшистом урожайность данной категории деревьев достигает даже 56,4%. Соотношения урожайности разных категорий деревьев по частоте плодоношения видны на рис. 34, где квадратами разной величины обозначена урожайность сравниваемых категорий деревьев.

Таким образом, для производства заготовок семян пихты сибирской необходимо ориентироваться прежде всего на категорию деревьев с частотой плодоношения 8—10 раз в 10-летие как на наиболее урожайную часть насаждения. Однако не следует исключать из расчета на получение семян и деревья с частотой плодоношения 4—7 раз в связи с тем, что данная категория деревьев дает к общему урожаю довольно ощутимую прибавку, которая в некоторых случаях (пихтач кислично-мшистый) составляет более половины урожая основной категории деревьев. Категория деревьев с частотой плодоношения 1—3 раз в 10-летие в расчет на получение семян в пихтаче не должна приниматься как дающая очень незначительные урожаи.

УСТОЙЧИВОСТЬ УРОЖАЕВ ПО ГОДАМ

Рассматривая вопрос о плодоношении древесных пород, Г. Ф. Морозов (1949) приводит отношения средней урожайности некоторых пород за 20 лет к полному урожаю насаждений, которые колеблются от 16% у бука до 45 у березы. На основании этих отношений, названных А. Н. Соболевым (1908) коэффициентами плодоношения, Г. Ф. Морозов делит исследованные породы на три группы: 1) породы, дающие каждые 2 года количество семян, почти равное полному урожаю; 2) породы, дающие в 3 года столько семян, сколько бывает в один урожайный год; 3) породы, у которых лишь в 6 лет получается количество семян, равное полному урожаю.

Анализ урожайности насаждений пихты сибирской, проведенный нами за 11 лет (1959—1969 гг.) в четырех типах

леса, показывает, что среднегодовой урожай составляет от максимального в пихтаче кислично-мшистом 51,4%, кустарниково-разнотравном — 45,5, крупнотравном — 40,4, в папоротниковом — только 17,2%. Приведенные здесь процентные соотношения урожаев следует более правильно называть не коэффициентом плодоношения, как это делал А. Н. Соболев (1908), а коэффициентом устойчивости плодоношения или коэффициентом устойчивости урожаев, так как чем выше значение данного коэффициента, тем большей устойчивостью урожая характеризуется насаждение. Меньшее значение коэффициента указывает на неустойчивость, т. е. большую изменчивость урожая по годам и редкое наступление относительно урожайных лет.

Пользуясь такими коэффициентами, легко заметить разницу в устойчивости урожая у насаждений разных типов леса. Наиболее устойчивой урожайностью отличаются более производительные пихтачи кислично-мшистые, кустарниково-разнотравные и крупнотравные, которые дают за 2 года урожай, равный или почти равный максимальному урожаю. В низкобонитетном пихтаче папоротниковом (класс бонитета IV, 4) урожай, равный максимальному, формируется только за 6 лет плодоношения.

Однако такая высокая устойчивость урожая по годам в пределах отдельных типов леса не означает, что таким же высоким коэффициентом устойчивости характеризуется и урожай отдельных деревьев. Как было отмечено ранее (см. гл. IV), семенные годы у отдельных деревьев пихты сибирской не всегда совпадают, следовательно, приведенные коэффициенты устойчивости урожая по типам леса характеризуют только насаждения в целом, а не отдельные деревья. Невозможность распространения коэффициентов устойчивости урожая насаждений на отдельные деревья связана с тем, что урожай насаждения складывается из суммы урожаев отдельных деревьев, при сложении которых значительные отклонения по годам сглаживаются.

Для отдельных деревьев устойчивость урожая выражается (табл. 38) значительно меньшими коэффициентами (от $14,9 \pm 1,3\%$ в пихтаче папоротниковом до $19,7 \pm 2,1\%$ в пихтаче кислично-мшистом), т. е. у отдельных деревьев только сумма урожаев за 5—7 лет достигает максимального урожая. При этом изменчивость коэффициента устойчивости урожая во всех типах леса остается примерно одинаковой (53,0—71,2%).

Из приведенной таблицы видно, что отдельные категории деревьев сильно различаются по устойчивости урожая. Так, если деревья с частотой плодоношения 8—10 раз имеют коэффициент устойчивости от $17,1 \pm 2,0\%$ в пихтаче папоротниковом до $27,2 \pm 4,1$ в пихтаче кислично-мшистом, то у груп-

Коэффициент устойчивости урожая отдельных категорий деревьев за 10-летие, %

Частота урожая	Статистический показатель	Тип пихтача			
		крупнотравный	кустарниково-разнотравный	кислично-мшистый	папоротниковый
1—3	$M \pm m$	$12,8 \pm 4,3$	$6,9 \pm 1,8$	$13,7 \pm 3,6$	$7,2 \pm 2,6$
	<i>C</i>	97,4	81,6	106,7	62,9
4—7	$M \pm m$	$15,6 \pm 1,6$	$14,0 \pm 2,4$	$16,9 \pm 2,1$	$13,7 \pm 3,5$
	<i>C</i>	52,0	77,5	62,5	51,7
8—10	$M \pm m$	$22,6 \pm 1,5$	$21,1 \pm 2,0$	$27,2 \pm 4,1$	$17,1 \pm 2,0$
	<i>C</i>	42,1	49,1	59,5	42,1
В целом	$M \pm m$	$17,7 \pm 1,2$	$16,4 \pm 1,5$	$19,7 \pm 2,1$	$14,9 \pm 1,3$
	<i>C</i>	57,2	67,0	71,2	53,0
Между группами 1—3 и 8—10		2,16	5,30	2,48	3,01

пы деревьев, плодоносящих 1—3 раза в 10-летие, этот коэффициент в 2—3 раза ниже, т. е. если деревья первой сравниваемой категории образуют урожай, равный максимальному, в среднем за 4—6 лет, то для деревьев второй категории этот период составляет 7—14 лет.

Изменчивость коэффициента устойчивости урожая по годам во всех типах леса уменьшается от группы деревьев, редко плодоносящих, к группе деревьев с частым плодоношением. Изменчивость коэффициента устойчивости урожая по типам леса, а в пределах типов леса по категориям деревьев, различающихся частотой плодоношения, проиллюстрирует табл. 39. Анализ показывает, что основное число деревьев (52,0—64,0%) в каждом из рассматриваемых типов леса имеют коэффициент устойчивости урожая от 10,1 до 30,0%. Около 1/3 деревьев (29,4—32,3%) отличаются очень низкими коэффициентами устойчивости урожаев (до 10,0%), и только незначительная часть (5,3—18,0%) отличается довольно равномерной урожайностью по годам (коэффициент устойчивости превышает 30,0%).

Среди деревьев с редким плодоношением подавляющая часть их (53,4—75,8%) отличается крайне неустойчивой урожайностью, а дающих относительно равномерные урожаи по годам ни в одном из четырех типов леса не имеется.

Содержание деревьев с различной устойчивостью урожаев по типам леса и категориям деревьев в зависимости от частоты плодоношения, %

Коэффициент устойчивости	В целом по типу леса	Частота урожаев		
		1—3	4—7	8—10
<i>Пихтач крупнотравный</i>				
<10,0	29,4	53,6	46,3	10,8
10,1—30,0	64,0	46,4	53,7	78,5
>30,0	6,6	—	—	10,7
<i>Пихтач кустарниково-разнотравный</i>				
<10,0	30,0	75,8	47,2	20,0
10,1—30,0	52,0	24,2	35,2	56,0
>30,0	18,0	—	17,6	24,0
<i>Пихтач кислично-мшистый</i>				
<10,0	32,3	53,4	38,0	6,7
10,1—30,0	53,0	46,6	47,1	60,0
>30,0	14,7	—	14,9	33,3
<i>Пихтач папоротниковый</i>				
<10,0	31,5	64,2	50,0	16,7
10,1—30,0	63,2	35,7	50,0	75,0
>30,0	5,3	—	—	8,3

При переходе к группе деревьев с большей частотой плодоношения относительное число деревьев, имеющих коэффициент устойчивости урожая ниже 10,0%, уменьшается до 6,7—20,0%. Вместе с тем относительное число равномерных по урожайности деревьев с коэффициентом устойчивости свыше 30,0% увеличивается и достигает в пихтаче кислично-мшистом 33,3%.

Вычисленные коэффициенты вариации урожайности деревьев по годам показывают, что у деревьев с высоким коэффициентом устойчивости урожая (свыше 30,0%) урожай колеблется от 50 до 100%; у деревьев со средним коэффициентом устойчивости (10,1—30,0%) коэффициент вариации колеблется от 101 до 200%. Наибольшей величины (201—500%) коэффициент вариации достигает у деревьев с коэффициентом устойчивости урожая менее 10,0%.

Для определения хозяйственной значимости деревьев, имеющих разные коэффициенты устойчивости урожая, вычислен средний урожай по группам деревьев (табл. 40). Анализ таблицы, где приведены результаты статистической обработки этих материалов только по двум типам леса (пихтач крупнотравный и кислично-мшистый), показывает, что

Среднее число шишек у деревьев различных групп

Коэффициент устойчивости урожая, %	Частота урожая					
	1—3		4—7		8—10	
	$M \pm m$, шт.	C , %	$M \pm m$, шт.	C , %	$M \pm m$, шт.	C , %
<i>Пихтац папоротниковый</i>						
<10,0	16,3±3,8	47,0	23,9±5,5	86,6	47,5±6,3	32,6
	4,8±2,0	95,9	9,6±2,4	95,4	21,7±3,0	33,8
10,1—30,0	11,7±3,4	53,6	29,5±5,8	77,6	57,5±5,6	52,3
	6,3±1,6	45,4	20,3±5,1	85,6	38,6±3,8	51,9
>30,0	—	—	—	—	71,7±8,2	32,6
	—	—	—	—	60,0±5,8	27,3
<i>Пихтац кислочно-мшистый</i>						
<10,0	5,7±0,8	27,0	20,7±4,0	57,7	77,5±14,9	76,9
	1,3±0,3	42,9	9,1±2,1	69,4	35,0±5,4	62,1
10,1—30,0	23,5±5,1	53,1	32,5±3,0	46,9	63,9±7,6	47,6
	12,5±4,1	80,0	23,1±2,6	54,5	45,0±5,7	50,5
>30,0	—	—	50,3±2,6	15,8	99,4±9,5	29,1
	—	—	43,2±2,5	18,0	88,3±5,8	22,4

Примечание. В числителе — среднее число шишек и коэффициент вариации за все годы плодоношения, в знаменателе — то же, за исключением года максимального урожая.

при увеличении частоты плодоношения и коэффициента устойчивости урожая имеется тенденция к увеличению среднего числа шишек на дереве. Однако эта тенденция иногда нарушается. Так, в пихтаче крупнотравном средняя урожайность деревьев с частотой плодоношения 1—3 в 10-летие при коэффициенте устойчивости урожая от 10,1 до 30,0% ниже, чем у предыдущей группы, а в пихтаче кислочно-мшистом у деревьев с коэффициентом устойчивости урожая до 10,0% в группе с частотой плодоношения 8—10 урожай оказался несколько выше, по сравнению с деревьями с большей устойчивостью урожая.

Нельзя с полной уверенностью утверждать, что деревья с большей устойчивостью урожая образуют большее число шишек в расчете на 1 год плодоношения. И все же эти деревья для заготовки семян имеют первостепенное значение в связи с тем, что они дают урожай более равномерные и исключают эпизодичность получения семян.

Если у деревьев с различной устойчивостью урожая сравнивать среднее число шишек, вычисленное с учетом года

максимального урожая и без него, то такое сравнение говорит в пользу групп деревьев с высокими коэффициентами устойчивости урожая. Так, если у деревьев с коэффициентами устойчивости урожая до 10,0% средний урожай за годы плодоношения, исключая высокоурожайный год, составляет всего 22,3—47,5% полного среднего урожая (включая высокоурожайный год), то у деревьев с устойчивой урожайностью (коэффициент устойчивости свыше 30,0%) он находится в пределах 81,7—84,3% полного среднего урожая.

Кроме этого преимущества у деревьев с большими коэффициентами устойчивости урожая наблюдается и более высокий урожай шишек, если из расчета исключить эпизодические максимальные урожаи.

Следовательно, наибольшую хозяйственную ценность при заготовке семян пихты сибирской представляют деревья с высоким коэффициентом устойчивости урожая (свыше

Таблица 41

Средние размеры групп деревьев по типам леса, частоте плодоношения и устойчивости урожая

Параметр	Статистический показатель	В целом	Для деревьев с частотой урожая 8—10 раз	
			по группе	для деревьев с устойчивым урожаем

Пихтач крупнотравный

Диаметр	$M \pm m$, см.	26,14 ± 1,12	29,50 ± 1,21	35,89 ± 3,00
	C , %	32,1	25,0	22,3
Высота	$M \pm m$, см.	17,16 ± 0,46	18,37 ± 0,48	19,91 ± 0,65
	C , %	20,1	15,8	8,7

Пихтач кустарниково-разнотравный

Диаметр	$M \pm m$, см.	26,03 ± 1,40	30,30 ± 1,28	34,22 ± 2,20
	C , %	32,4	19,4	20,3
Высота	$M \pm m$, см.	17,58 ± 0,49	18,88 ± 0,56	20,50 ± 0,54
	C , %	17,0	13,5	8,6

Пихтач кислично-мшистый

Диаметр	$M \pm m$, см.	22,80 ± 0,94	26,60 ± 1,32	28,03 ± 2,00
	C , %	25,6	20,4	23,8
Высота	$M \pm m$, см.	17,17 ± 0,32	18,13 ± 0,45	19,37 ± 0,23
	C , %	12,4	9,9	4,0

Пихтач папоротниковый

Диаметр	$M \pm m$, см.	29,17 ± 1,34	32,67 ± 1,88	34,18 ± 2,49
	C , %	26,8	20,1	17,9
Высота	$M \pm m$, см.	18,44 ± 0,70	20,50 ± 0,76	21,50 ± 1,38
	C , %	22,0	17,7	16,2

30,0%). Они, как показано ранее (см. табл. 37), встречаются среди деревьев с частотой плодоношения 8—10 в 10-летие и частично среди плодоносящих 4—7 раз (только в двух типах леса из четырех изученных).

Деревья с устойчивой урожайностью встречаются среди наиболее развитых групп деревьев с диаметрами и высотами, как правило, превышающими средние для насаждения. Более того, размеры деревьев с устойчивой урожайностью превышают и средние размеры своей группы, в которую они отнесены по частоте плодоношения. Для иллюстрации этого положения в табл. 41 приводится сравнение средних диаметров и высот по типам леса с размерами деревьев, характеризующихся устойчивыми урожаями по годам.

По возрасту деревья с устойчивой урожайностью заметного отклонения от других деревьев в насаждениях не имеют. Не имеет заметного отличия данная категория деревьев ни в возрасте, ни в высоте, при которых они вступали в репродуктивную фазу развития. Установлено только, что ко времени исследования период плодоношения у этих деревьев продолжался от 19 до 46 лет. Среди деревьев с менее длительной репродуктивной фазой таких устойчиво плодоносящих деревьев не имеется.

Вместе с тем период активного плодоношения такой длительности встречается и у многих деревьев, отличающихся малой устойчивостью урожаев по годам.

Следовательно, продолжительность репродуктивной фазы развития дерева оказывает влияние на устойчивость урожая, но не является определяющей.

Кроме наибольших размеров деревьев пихты сибирской с устойчивыми урожаями можно назвать также и другой морфологический признак — густота кроны дерева, визуально определяемый и характерный для данной категории деревьев. Так, все деревья с высокими коэффициентами устойчивости урожаев отмечались нами как густокронные. У таких деревьев наблюдается сильное развитие межмутовочных ветвей первого и второго порядков, которое приводит к высоким, частым и устойчивым урожаям по годам.

ШИШКИ И СЕМЕНА

В настоящее время в связи с непрерывным ростом лесозаготовки вопросы заготовок семян для облесения вырубок приобретают особое значение. Возрос интерес к установлению количественных и качественных показателей урожая семян древесных пород как к важнейшему условию определения научных принципов лесного семеноводства на селекционной основе. Это в большой степени относится и к пихте сибирской, насаждения которой, расположенные в равнинной тайге и районах сплавных рек, усиленно эксплуатируются, в связи с чем для восстановления коренных лесов требуется большое количество пихтовых семян.

Размеры шишек, число и вес семян, вес 1000 семян (абсолютный вес) и выход их из шишек играют важную роль в структуре урожая, а изменение их величины позволяет установить степень влияния внешних условий на формирование урожая в объемных показателях.

РАЗМЕРЫ И ФОРМА ШИШЕК

Результаты наших исследований показывают, что размеры шишек пихты сибирской имеют довольно большие колебания. Так, длина нормально развитых шишек в условиях Салаира от 3,0 до 11,1 см. Гораздо чаще встречаются шишки длиной 6—7 см.

Для выяснения причин изменчивости размеров шишек вычислены их средние длины по группам возраста для трех типов леса (табл. 42). Данные этой таблицы показывают на отсутствие определенной связи средних длин шишек с возрастом деревьев. Изменчивость длины шишек в пределах одного типа леса достигает 16%. Еще выше она в отдельных возрастных группах — до 22,6%.

Длина шишек пихты сибирской по типам леса практически одинакова. Такое явление можно объяснить только сходством экологических характеристик пихтовых типов леса, в результате чего большее влияние на формирование шишек

Длина шишек по типам леса и группам возраста

Тип пихтача	Статистический показатель	В целом	Группа возраста, лет		
			41—60	61—80	81—120
Кислично-мшистый	$M \pm m$, см	$6,16 \pm 0,14$	$6,43 \pm 0,27$	$6,23 \pm 0,17$	$5,56 \pm 0,41$
	C , %	15,4	14,0	13,8	20,8
Крупнотравный	$M \pm m$, см	$6,74 \pm 0,15$	$7,13 \pm 0,32$	$6,39 \pm 0,22$	$7,03 \pm 0,19$
	C , %	15,5	16,1	16,2	8,0
Кустарниково-разнотравный	$M \pm m$, см	$6,19 \pm 0,15$	$5,76 \pm 0,46$	$6,30 \pm 0,13$	$6,19 \pm 0,34$
	C , %	16,0	22,6	9,4	21,4
Папоротниковый	$M \pm m$, см	$6,80 \pm 0,15$	$6,80 \pm 0,37$	$7,05 \pm 0,33$	$6,67 \pm 0,15$
	C , %	15,1	16,7	18,4	10,3

оказывают не столько особенности типов леса, сколько однозначно действующие внешние факторы.

Проверка связи средней длины шишек с диаметрами деревьев (табл. 43) показала, что она отсутствует. Максимальная длина шишек в древостоях разных типов леса обнаружи-

Таблица 43

Длина шишек у деревьев различной толщины

Диаметр, см	Статистический показатель	Тип пихтача			
		кислично-мшистый	крупнотравный	кустарниково-разнотравный	папоротниковый
12	$M \pm m$, см C , %	$6,55 \pm 0,30$ 10,2	8,25 —	4,00 —	6,79 —
16	$M \pm m$, см C , %	$6,25 \pm 0,29$ 12,1	$7,42 \pm 0,28$ 9,1	$6,89 \pm 0,35$ 11,7	$6,72 \pm 0,45$ 11,6
20	$M \pm m$, см C , %	$6,05 \pm 0,31$ 19,9	$6,25 \pm 0,46$ 21,0	$6,35 \pm 0,15$ 7,2	$6,98 \pm 0,59$ 14,3
24	$M \pm m$, см C , %	$6,32 \pm 0,36$ 15,2	$6,79 \pm 0,21$ 11,0	$5,81 \pm 0,41$ 21,4	$7,41 \pm 0,29$ 11,2
28	$M \pm m$, см C , %	$5,75 \pm 0,36$ 18,1	$6,99 \pm 0,42$ 16,2	$6,65 \pm 0,43$ 14,4	$6,91 \pm 0,37$ 18,0
32	$M \pm m$, см C , %	$5,75 \pm 0,39$ 11,8	$5,87 \pm 0,73$ 25,0	$6,55 \pm 0,28$ 9,6	$6,60 \pm 0,44$ 20,2
36	$M \pm m$, см C , %	—	$6,75 \pm 0,29$ 8,0	$6,00 \pm 0,28$ 6,0	$6,80 \pm 0,64$ 21,2
40	$M \pm m$, см C , %	7,25 —	6,25 —	5,92 —	$6,84 \pm 0,51$ 15,1
44	$M \pm m$, см C , %	—	6,75 —	6,76 —	6,51 —

вается как на тонких, так и на толстых деревьях. Подобные результаты получил и Д. Я. Гиргидов (1949), изучая плодоношение сосны обыкновенной. Следует также отметить, что в пределах одной ступени толщины особой выравненности размеров шишек не наблюдается (коэффициент вариации до 25%).

Таким образом, величина шишек у пихты сибирской в возрасте от 40 до 120 лет не зависит от диаметра и возраста дерева.

Проведенные обмеры шишек на двух деревьях за 11 лет показывают, что величина шишек значительно колеблется по годам. В годы высоких урожаев размеры шишек на одних и тех же деревьях выше, чем в годы слабых урожаев. Так, наиболее крупные шишки за период 1960—1970 гг. отмечены в урожаях 1963, 1966, 1968 и 1969 гг. (табл. 44). Минимальные размеры были у шишек в неурожайные годы — 1961, 1965 и 1967.

Длина шишек в урожаях одного и того же дерева в пределах от 7,1 до 14,2%. Эти данные согласуются с материалами об изменчивости линейных размеров шишек у кедра сибирского (Ирошников, 1963б), сосны обыкновенной (Петров, 1962; Мишуков, 1966; Мамаев, 1972; Renvall, 1912), лиственницы сибирской (Дылис, 1947; Онучин, 1962).

В изменениях коэффициента вариации по годам не просматривается синхронности с величиной урожая, т. е. в годы высоких и очень слабых урожаев особой выравненности длины шишек не наблюдается. Вместе с тем для деревьев пихты сибирской

Т а б л и ц а 44

Длина шишек

Год урожая	Дерево 1		Дерево 2	
	$M \pm m$, см	C , %	$M \pm m$, см	C , %
1960	$6,37 \pm 0,15$	10,6	$6,19 \pm 0,08$	13,3
1961	$6,10 \pm 0,29$	12,6	—	—
1962	$6,51 \pm 0,10$	12,2	$5,89 \pm 0,20$	9,5
1963	$8,71 \pm 0,05$	10,1	$6,64 \pm 0,06$	14,3
1964	$6,43 \pm 0,07$	7,1	$6,00 \pm 0,08$	12,2
1965	$6,02 \pm 0,16$	9,0	$4,71 \pm 0,08$	13,2
1966	$6,80 \pm 0,06$	11,1	$6,46 \pm 0,07$	12,9
1967	—	—	$5,80 \pm 0,19$	11,6
1968	$8,05 \pm 0,07$	13,2	$7,16 \pm 0,04$	11,1
1969	$7,50 \pm 0,10$	14,2	$6,46 \pm 0,06$	8,7
1970	$6,30 \pm 0,09$	13,7	$5,90 \pm 0,06$	10,9

характерно свойство образовывать независимо от величины урожая на одних деревьях более крупные шишки, а на других — более мелкие. Так, у первого дерева ежегодно длина шишек больше, чем у второго (см. табл. 44).

Насколько характерны признаки величины шишек для урожаев разных лет, видно на примере дерева 2 на пробной площади 12, у которого проведены замеры всех шишек в урожаях 5 лет на двух одинаково развитых вершинах (табл. 45).

В пределах одной популяции деревья пихты сибирской различаются по величине шишек. Величина шишек — довольно устойчивый признак, зависящий от индивидуальных особенностей дерева и в определенной степени может быть использован для их селекционной характеристики.

Вместе с тем следует иметь в виду, что величина шишек по ярусам плодоносящей части кроны дерева неодинакова (табл. 46). По мере увеличения расстояния между участками кроны разница в длине шишек увеличивается (табл. 46).

Т а б л и ц а 45

Длина шишек на двух вершинах одного дерева

Год урожая	Первая вершина		Вторая вершина	
	$M \pm m$, см	C, %	$M \pm m$, см	C, %
1963	$5,63 \pm 0,11$	7,7	$5,65 \pm 0,10$	7,1
1964	$5,30 \pm 0,09$	8,5	$5,35 \pm 0,09$	8,3
1968	$6,48 \pm 0,10$	9,1	$6,60 \pm 0,09$	8,2
1969	$5,55 \pm 0,08$	7,6	$5,50 \pm 0,11$	9,7
1970	$5,38 \pm 0,07$	7,9	$5,25 \pm 0,09$	10,4

Т а б л и ц а 46

Длина шишек по ярусам плодоносящей части кроны

Номер дерева	Верхний ярус		Число промежуточных мутовок	Нижний ярус	
	$M \pm m$, см	C, %		$M \pm m$, см	C, %
1	$6,85 \pm 0,15$	9,3	1	$6,42 \pm 0,10$	6,7
2	$5,42 \pm 0,13$	10,9	2	$4,92 \pm 0,13$	11,4
3	$5,73 \pm 0,10$	7,7	3	$5,02 \pm 0,12$	11,0
4	$5,45 \pm 0,14$	12,1	4	$4,48 \pm 0,12$	11,8
5	$7,28 \pm 0,12$	7,1	5	$5,88 \pm 0,15$	9,5
6	$6,95 \pm 0,13$	8,6	6	$4,48 \pm 0,13$	7,0

Факты снижения длины шишек в кронах деревьев сверху вниз отмечены также для лиственницы (Дылис, 1961) и дугласии (Winjum, Johnson, 1964). Следует отметить, что изменчивость длины шишек каждого отдельного яруса находится практически в тех же пределах, как и в целом для всей кроны дерева.

Для получения объективной картины действительного изменения величины шишек в кроне дерева проведены обмеры шишек, сформированных на побегах разных мутовок (см. табл. 47).

Проанализировав длину шишек в кроне, можно заметить, что уменьшение длины идет постепенно сверху вниз, между соседними мутовками разница несущественна, однако самые верхние и самые нижние мутовки несут шишки, имеющие вполне достоверное различие по своей длине (коэффициент достоверности колеблется от 5,1 для дерева 2 до 8,5 для дерева 1).

Объяснение этому можно найти, если учесть, что собственный возраст ветвей увеличивается по мере удаления от вершины дерева к нижней части женского яруса кроны. Как отмечалось ранее, с увеличением собственного возраста ветвей наблюдается уменьшение количества шишек в среднем на одну ветвь. Оно сопровождается снижением размеров шишек. Следовательно, с увеличением собственного возраста ветвей энергия плодоношения у них постепенно снижается. Наиболее крупные шишки формируются в верхней части кроны.

Установив в древостое пихты сибирской наличие деревьев с различной длиной шишек, которые имеют значительные колебания по годам и в пределах кроны, рассмотрим вопрос о толщине шишек.

Т а б л и ц а 47

Длина шишек по мутовкам кроны дерева

Номер мутовки	Дерево 1		Дерево 2		Дерево 3	
	$M \pm m$, см	C , %	$M \pm m$, см	C , %	$M \pm m$, см	C , %
2	$7,26 \pm 0,13$	10,5	$7,13 \pm 0,19$	10,5	$6,77 \pm 0,17$	7,5
3	$6,98 \pm 0,07$	9,5	$6,75 \pm 0,20$	10,1	$6,35 \pm 0,07$	4,7
4	$6,33 \pm 0,08$	11,3	$6,51 \pm 0,10$	10,6	$5,81 \pm 0,19$	10,0
5	$5,90 \pm 0,09$	9,5	$6,40 \pm 0,07$	8,0	$5,78 \pm 0,08$	12,2
6	—	—	$6,00 \pm 0,11$	9,9	$5,59 \pm 0,14$	12,1
7	—	—	—	—	$5,05 \pm 0,18$	11,2
По всей кроне	$6,68 \pm 0,06$	13,3	$6,52 \pm 0,06$	12,2	$5,87 \pm 0,07$	14,3

Крайние значения толщины нормально развитых шишек, отмеченные нами, равны 1,9 и 3,3 см. Следует отметить, что толщина шишек одного дерева колеблется в значительно меньших пределах. Так, у дерева 1, имевшего 243 шишки в 1972 г., толщина шишек колебалась от 2,4 до 3,0 см при длине 4,1—8,5 см, причем наиболее толстые шишки находились в верхней части кроны. Толщина шишек, как и длина, закономерно уменьшается при движении сверху вниз по кроне (табл. 48).

Анализируя табл. 47 и 48, легко заметить, что по ярусам кроны наблюдается большая выравненность размеров шишек по сравнению со всей кроной дерева, что объясняется одинаковыми условиями образования и роста шишек в пределах яруса.

Нетрудно заметить, что варьирование толщины выражается значительно меньшими коэффициентами по сравнению с длиной, следовательно, толщина — более устойчивый признак величины шишек.

Вместе с тем оба эти признака находятся между собой в довольно тесной прямой связи. Коэффициенты корреляции длины и толщины шишек, вычисленные для деревьев 1, 2 и 3 (см табл. 47 и 48), оказались равными соответственно $0,845 \pm 0,017$, $0,761 \pm 0,034$, $0,816 \pm 0,028$, что несколько выше, чем у сосны (Правдин, 1964). Обращает на себя внимание такая особенность: от дерева 1 к дереву 3 уменьшается одновременно как средняя длина шишек, так и их толщина.

Для выяснения различий в форме шишек вычислены отношения длин шишек к их толщине (коэффициент формы шишек). При этом выявлено, что длина шишки превышает ее толщину в 1,8—3,1 раза, причем более округлая форма наблю-

Т а б л и ц а 48

Толщина шишек по мутовкам дерева

Номер мутовки	Дерево 1		Дерево 2		Дерево 3	
	$M \pm m$, см	C , %	$M \pm m$, см	C , %	$M \pm m$, см	C , %
2	$2,87 \pm 0,02$	4,1	$2,75 \pm 0,06$	4,7	$2,69 \pm 0,03$	3,4
3	$2,83 \pm 0,01$	4,4	$2,67 \pm 0,04$	5,2	$2,55 \pm 0,02$	4,0
4	$2,72 \pm 0,02$	5,2	$2,62 \pm 0,03$	8,4	$2,47 \pm 0,04$	5,0
5	$2,63 \pm 0,02$	4,7	$2,53 \pm 0,03$	8,5	$2,45 \pm 0,02$	6,4
6	—	—	$2,46 \pm 0,03$	8,3	$2,40 \pm 0,03$	6,3
7	—	—	—	—	$2,24 \pm 0,05$	7,1
По всей кроне	$2,72 \pm 0,01$	5,7	$2,59 \pm 0,02$	9,1	$2,46 \pm 0,02$	7,5

Форма шишек по мутовкам кроны дерева

Номер мутовки	Дерево 1		Дерево 2		Дерево 3	
	$M \pm m$, см	C , %	$M \pm m$, см	C , %	$M \pm m$, см	C , %
2	$2,84 \pm 0,03$	8,8	$2,63 \pm 0,07$	6,5	$2,61 \pm 0,07$	7,9
3	$2,47 \pm 0,02$	6,3	$2,53 \pm 0,05$	7,2	$2,52 \pm 0,03$	5,3
4	$2,33 \pm 0,02$	7,7	$2,48 \pm 0,03$	8,3	$2,38 \pm 0,07$	8,6
5	$2,24 \pm 0,02$	6,2	$2,46 \pm 0,03$	7,8	$2,36 \pm 0,02$	8,7
6	—	—	$2,40 \pm 0,04$	8,1	$2,33 \pm 0,05$	8,8
7	—	—	—	—	$2,27 \pm 0,06$	9,0
По всей кроне	$2,46 \pm 0,02$	9,9	$2,49 \pm 0,01$	9,1	$2,39 \pm 0,02$	9,7

дается у деревьев с мелкими шишками, так как толщина шишек меняется в меньших пределах по сравнению с длиной. Однако форма шишек пихты сибирской не может служить признаком для характеристики отдельных деревьев, так как она изменяется в кроне дерева в значительных пределах (табл. 49).

Из таблицы видно, что хотя деревья 2 и 3 имеют существенное отличие по средней форме шишек (коэффициент достоверности различия 4,5), в кронах этих деревьев имеются шишки, совпадающие по своей форме.

Сравнивая табл. 48 и 49, нетрудно заметить, что в большинстве случаев изменчивость формы шишек выражается большими коэффициентами по сравнению с толщиной. Следовательно, из трех рассмотренных признаков наиболее устойчивый — толщина шишек.

Для характеристики урожаев, кроме изученных параметров, важно отметить вес шишек. Вес свежих шишек сразу после сбора зависит от их влажности, предопределяемой временем сбора и погодными условиями, поэтому здесь мы будем говорить о весе шишек в воздушно-сухом состоянии.

Наибольший вес отмечен у шишки, взятой в верхней части кроны дерева в пихтаче кислично-мшистом. Он равен 16,80 г при длине 8,9 см. Самый маленький вес (2,42 г) был определен у шишки длиной 3,2 см.

Вес тесно связан с длиной шишки. Коэффициент корреляции этих величин для сосны равен 0,820 (Гаврись, 1938), для ели — 0,718 (Мамаев, 1972).

Обработка материалов по анализу шишек у разных деревьев пихты (табл. 50) показывает, что в пределах кроны вес

Корреляция длины и веса шишек

Номер дерева	Средняя длина		Средний вес		r
	$M \pm m$, см	C, %	$M \pm m$, г	C, %	
1	$5,71 \pm 0,10$	10,5	$7,74 \pm 0,32$	24,1	$0,962 \pm 0,013$
2	$5,56 \pm 0,09$	11,3	$8,43 \pm 0,25$	20,2	$0,972 \pm 0,008$
3	$5,28 \pm 0,07$	8,6	$7,12 \pm 0,18$	15,4	$0,937 \pm 0,017$
4	$5,40 \pm 0,07$	9,1	$5,30 \pm 0,09$	11,9	$0,823 \pm 0,047$
5	$5,49 \pm 0,05$	7,3	$6,03 \pm 0,10$	13,0	$0,913 \pm 0,021$
6	$4,24 \pm 0,07$	12,2	$3,95 \pm 0,13$	23,6	$0,975 \pm 0,007$
По всем деревьям	$5,29 \pm 0,05$	14,9	$6,19 \pm 0,10$	28,9	$0,417 \pm 0,048$

довольно тесно связан с длиной шишек ($r=0,823 \pm 0,046—0,975 \pm 0,007$). Шишки, собранные с разных деревьев, значительно различаются по весу, причем не всегда большему среднему весу соответствует большая средняя длина шишек. Так, при меньшей длине шишек у дерева 2 их средний вес больше, чем у дерева 1, а у деревьев 3 и 4 соотношения длины и веса имеют противоположный характер. Вычисленный коэффициент корреляции веса с длиной для всех шишек, собранных с шести приведенных в таблице деревьев, оказался примерно в 2 раза ниже по сравнению с коэффициентом корреляции для отдельных деревьев (см. табл. 50). Это значит, что в кроне одного дерева формируются более однородные шишки.

Связь средней длины шишки (L , см) с ее весом (P , г) для одного дерева (дерево 6) выражается уравнением

$$L = 2,094 + 0,542 P.$$

Изменчивость веса шишек значительно превышает колебания их длины. Как правило, коэффициент вариации веса в 1,3—2,3 раза больше, чем коэффициент вариации длины. Подобное отмечалось ранее у сосны (Некрасова, 1960б). Это может быть связано с различным содержанием семян в шишках.

ВЕС И ВЫХОД СЕМЯН ИЗ ШИШЕК

Шишки пихты сибирской в основании и на вершинке не образуют нормальных семян. По характеру чешуек и семяпочек шишка состоит из пяти неравноценных зон.

I — недоразвитые нижние чешуи неправильной формы без семян, в среднем 9 чешуй, может быть до 15.

II — чешуи нормальные по форме, с семяпочками, постепенно переходят от очень мелких к обычному размеру. Семяпочки недоразвитые, в среднем 7 чешуй, иногда до 20.

III — нормально развитые крупные чешуйки с семяпочками чаще в количестве 70—150, в среднем 113, составляют фертильную часть шишки, которая включает 60—80% всех чешуй.

IV — чешуи и семяпочки постепенно уменьшаются в размерах до очень мелких. Семяпочки недоразвиты. Количество чешуй 14—35, в среднем 24.

V — недоразвитые чешуи без семян, 8—20, в среднем 13 чешуй.

Таким образом, нормально развитые семена пихты сибирской образуются только в фертильной зоне шишки. В среднем в одной шишке содержится 226 семян. Максимальное количество 300, минимальное — 35 семян. Для одного дерева крайние значения числа семян несколько сближаются. Так, для дерева 2 они были равны 235 и 75 шт.

Коэффициент вариации числа семян в шишках одного дерева достигает 26,6%. Содержание семян в основном подчиняется следующей закономерности: чем крупнее шишка, тем больше семян насчитывается в ней. Вычисленные коэффициенты корреляции числа семян с весом и длиной шишки для отдельных деревьев находились в пределах соответственно от $0,408 \pm 0,120$ до $0,879 \pm 0,032$ и от $0,453 \pm 0,114$ до $0,913 \pm 0,023$.

Такая сравнительно тесная связь этих показателей наблюдается не только у отдельных деревьев, но и характерна для всех шишек пихты сибирской. Коэффициенты корреляции для всего урожая шести деревьев равны соответственно $0,731 \pm 0,035$ и $0,640 \pm 0,044$.

Вычисленное уравнение связи среднего числа семян (N) с длиной (L , см) и весом (P , г) шишки для дерева 6 имеют вид

$$N = -68,27 + 45,63 L + 0,214 P.$$

Связь среднего числа семян отдельно с каждым из названных признаков выражается уравнениями

$$N = 320,62 - 46,01 L \text{ и } N = 224,38 - 24,97 P.$$

От числа семян зависит их выход из шишки в весовых единицах. Из одной шишки можно получить от 0,17 до 3,81 г семян. Как и число семян, их вес в шишках довольно изменчив и достигает 30,9%.

Размер и вес семян определяют абсолютный вес (вес 1000 шт. семян). Исследования показывают, что в некоторых шишках образуются семена с абсолютным весом до 23,1 г, в других он составляет всего около 3,0 г. Гораздо чаще шишки пихты сибирской содержат семена с абсолютным весом от 5 до 15 г. Анализ производственных заготовок семян пихты по Кемеровской обл. показал, что средневзвешенный абсолютный вес за 15 лет составляет 12,6 г.

В пределах кроны одного дерева изменчивость абсолютного веса семян, как правило, не превышает 18%, в то время как шишки разных деревьев содержат семена с изменчивостью этого признака до 28% (табл. 51).

Длина шишки и ее вес оказывают определенное влияние на абсолютный вес семян, причем сильнее влияет вес шишки. По-видимому, длина шишки сказывается косвенно на весе семян, потому что, как ранее было установлено, между весом и длиной шишек имеется довольно тесная связь.

Уравнения связи абсолютного веса семян (A , г) с весом (P , г) и длиной (L , см) шишек для дерева 6 имеет следующий вид:

$$A = 7,524 - 0,552 P \text{ и } A = 9,338 - 0,943 L.$$

С учетом веса и длины шишек уравнение приобретает вид:

$$A = 4,30 - 0,541 L + 0,847 P.$$

Выход семян — очень важный показатель характеристики шишек, так как по нему определяется объем сырья для получения необходимого для хозяйства количества семян. Проведенные исследования показывают, что шишки пихты сибир-

Т а б л и ц а 51

Зависимость абсолютного веса семян от длины и веса шишек

Номер дерева	Абсолютный вес		Коэффициент корреляции	
	$M \pm m$, г	C , %	с длиной	с весом
1	$7,98 \pm 0,24$	17,4	$0,709 \pm 0,085$	$0,838 \pm 0,051$
2	$8,81 \pm 0,17$	13,3	$0,802 \pm 0,052$	$0,944 \pm 0,016$
3	$7,17 \pm 0,10$	9,9	$0,618 \pm 0,086$	$0,764 \pm 0,011$
4	$4,37 \pm 0,06$	8,6	$0,395 \pm 0,121$	$0,487 \pm 0,100$
5	$5,55 \pm 0,09$	13,1	$0,299 \pm 0,115$	$0,428 \pm 0,053$
6	$5,36 \pm 0,09$	12,9	$0,709 \pm 0,068$	$0,781 \pm 0,046$
По всем деревьям	$6,29 \pm 0,01$	28,1	$0,446 \pm 0,063$	$0,850 \pm 0,021$

Абсолютный вес и выход семян по частям кроны у деревьев пихты сибирской

Часть кроны	Ед. изм.	Номер дерева						
		1	2	3	4	5	6	7
Верхняя	г	7,40	7,45	10,35	8,79	5,10	10,00	8,80
	%	18,5	19,0	25,0	20,6	16,9	20,6	24,8
Нижняя	г	6,47	7,25	8,00	7,50	4,84	7,30	4,75
	%	16,6	18,1	18,5	18,3	15,0	17,5	16,5
Число промежуточных мутовок	шт.	1	1	2	2	2	3	4

ской значительно различаются по выходу семян. Максимальный выход семян в наших исследованиях составил 31,2% от веса шишки. В то же время встречаются шишки, у которых выход семян не превышает 10%, в среднем выход семян около 20%.

Выход семян и абсолютный вес неодинаковы в пределах кроны одного дерева (табл. 52). Более тяжелые семена образуются в верхней части кроны. Так, шишки, собранные из верхней и нижней частей крон семи модельных деревьев в пихтаче кустарниково-разнотравном, дали семена с различ-

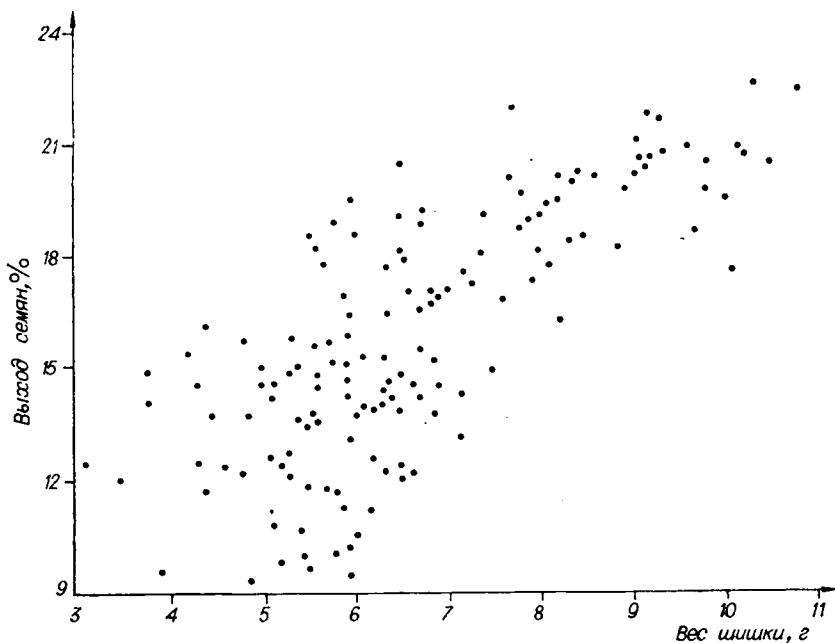


Рис. 35. Вес шишек и выход семян.

ным абсолютным весом, причем для дерева 7 это различие особенно велико (4,05 г) в связи с увеличением расстояния между мутовками, с которых были взяты шишки для анализа.

Из этой таблицы видно, что вместе с уменьшением абсолютного веса сверху вниз уменьшается и выход семян.

Отдельные деревья значительно различаются по выходу семян из шишек. Так, шишки деревьев, рассматриваемых в табл. 51, обеспечили выход семян с дерева 1—6 соответственно $19,06 \pm 0,33\%$, $18,83 \pm 0,43$, $17,80 \pm 0,21$, $13,46 \pm 0,21$, $12,35 \pm 0,35$, $17,03 \pm 0,26\%$ с коэффициентами вариации: 10,2%, 15,7; 8,3; 12,5; 19,9; 11,3%.

Следует учитывать, что в нашей работе речь идет о лабораторном выходе семян из шишек. В практике лесного хозяйства он бывает несколько ниже, что объясняется большей точностью определения в лабораторных условиях и более полным извлечением семян. Лабораторные данные показывают резервы повышения выхода семян при ведении производственных заготовок пихтовых семян.

Связь между весом шишек и выходом семян из них представлена на рис. 35. Здесь можно наблюдать, что наибольший выход семян дают более тяжелые шишки, хотя колебания выхода семян для каждого конкретного веса шишек довольно большие. Коэффициент корреляции веса шишек с выходом семян равен $0,459 \pm 0,045$. Вычисленные уравнения связи выхода семян ($B, \%$) с размерами шишек имеют вид

$$B = 20,906 - 0,984 P,$$

$$B = 8,83 + 1,94 L,$$

$$B = 13,69 + 4,50 L - 1,45 P.$$

ВЕЛИЧИНА УРОЖАЯ ШИШЕК И СЕМЯН В НАСАЖДЕНИИ

Рассмотрев вопрос о величине шишек и выходе семян из них, перейдем к характеристике урожайности пихтачей в объемных показателях.

Как отмечалось в предыдущих главах, зависимость процесса плодоношения от ряда факторов и длительность периода формирования урожая приводят к тому, что урожаи шишек в пихтачах колеблются по годам в больших пределах: от 725 до 30 200 шт. на 1 га (табл. 53), что соответствует данным А. Н. Данилова (1951), определившего урожайность пихтачей, равной 1220—24600 шишек на 1 га.

Кажущаяся значительная разница урожая шишек по типам леса тесно связана с полнотой исследованных древостоев. Об этом свидетельствует перерасчет средних урожаев по ти-

Шишек (шт.) и семян (кг) на 1 га пихтовых насаждений при урожаях разных уровней

Тип пихтача	Ед. изм.	Высокий	Низкий	Средний	
				фактический	в пересчете на 1,0 полноты
Кислично-мшистый	шт.	30 200	725	24 530	26 900
	кг	65,7	1,6	52,5	58,5
Крупнотравный	шт.	29 546	684	14 100	23 200
	кг	64,0	1,5	29,6	51,5
Кустарниково-разнотравный	шт.	24 933	844	14 733	22 600
	кг	54,2	1,8	30,8	49,8
Папоротниковый	шт.	20 337	743	11 392	24 200
	кг	44,3	1,7	24,9	53,5

пам леса на полноту 1,0. Урожай, приведенные к одной полноте, имеют довольно близкие значения, причем наблюдается некоторое уменьшение их с ухудшением условий местопроизрастания от пихтача кислично-мшистого до пихтача кустарниково-разнотравного. Вместе с тем в пихтаче папоротниковом вместо ожидаемого уменьшения урожаев наблюдается даже некоторое увеличение, что связано с увеличением среднего диаметра (на 48%) по сравнению с пихтачом ку-

Распределение деревьев и участие их в общем урожае, %

Диаметр, см	Проба 1		Проба 2		Проба 3	
	деревья	участие в урожае	деревья	участие в урожае	деревья	участие в урожае
12	23,1	3,2	13,4	0,2	5,1	—
16	28,5	9,8	19,3	3,0	5,3	0,1
20	25,6	28,5	28,8	30,4	6,9	0,5
24	13,1	34,3	13,3	14,6	13,2	1,3
28	6,3	13,4	9,3	13,4	24,2	23,7
32	2,6	7,8	6,0	12,0	13,0	34,8
36	0,5	1,7	4,7	11,4	12,1	15,1
40	0,3	1,3	2,9	8,1	10,7	13,0
44	—	—	2,3	6,9	8,6	11,5
Итого . .	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Выше среднего диаметра	22,8	58,5	25,2	51,8	31,4	39,6

Примечание. Средние диаметры: проба 1—19,3 см; 2—23,1 см; проба 3—31,2 см.

старниково-разнотравным. Это, естественно, не могло не сказаться на урожаях.

Урожай семян с 1 га на Салаире подтверждает ранее опубликованные материалы (Некрасова, Сакович, 1959), которые определяли возможный урожай семян в чистых пихтовых насаждениях до 70 кг на 1 га.

Если проследить распределение урожая семян в древостое, то обнаруживается, что основное количество семян приносят более крупные деревья. Анализ табл. 54, в которой приведено относительное число деревьев по ступеням толщины и их участие в сложении общего урожая по трем пробным площадям пихтача кустарниково-разнотравного, показывает, что деревья с диаметром выше среднего приносят от 39,6 до 58,5% общего урожая, хотя в древостое они по своему количеству составляют всего 22,8—31,4%.

Можно сделать и другой вывод, что при увеличении среднего диаметра древостоя удельный вес урожая наиболее крупных деревьев снижается.

КАЧЕСТВО СЕМЯН И СРОКИ ИХ ЗАГОТОВКИ

Семена пихты сибирской золотистого цвета, неправильной трехгранной формы (рис. 36), размером 5—7 мм, с плотной семенной кожурой, вмещающей смоляные камеры. Крылышки, длиной до 10 мм, плотно соединены с семенем, покрывая его верхнюю сторону, и с трудом отделяются при обработке.

Для выявления возможностей сбора семян пихты сибирской воспользуемся данными, собранными на Красноярской



Рис. 36. Семена пихты сибирской (на миллиметровой бумаге).

Таблица 55

Заготовка семян пихты сибирской лесхозами Кемеровской области

Год	Число лесхозов	Заготовлено семян, кг		Всхожесть семян, %	
		всего	в среднем на лесхоз	предел	средне-взвешенная
1956	10	2 960	296	7—45	31
1957	4	193	48	0—43	20
1958	8	1 254	157	10—59	39
1959	4	223	56	1—23	13
1960	9	1 076	120	11—38	22
1961	6	188	31	3—56	17
1962	11	5 617	510	19—67	31
1963	5	928	186	2—47	13
1964	3	246	82	21—50	41
1965	1	30	30	—	21
1966	4	988	247	1—66	44
1967	1	100	100	—	29
1968	10	1 870	187	4—38	30
1969	8	684	85	0—35	20
1970	2	150	75	5—37	24
Итого...	—	16 537	147	0—67	30

лесосеменной станции. Согласно этим данным, лесхозы Кемеровской обл. за 15 лет (1956—1970 гг.) заготовили 17 т пихтовых семян (табл. 55).

Анализ заготовок семян пихты сибирской показывает, что сбор производится почти ежегодно, однако средний объем заготовок семян резко варьирует (30—510 кг), что свидетельствует о различных возможностях заготовок по годам. Обращает на себя внимание тот факт, что большинство повышенных заготовок приходится на четные годы, то же самое наблюдается и в Новосибирской обл. Выявляется 2-летняя ритмика урожаев, которая за общий 20-летний период наблюдений в Кемеровской и Новосибирской областях (1956—1976 гг.) не оправдалась только в 1964 и 1970 г. Установленный факт следует взять за основу как первую ориентировку при планировании заготовок. В лесхозах следует создавать страховой запас семян на 1—2 года, чтобы использовать для заготовки семян наиболее благоприятные годы, когда качество семян выше.

Характерная особенность семян пихты сибирской — их низкое качество (см. табл. 55). Наибольшей всхожестью (67%) отличалась партия семян весом 186 кг, заготовленная

в 1962 г. Тисульским лесхозом. Средневзвешенная всхожесть семян оказалась значительно ниже и сильно различается по годам: от 13% (1963 г.) до 44 (1966 г.), средняя за 15 лет 30%. Абсолютный вес семян производственных заготовок 5,65—15,50 г.

Между абсолютным весом и всхожестью пихтовых семян имеется значительная связь. Семена сбора 1962 г. с абсолютным весом до 10 г показали всхожесть 21%, у более тяжелых семян она 49%. Разница во всхожести семян с разным абсолютным весом объясняется образованием в урожаях пихты сибирской значительного количества пустых семян, примесь которых не может не сказаться отрицательно на весе и всхожести заготовленной партии семян.

Незначительность сбора семян в отдельные годы обусловлена слабыми урожаями и ограниченностью периода сбора шишек, так как сразу же после созревания они рассыпаются. Поэтому определение наиболее раннего срока начала сбора шишек значительно расширило бы сроки и позволило производить заготовку семян в больших объемах.

Результаты анализа шишек различных сроков сбора с шести деревьев в пихтаче кислично-мшистом представлены в табл. 56.

Установлено, что абсолютный вес семян уже с начала августа при оставлении их в шишках на дозревание не зависит от срока сбора. Семена, полученные из шишек одного дерева, мало отличаются по весу друг от друга. При переходе от ранних сборов к более поздним ни у одного из приведенных деревьев тенденций к изменению абсолютного веса не наблюдается. Этот показатель у каждого отдельного дерева довольно устойчив и характеризуется очень низкими коэффициентами вариации (2,7—8,0).

В пределах одной популяции значительны различия по абсолютному весу семян, что может иметь определенное селекционное значение. Так, у дерева 2 вес семян в 2 раза больше по сравнению с деревом 4 (см. табл. 56).

Различаются деревья и по выходу семян из шишек: у дерева 2 с самыми тяжелыми семенами наблюдается наибольший выход семян, в то время как наименьший выход семян дают шишки дерева 4, отличающегося наименьшим абсолютным весом семян.

Выход семян, как и абсолютный вес их, для каждого дерева независимо от срока сбора — довольно устойчивый признак, что подтверждается коэффициентом вариации (3,5—8,4%).

Проверка всхожести 43 образцов семян показала, что независимо от сроков всхожесть их очень низкая (8—12%).

Естественно, что на основании анализа семян, показавших такую низкую всхожесть, трудно определить конкретную

Абсолютный вес и выход семян в разные сроки сбора

Дата сбора	Номер дерева					
	1	2	3	4	5	6
5.VIII	$\frac{7,35}{18,4}$	$\frac{9,10}{19,6}$	$\frac{7,00}{17,4}$	$\frac{4,30}{12,0}$	$\frac{5,40}{14,2}$	$\frac{4,85}{16,7}$
17.VIII	$\frac{8,25}{18,6}$	$\frac{8,40}{18,2}$	$\frac{7,15}{17,2}$	$\frac{4,10}{12,1}$	$\frac{5,10}{13,3}$	$\frac{5,50}{16,6}$
24.VIII	$\frac{7,80}{17,9}$	$\frac{8,85}{19,8}$	$\frac{7,21}{17,1}$	$\frac{4,71}{11,4}$	$\frac{5,85}{13,7}$	$\frac{5,60}{17,5}$
5.IX	$\frac{7,76}{20,0}$	$\frac{8,25}{19,2}$	$\frac{7,10}{17,8}$	$\frac{4,15}{13,6}$	$\frac{5,60}{12,4}$	$\frac{5,77}{18,0}$
10.IX	$\frac{8,70}{20,3}$	$\frac{9,10}{20,0}$	$\frac{7,50}{18,7}$	$\frac{4,65}{13,8}$	$\frac{5,80}{13,4}$	$\frac{5,85}{17,2}$
15.IX	$\frac{6,95}{18,8}$	$\frac{9,80}{20,8}$	$\frac{7,12}{18,9}$	$\frac{4,43}{11,8}$	$\frac{5,43}{12,3}$	$\frac{5,03}{17,7}$
22.IX	—	—	$\frac{6,90}{18,6}$	$\frac{4,35}{14,3}$	$\frac{6,20}{13,3}$	$\frac{5,40}{16,8}$
26.IX	—	—	—	$\frac{4,70}{12,4}$	$\frac{5,30}{13,8}$	$\frac{5,35}{16,3}$
$M \pm m$	$\frac{7,80 \pm 0,25}{19,0 \pm 0,39}$	$\frac{8,90 \pm 0,23}{19,6 \pm 0,35}$	$\frac{7,14 \pm 0,07}{17,9 \pm 0,26}$	$\frac{4,42 \pm 0,08}{12,8 \pm 0,36}$	$\frac{5,59 \pm 0,12}{13,3 \pm 0,23}$	$\frac{5,42 \pm 0,10}{17,1 \pm 0,21}$
C	$\frac{8,0}{5,0}$	$\frac{6,3}{4,4}$	$\frac{2,7}{3,9}$	$\frac{5,5}{8,4}$	$\frac{6,3}{4,9}$	$\frac{6,4}{3,5}$

П р и м е ч а н и е. В числителе — абсолютный вес в граммах, в знаменателе — выход семян в %.

дату начала производственных заготовок пихтовых шишек, однако полученные данные при выборочном сборе шишек пихты сибирской с некоторых модельных деревьев позволяют утверждать о созревании семян во второй декаде августа. Так, семена из шишек, собранных с одного из модельных деревьев в Прокопьевском лесхозе 18 августа 1968 г., имели абсолютный вес 22,56 г и всхожесть 70%, что соответствует максимальной всхожести, известной по литературным источникам: 65 (Смирнов, 1929) и 71% (Березин, 1962). Собранные шишки 14 августа 1969 г. дали семена с абсолютным весом 14,80 г и всхожестью 48%.

Анализ качества многих образцов и партий семян показывает, что среди них наблюдается большое содержание пустых (38—77%), поврежденных вредителями и загнивших, достигающих в отдельные годы 90%.

Большое содержание пустых семян в урожаях пихты отмечалось в работах ряда авторов (Смирнов, 1929; Некрасова, 1962; Плаксина, 1968; Рябинков, 1974б; Ахметов, 1968; Киргизов, Эдомский, 1973; и др.). О причинах этого явления высказываются предположения, суть которых сводится к возможному недоопылению или самоопылению шишек в связи с малым количеством пыльцы или экранированием деревьев кронами других пород.

Проведенные эмбриологические исследования в 1976 г. довольно благоприятном для формирования урожая раскрыли основные причины образования пустых семян в урожаях пихты сибирской (табл. 57). Неопыленные семяпочки и семяпочки с погибшими зародышами составляют категорию пустых семян. Всего их в 1976 г. было 12—15%. Естественно, что в неурожайные годы этот процент значительно возрастает. В отличие от сосны у пихты неопыленные семяпочки развиваются до нормальных размеров и внешне неотличимы от полных, хотя они не имеют зародыша и эндосперм в них разрушен. По весу они мало отличаются от полных и не отделяются при очистке семян. Вследствие этого, хотя процент пустых семян у пихты не больше, чем у сосны, за их счет снижается всхожесть. В неблагоприятные годы, когда закладывается мало зачатков женских шишек, обычно бывает и мало мужских стробилов, в результате на следующий год не обеспечивается достаточное опыление, и образование пустых семян получает массовый характер.

Для повышения качества семян пихты сибирской в настоящее время требуется разработка комплекса мероприятий по защите урожая от вредных насекомых и организация нормального хранения заготовленных шишек для предупреждения загнивания семян.

Особенно большая опасность загнивания семян пихты сибирской возникает при хранении шишек ранних сборов в связи с их высокой влажностью. На рис. 37 приведен ход из-

Т а б л и ц а 57

Причины гибели семян в процессе развития, % от общего числа семяпочек

Категория семяпочек	Насаждение	Редина
Гибель семяпочек до опыления.	3,09 ± 0,5	1,72 ± 0,5
Неопыленность семяпочек	11,87 ± 2,2	11,85 ± 2,8
Ранняя абортивность зародыша	2,50 ± 2,1	0,60 ± 0,5
Поздняя » » 	0,87 ± 0,5	0,25 ± 0,1
Зараженность семян энтмовредителями	18,59 ± 8,8	12,95 ± 6,4
Нормально развитые семена	63,08 ± 10,6	72,63 ± 10,0

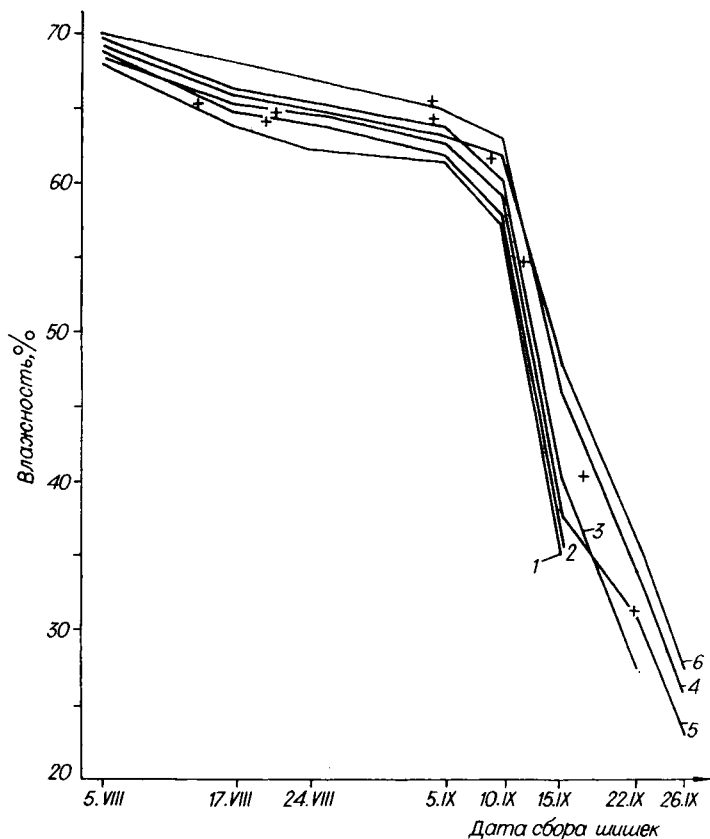


Рис. 37. Изменение влажности шишек при созревании в 1970 г. 1—6 — номер дерева; знаком плюс показана влажность шишек в 1971 г.

менения влажности шишек, собранных с шести ранее упоминавшихся деревьев. По характеру кривых видно, что деревья одной популяции несколько различаются по влажности шишек и вместе с тем ход изменения влажности у них однотипен. Влажность шишек у всех деревьев в течение месяца (с 5.VIII по 5.IX) снизилась всего на 4,5—5,0%. Усиленное обезвоживание шишек начинается с 5.IX, когда за пятидневку влажность шишек на некоторых деревьях уменьшается почти на столько же, сколько за предыдущий месяц. Особенно быстро этот процесс происходит после 10.IX, в результате чего у большинства шишек чешуйки несколько расходятся в стороны и при валке дерева они уже рассыпаются. Это совпадает с литературными данными о рассыпании шишек пихты бальзамической после снижения влажности до 40% (Powell, 1970). В третьей декаде сентября у некоторых деревьев

влажность шишек снижается до 23% и начинается массовое рассыпание шишек со стоящих деревьев. С этого времени заготовка пихтовых семян становится практически невозможной.

В 1971 г. определялась влажность шишек с отдельных деревьев. Показательно, что результаты 1971 г. оказались довольно близки к данным 1970 г. (см. рис. 32), что свидетельствует о синхронности изменения влажности шишек в разные годы, если в погоде сравниваемых лет нет значительных отклонений.

Таким образом, с точки зрения надежности хранения, заготовку шишек следовало бы проводить в условиях Салаира только во второй декаде сентября, но в этом случае сезон заготовки слишком сократится и собрать значительное количество семян невозможно. Рекомендуемые сроки заготовки шишек пихты сибирской в условиях лесхозов Салаирского края — первая половина сентября, в сухое лето допустим сбор с третьей декады августа. Необходимо помнить, что шишки, заготовленные в конце августа и начале сентября, имеют высокую влажность и требуют особенно осторожного хранения во избежание резкого снижения качества семян. Только порчей семян можно объяснить такие факты, когда в одном и том же лесхозе среди заготовленных семян одна партия относится к I классу, другая оказывается некондиционной по всхожести. Для предотвращения порчи семян в сырых шишках можно рекомендовать сухое, хорошо проветриваемое помещение, в котором шишки рассыпаются тонким слоем и систематически перемешиваются.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ, ЗАДАЧИ И ПУТИ ОРГАНИЗАЦИИ СЕМЕНОВОДСТВА ПИХТЫ СИБИРСКОЙ

Перед работниками лесного хозяйства стоят важные задачи по повышению продуктивности лесов нашей страны. Среди мероприятий, направленных на решение этих вопросов, важное место отводится искусственному лесоразведению. Так, в текущем пятилетии необходимо провести лесовосстановительные работы на площади 10—11 млн. га.

Оттого, какие по наследственным свойствам семена применяются при лесовосстановлении, во многом зависит продуктивность будущих лесов. При этом не имеет значения, идет ли речь о создании лесных культур, или о возобновлении лесов от естественного налета семян. Понятно, что более управляемым является процесс искусственного лесовыращивания, в то время как контроль за обеспеченностью качественными семенами для естественного возобновления во многих случаях невыполним. И все же в условиях интенсивного ведения лесного хозяйства эта задача может быть решена путем тщательного подбора обсеменителей вырубок.

Основной метод повышения продуктивности лесных площадей и повышения качества выращиваемой древесины — организация лесосеменного дела на селекционной основе. Наукой и производственным опытом доказано, что быстрота роста деревьев, качество древесины, устойчивость к неблагоприятным условиям среды, грибным заболеваниям и энтомологическим вредителям — наследственные свойства древесных пород. Поэтому одна из первых задач в поднятии производительности лесов — передовая организация заготовок лесных семян с использованием для этой цели лучших деревьев и древостоев.

Вопрос этот в практике лесного хозяйства не новый. За последние годы лесное семеноводство все более превращается в важную часть лесохозяйственного производства. Для основных лесобразующих пород разработана научно обоснованная система мероприятий по получению нужных количеств семян с определенными наследственными свойствами. В настоящее время широко проводится селекционная инвентаризация насаждений основных лесобразователей, уже заложены десят-

ки тысяч гектаров постоянных лесосеменных участков сосны, ели, дуба, лиственницы и некоторых других древесных пород.

В этом отношении пихта сибирская до сего времени не получила должного внимания. Практически ни в одной из работ, касающихся вопросов селекции и семеноводства, о ней вообще не упоминается, что представляется отражением взглядов практических работников леса на данную породу. Определенное пренебрежение к пихте сибирской при ее выращивании со стороны работников лесного хозяйства объясняется ее медленным ростом в молодом возрасте, что связано с необходимостью проведения уходов за лесными культурами в течение длительного времени. Значительная зараженность деревьев пихты сибирской центральными стволовыми гнилями (рис. 38), вызывающая понижение выхода деловой древесины в процессе заготовки леса, не создает ей популярности и у лесозаготовителей.

Если рассматривать каждую древесную породу с этой точки зрения, то становится вполне понятным отрицательное отношение к пихте сибирской со стороны работников производства. Однако уже в настоящее время человечество научилось ценить, кроме удовлетворения потребностей промышлен-

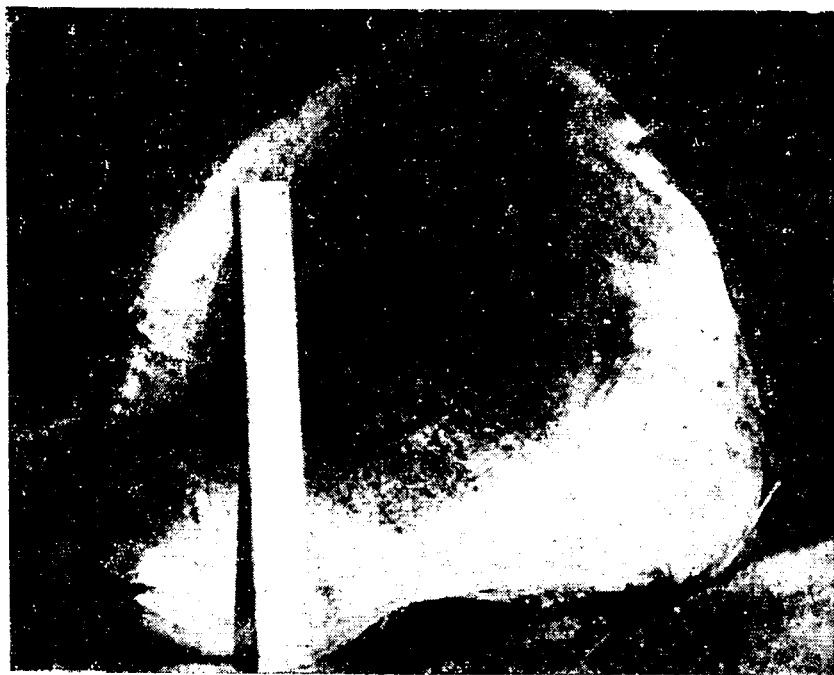


Рис. 38. Центральная стволовая гниль пихты сибирской.

ности в древесном сырье, многие полезности леса как элемента биосферы. Невозможно оценить ни в каких стоимостных единицах эстетическое, санитарно-гигиеническое, защитное и средообразующее значение данной формации земной растительности. Не вызывает сомнения, что в связи с дальнейшим научно-техническим прогрессом эти функции леса будут приобретать все большее значение. Как отмечает Б. П. Колесников (1969), значение нематериальных функций леса для некоторых районов нашей страны сравнялось с народнохозяйственным значением его сырьевой функции.

В этой связи следует особо вспомнить о роли летучих веществ, выделяемых растениями и обладающих антибиотическими свойствами — фитонцидах. Под влиянием леса увеличивается количество легких ионов, уменьшается загрязненность воздуха, изменяется радиоактивный фон, снижается содержание микроорганизмов. Как показали исследования (Степанов, Комарова, 1972; Степанов, 1976), по всем этим показателям пихтовые насаждения выгодно отличаются от насаждений других пород. Выполненные анализы показали высокое бактерицидное действие летучих фитонцидов пихты как в отношении чувствительных, так и устойчивых к антибиотикам культур патогенного стафилококка.

Успешно применяются лечебные препараты из сырья пихты — бальзам, мазь, различные присыпки, эфирное масло, камфара. Эффективно воздействуют пихтовые препараты на активность ферментов, иммунобиологические реакции, кровозамещающие свойства, на процессы заживления ран, в клинике легочного туберкулеза и т. д.

В естественных пихтачах по сравнению с другими лесными формациями возрастает объем зеленой фитомассы нижних ярусов растительности, увеличивается количество видов растений. Растения пихтовых лесов обладают широким спектром биологической активности. В силу географического размещения пихтовых лесов, тяготеющих к бурно развивающимся в промышленном отношении районам, значение их оздоровительных функций не подвергается сомнению. Высокое общебиологическое значение пихтачей требует их разумного использования с обязательным проведением лесовосстановительных работ в широких масштабах.

В Западной Сибири в наибольших объемах семена пихты заготавливаются в Кемеровской обл. (см. гл. VI). В Новосибирской обл. возможности для семеноводства пихты сибирской более ограничены. Объемы заготовок здесь не превышают 500 кг даже в семенные годы.

Семенная база в обеих областях совершенно не организована, шишки собирают на тех лесосеках, которые вырубались в период созревания, но без отбора насаждений и без какой-либо предварительной оценки урожая. Дополнительно соби-

рают шишки в любом насаждении, где находят хорошо плодоносящие деревья. Не исключаются и закупки семян в соседних областях.

Естественно, что при такой бессистемности не может быть и речи о лучших наследственных качествах заготавливаемых семян. Более того, не обеспечиваются и обычные посевные качества. Ведь в рубку могут попасть массивы пихтачей, где повышена зараженность шишек пихтовым семеедом или повышена неопыленность шишек вследствие неблагоприятного местоположения, не обеспечивающего нужного ветрового режима. Нечего и говорить, насколько недопустима рубка отдельных хорошо плодоносящих деревьев.

Качество заготавливаемых семян невысокое. Можно привести такие примеры. В несемнной 1970 г. в Маслянинском лесхозе Новосибирской области собрано всего 51 кг семян, из них 16 — некондиционные со всхожестью 10%. В семенные годы всхожесть семян достигает 54—67%, что соответствует I классу качества.

Однако характерно, что даже в лучшие годы, наряду с хорошими, имеются отдельные партии семян некондиционных или относящихся к III классу. Например, в 1972 г. в том же Маслянинском лесхозе было заготовлено 500 кг, в том числе 107 кг I класса, 115—II и 278 кг III класса со всхожестью 20%. В 1974 г. более половины заготовленных семян были III класса и некондиционные по всхожести.

Как объяснить, почему даже в семенной год в одном и том же месте получают семена разные по качеству? Возможность различий в связи с разнообразием природных условий не исключается, но главная причина, видимо, в порче части семян в процессе заготовки. Зависимость от лесозаготовителей, незнание научно обоснованных сроков сбора шишек и отсутствие контроля за этим процессом приводят к ранним сборам, когда шишки еще избыточно влажны. Такие шишки можно сохранить только в хорошо оборудованных складах, где налажено проветривание и сушка протекает быстро. При отсутствии этих условий шишки быстро покрываются плесенью, согреваются, а семена теряют всхожесть.

Для семян пихты сибирской характерна зараженность личинками семееда *Megastigmus strobilobius* Ratz. Яички откладываются в молодые семяпочки в июне. Развивающиеся личинки разрушают содержимое семени. Обычно в среднем заражено около 16% семян, в отдельные годы — до 30%; в казахстанском Алтае в 1964 г. повреждение семян достигло 75—100% (Эдомский, 1965). Создание семеноводства пихты сибирской — дело неотложное.

Наиболее полно раскрывают свои особенности насаждения в спелом возрасте, поэтому даже в сходных условиях часто можно заметить определенную разницу в быстроте

роста, продуктивности насаждений, устойчивости к неблагоприятным условиям среды, технических свойствах древесины. В таких насаждениях возможна наиболее полная оценка свойств, удовлетворяющих запросы лесохозяйственной практики. Распространено мнение, что пихтовые насаждения отличаются низкой продуктивностью. Однако в пределах своего ареала они часто характеризуются очень высокими запасами. Так, даже на границах своего ареала (Татарская и Марийская АССР) пихта сибирская способна образовывать насаждения с запасом до 490 м³ на 1 га (Краснобаева, 1972). Нами также отмечались довольно большие запасы в пихтачах Западной Сибири (рис. 39), что свидетельствует о больших возможностях отбора лучших пихтовых насаждений.

В настоящее время лучшие участки пихтовых лесов вырубятся в первую очередь. Эта практика ведет к обеднению генетического фонда пихтачей, созданного природой за миллионы лет эволюции, и подрывает в корне развитие селекции данной породы в будущем, так как она не может развиваться без использования огромного исходного материала.

Чтобы сохранить генофонд естественных пихтовых насаждений, не подрывать их значения как важнейшего экологического фактора, источника материальных благ, здоровья и эстетического наслаждения, необходимо немедленно выделить в качестве заказников наиболее производительные и ценные естественные пихтовые насаждения, которые должны стать основой для производства семян высокого качества.

Для выделения лесосеменных заказников необходимо провести селекционную инвентаризацию всех спелых и приспевающих пихтачей. Эта работа (Яблоков, 1965) представляется составной частью лесоустройства, а в том случае, если оно уже проведено, необходимо привлекать к инвентаризации эксплуатационных массивов пихтовых лесов квалифицированных работников лесхозов, чтобы спасти наиболее ценные насаждения от вырубки.

При селекционной инвентаризации насаждения пихты сибирской делятся на три категории: плюсовые, нормальные и минусовые (Наставление по лесосеменному делу, 1963).

Имеющиеся рекомендации по селекционной инвентаризации насаждений применительно к пихте сибирской требуют значительных уточнений, так как они рассчитаны на применение только в одновозрастных насаждениях. Подавляющая же часть пихтачей представлена разновозрастными древостоями (Попов, 1940; Смолоногов, 1956; Шавнин, 1961; Фалалеев, 1964).

В пихтовых лесах, как и во всех других, следует выделять в качестве плюсовых насаждения высших классов бонитета,

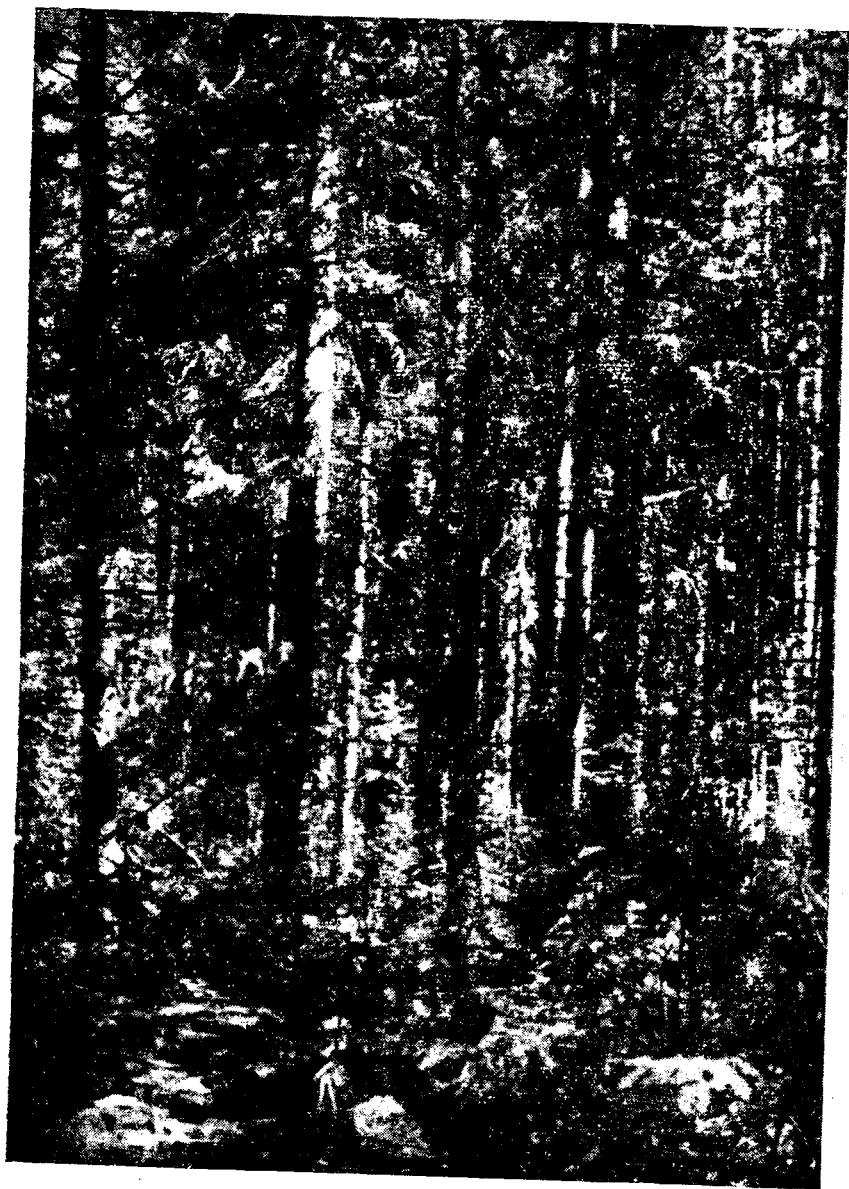


Рис. 39. Пихтовое насаждение III класса возраста II бонитета с полнотой 1,0 и запасом 320 м³ на 1 га (Прокопьевский лесхоз Кемеровской обл.).

имеющих здоровое санитарное состояние и высокие приросты древесины.

В связи с разновозрастностью первичную оценку пихтовых насаждений следует давать по наиболее крупным деревьям, которые в наилучшей степени отображают особенности древостоя, так как мелкие деревья чаще всего оказываются или значительно моложе крупных, или же испытали угнетение в онтогенезе и в силу этого не смогли раскрыть своих положительных качеств. Большинство деревьев плюсового насаждения должны быть стройными, хорошо растущими и здоровыми, с хорошо развитыми кронами и равномерно расположенными тонкими сучьями, ветви достаточно густо охвоены. Стволы деревьев ровные, правильной цилиндрической формы, с малым сбегом и эластичной корой зеленоватого или медно-красноватого оттенка.

Допустимо значительное содержание тонкомерных деревьев с хорошо развитой низкоопущенной кроной, представляющих молодое поколение.

В семенных заказниках потребуются проведение уходов с частичной вырубкой деревьев, поэтому подбираемые для этой цели древостои не должны иметь высокой сомкнутости, так как в противном случае после рубки может наблюдаться значительный ветровал.

При отборе плюсовых насаждений пихты сибирской особое внимание следует обращать на санитарное состояние деревьев. Значительное количество сломанных ветром деревьев указывает на распространенность гнилей в древостое.

Нормальные насаждения характеризуются средними показателями по производительности и санитарному состоянию. При отборе этих насаждений следует также обращать внимание на устойчивость деревьев к гнилям. Хотя нормальные насаждения имеют среднюю производительность, здесь обязательно наличие выдающихся по индивидуальным особенностям деревьев. Нормальные насаждения должны в определенной степени использоваться для целей семеноводства пихты сибирской.

К минусовым насаждениям, в которых категорически запрещается производить сбор семян, относят перестойные, имеющие большое количество бурелома и крупномерного сухостоя, со значительным количеством поврежденных гнилями деревьев, с низкой производительностью и товарностью. Вырубка минусовых насаждений может производиться в любое время года.

Выделенные плюсовые и нормальные насаждения следует подвергнуть сплошной селекционной инвентаризации с подразделением на плюсовые, нормальные и минусовые деревья.

Рекомендаций по отбору плюсовых деревьев в разновозрастных насаждениях до сих пор пока не имеется, а для од-

новозрастных достаточно полно разработан метод выделения плюсовых деревьев по соотношению таксационных признаков (высота и диаметр дерева) со средними признаками древостоя.

Для объективной оценки превосходства по высоте и толщине ствола кандидата в плюсовое дерево Д. Я. Гиргидов и В. И. Долголиков (1966) предложили табличный метод. Этот метод основан на закономерных связях средних таксационных признаков с их крайними значениями в насаждении. Как показали исследования Н. В. Третьякова (1927), самое крупное дерево превосходит средние значения одновозрастного древостоя по диаметру в 1,7, а по высоте — в 1,2 раза.

Применение табличного метода сравнительно несложно. У кандидата в плюсовое дерево измеряют диаметр и высоту, которые сравниваются с данными таблиц хода роста, умноженными по диаметру на 1,2—1,7, а по высоте — на 1,1—1,2. Если диаметр и высота находятся в расчетных пределах или превышают их, то работа по анализу признаков дерева продолжается.

Нам представляется вполне возможным применение табличного метода и для выделения плюсовых деревьев не только в одновозрастных, но и в разновозрастных пихтачах. Хотя табличный метод предусматривает выделение плюсовых деревьев в одновозрастных насаждениях, соседство деревьев с разницей в возрасте до 20 лет (продолжительность класса возраста в хвойных насаждениях) довольно обычно. Такая разница в возрасте, безусловно, сказывается на таксационных признаках дерева, и, следовательно, более молодые деревья при сравнении окажутся переведенными в более низкую категорию. Поэтому без определения возраста дерева даже в одновозрастных насаждениях, за исключением лесных культур, обойтись невозможно.

Таким образом, предлагаемая нами схема выделения плюсовых деревьев пихты сибирской заключается в следующем. При осмотре насаждения выделяют наиболее выдающиеся деревья по их внешним признакам. Кандидаты в плюсовые деревья должны иметь идеально прямой, колонновидный ствол, симметричную тонковетвистую крону с острой вершиной. Расположение сучьев на стволах, как отмечает А. Г. Шавнин (1967), — довольно хороший признак возраста деревьев пихты. У старых деревьев они на значительной части ствола бывают сильно отогнуты вниз (рис. 40).

В связи с тем, что сучья пихты сибирской чаще всего тонкие (2—3 см) и практически не оказывают сколько-нибудь значительного влияния на выход сортиментов, предпочтительнее низкоопущенная крона. Ветви должны быть расположены под острым углом к оси ствола, иметь достаточно густое охвоение. Наличие в верхней части кроны большого количества

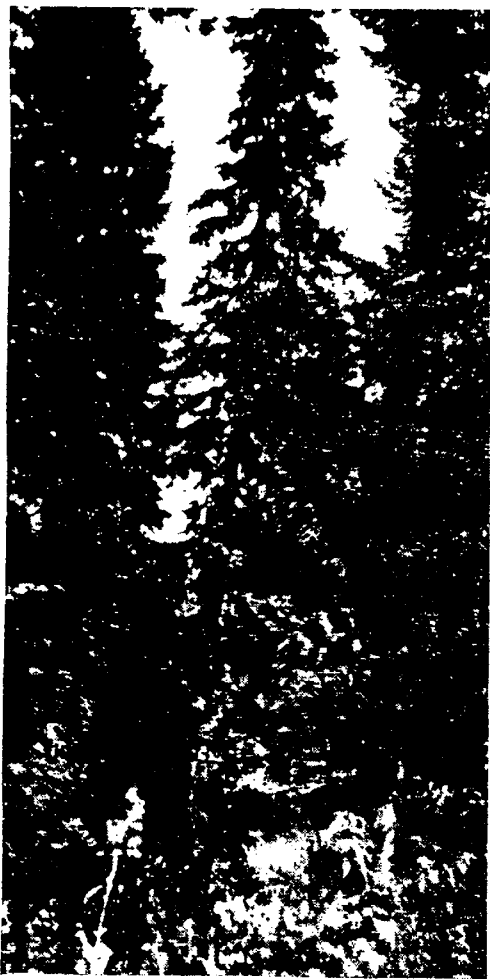


Рис. 40. Старое дерево пихты с отогнутыми вниз сучьями, непригодное для отбора в качестве маточника.

междутовочных побегов второго порядка визуально оценивается как густокронность (рис. 41), что обеспечивает, как отмечалось, стабильное плодотворение дерева.

На коре деревьев пихты сибирской имеются смолеместилища (желваки), которые у сравнительно молодых деревьев бывают мягкими и заполненными жидкой живицей. В старшем возрасте желваки затвердевают, образуется корка, сопровождающаяся появлением трещин на ее поверхности (рис. 42). Поэтому кора у отбираемых деревьев должна быть эластичной и не растрескавшейся, с зеленоватым оттенком и большим количеством желваков (смоломестилищ) длиной 2,5—3,5 см и подъемом над уровнем коры около 1,5 см (рис. 43). Деревья с различными пороками (гнили, трещины, рак, пасынок, многовершинность, ошмыг) исключаются из кандидатов в плюсовые.

В качестве дополнительного признака плюсового дерева следует учитывать величину шишки. Необходимо отдавать предпочтение деревьям с крупными шишками, характеризующимся повышенным выходом семян.

Окончательное решение о плюсовости подобранных таким образом деревьев делается после того, как будет определен их возраст с помощью возрастного бурава и сличены таксационные признаки с расчетными по таблицам хода роста. Применение возрастного бурава дает возможность установить



Рис. 41. Дерево, рекомендуемое по густоте и форме кроны для отбора в качестве маточника.

не только возраст, но и центральные гнили, так как распознавание поврежденных гнилями деревьев пихты — довольно сложное и затруднительное дело. Это обусловлено очень поздним появлением на деревьях плодовых тел грибов, обычно когда дерево уже имеет большое дупло.

Объективная оценка силы роста деревьев пихты сибирской может быть достигнута только в том случае, если контрольные придержки по высоте и диаметру будут устанавливаться по местным таблицам хода роста. Так, для Кемеровской области возможно применение таблиц Г. Ф. Карпенко (1967).

К селекционной категории «нормальные» следует относить средние по качеству ствола и кроны деревья. Их диаметры должны составлять 0,8—1,2 среднего диаметра насаждения, а по высоте — 0,9—1,1 средней высоты. Нормальные деревья



Рис. 42. Кора 135-летнего дерева.

удовлетворительны по своему состоянию и плодоношению.

Минусовыми считаются слаборастущие деревья с размерами менее 0,8 среднего диаметра и 0,9 средней высоты. К этой категории следует относить все деревья с пороками (при наличии хотя бы одного из ранее указанных), а также все сильносбежистые, кривоствольные и грубоветвистые (с диаметром ветвей 5 см и выше).

Все выделенные плюсовые насаждения, которых в связи с интенсивной эксплуатацией пихтачей окажется сравнительно немного, должны быть оформлены в качестве семенных заказников. Семенные заказники пихты сибирской необходимо исключить, как это рекомендуется (Основные положения по лесному семеноводству в СССР, 1965), из расчета главного пользования и принять меры к их охране и прижизненному использованию для получения наследственно ценных новых лесов.

В семенных заказниках проводится уход с целью окультуривания насаждения. При проведении ухода убираются минусовые деревья и примесь других пород, если они мешают росту или опылению плюсовых и нормальных деревьев. В результате ухода в насаждении должны остаться только плюсовые и нормальные деревья, допустима также незначительная примесь деревьев других пород.



Рис. 43. Кора быстрорастущего 70-летнего дерева.

Использование семенных заказников пихты сибирской в целях семеноводства может вестись ежегодно. Во-первых, это получение материала для размножения плюсовых деревьев прививкой или черенками, которые, по свидетельству

Э. Н. Фалалеева (1964), укореняются обычно хорошо. Второе направление использования семенных заказников — сбор в нем семян для производства лесных культур. В связи с ограниченным сроком рассыпания шишек и вылета из них семян (1,5—2 нед) пихтовые насаждения из хвойных наиболее пригодны для заготовки семян с помощью семеномеров.

Кроме этого, пихтовые семенные заказники могут использоваться и для получения посадочного материала с нужными наследственными качествами. С целью создания благоприятных условий для прорастания семян и появления всходов готовятся под пологом леса площадки. Большое количество семян, опадающих в древостое, обеспечивает довольно интенсивное возобновление на таких площадках. Появляющийся самосев можно с успехом использовать на лесокультурных площадях.

Одновременно с эксплуатацией семенных заказников необходимо использовать для обеспечения лесокультурного производства семенами и временные лесосеменные участки пихты, в качестве которых выделяются лучшие нормальные насаждения. Для подготовки временных семенных участков к заготовке семян в них за несколько лет до главной рубки проводится вырубка минусовых деревьев, участие которых в опылении нежелательно.

Для получения максимального эффекта от временных лесосеменных участков их рубку необходимо приурочивать к семенному году. При планировании рубки возможно использование ориентировочного прогноза урожая путем сопоставления дефицита влажности первой декады июля со средним многолетним. При повышенном дефиците влажности можно ожидать хороший урожай в следующем году. Однако в связи со значительными потерями потенциального урожая в процессе формирования и повреждаемостью семян личинками семееда *Megastigmus strobilobius* Ratz. вопрос об окончательной рубке решается после предварительного обследования урожая и оценки качества семян в августе.

Оптимальный срок заготовки шишек пихты — 1—2 декада сентября, поэтому временные лесосеменные участки должны вырубаться только в это время.

Выделенные плюсовые деревья, если это возможно по их положению в древостое, лучше оставлять в семенных куртинах для дальнейшего использования в качестве обсеменителей лесосеки. Если же создается опасность гибели плюсового дерева после рубки участка, то с него следует собрать семена отдельно для последующего семенного размножения.

Поскольку у пихты сибирской наблюдается сильная неравномерность урожаев по годам и приуроченность повышенного содержания пустых семян к несемнным годам, в лесозах следует создавать страховой запас семян на 1—2 года

с тем, чтобы в несеменные годы сбор не только не проводился, но даже и не планировался.

Для производства таких больших заготовок потребуется строительство в лесхозах современных помещений для приема и подсушивания шишек. Хранение в течение длительного времени пихтовых семян вызывает большие затруднения у работников лесного хозяйства, но, как показали исследования А. М. Савченко (1970), при правильной организации хранения посевные качества семян этой породы не ухудшаются в течение 3—4 лет.

Чтобы заготовить больше семян в урожайные годы, можно, кроме временных лесосеменных участков, использовать и лучшие пихтовые насаждения из очередной годичной лесосеки. Для увеличения периода заготовки в таких случаях в годы с сухой погодой сбор шишек, возможен уже в третьей декаде августа. Однако в связи с высокой влажностью хранения шишек ранних сроков сбора следует производить особенно тщательно.

Чтобы сконцентрировать заготовку семян в строго определенных местах, необходимо уже сейчас заложить постоянные лесосеменные участки.

Для пихты сибирской следует немедленно подобрать и выделить в качестве постоянных лесосеменных участков наиболее производительные естественные или искусственные молодняки. Проведение в них тщательного индивидуального отбора, вырубki сопутствующих пород и ухода при систематическом обеспечении светового и почвенного питания создаст условия для быстрого роста, а следовательно, и для получения ранних (Рябинков, 1970), повышенных и устойчивых урожаев (Ворончихин, 1971). Главное же преимущество таких участков будет заключаться в получении улучшенных семян пихты сибирской, столь необходимых для широкой лесохозяйственной практики.

К сожалению, пока слабо разработаны научно обоснованные рекомендации по ранней диагностике наследственных признаков древесных пород, применению удобрений для стимулирования плодоношения на лесосеменных участках, защите урожаев от энтомовредителей.

Работа по созданию сортового семеноводства древесных пород, как отмечал А. С. Яблоков (1965), трудна и несколько необычна, но только решение этой проблемы открывает возможности выполнить задачи, стоящие перед лесоведами по повышению продуктивности и улучшению качественного состава наших лесов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В соответствии с поставленными задачами в работе рассмотрены основные особенности плодоношения пихты сибирской в Западной Сибири, подтвержден ряд ранее известных положений и выявлены некоторые новые закономерности ее плодоношения. Впервые дано цитозембриологическое описание генеративных органов, охватывающее весь цикл их развития, установлены сроки прохождения отдельных этапов цикла, показана зависимость развития от погоды.

Отмечено сравнительно позднее вступление древостоев пихты сибирской в репродуктивную фазу развития, что объясняется зависимостью проявления репродуктивной способности у отдельных деревьев от прохождения определенных возрастных изменений и от сформированности вегетирующей системы. Для пихты характерно начало плодоношения при достижении деревьями высоты 7—10 м и диаметра 8—18 см.

Установлена значительная зависимость проявления репродуктивной способности от условий местопроизрастания и онтогенеза дерева: чем интенсивнее рост в молодом возрасте, тем раньше начинается плодоношение. Начало плодоношения совпадает с периодом наиболее интенсивного роста деревьев в высоту.

В работе последовательно рассмотрен процесс формирования урожая в четырех типах лесов, выявлено своеобразие генеративного цикла у пихты сибирской и его значительные нарушения на разных этапах, что вызывает большие потери (до 90%) и усиливает неравномерность урожаев по годам. Дифференциация женских зачатков может прерываться на разных фазах в зависимости от внешних условий, что свидетельствует о высокой лабильности морфогенеза у изучаемой породы. Потери урожаев в зависимости от времени появления делятся на следующие виды: а) летние (июль предшествующего урожаю года); б) осенние (август — сентябрь предшествующего урожаю года); в) июньское отмирание стробил в год цветения и урожая.

Исследование особенностей формирования урожая у отдельных деревьев показывает, что уровень заложения генеративных зачатков и потерь первого года контролируется таксационными признаками (диаметр, высота, объем ствола и кроны), а июньское отмирание, сильно снижая урожай, с таксационными признаками не связано и зависит от неравномерного развития женских стробилов, в результате чего часть из них ко времени вылета пыльцы не достигает репродуктивной фазы.

В связи с этим для повышения урожайности пихты сибирской на лесосеменных участках необходима экспериментальная разработка приемов снижения или полной ликвидации потерь потенциальных урожаев. Такая задача может быть решена только после дальнейших научных исследований, направленных на раскрытие физиолого-биохимических механизмов, управляющих репродукцией.

На данном этапе изученности этого вопроса установлено, что текущий урожай не оказывает заметного воздействия на уровень закладки генеративных органов и величину потерь потенциальных урожаев. Обнаружено сильное влияние погоды на всех этапах формирования урожая от заложения генеративных зачатков до созревания шишек. Хороший урожай соответствует, как правило, оптимальному сочетанию метеорологических факторов в наиболее ответственные и решающие периоды генеративного цикла. При благоприятном сочетании внешних условий древостой пихты сибирской способен давать повышенные урожаи несколько лет подряд.

Установленные закономерности плодоношения в зависимости от внешних факторов дают возможность научного обоснования прогноза урожая у пихты сибирской.

В популяциях пихты деревья сильно различаются ритмом плодоношения и устойчивостью урожаев по годам. Анализ показывает, что различия их по плодоношению обусловлены не только индивидуальными условиями роста, но и генетическими факторами, что свидетельствует о перспективности селекции на урожайность и должно учитываться при создании лесосеменных участков. В работе дано описание лучших для этой цели деревьев, отличающихся довольно частыми, высокими и устойчивыми урожаями.

Изучение строения кроны выявило значение дополнительного образования у плодоносящего дерева большого числа межмутовочных побегов. Они, образуя шишки, восполняют малую протяженность женского генеративного яруса и увеличивают урожай шишек и семян.

Плодоношение отдельных деревьев в древостоях зависит не только от внешних условий, но и от внутренних биологических факторов. Выявлена высокая индивидуальная измен-

чивость деревьев по урожайности. Подтверждена ранее полученная для других древесных пород статистическая связь числа шишек с диаметром стволов и установлена связь урожайности деревьев пихты сибирской с их высотой.

Изучение индивидуальной и эндогенной изменчивости деревьев по размерам шишек (длина, толщина, форма, вес) и выходу семян (число, вес, вес 1000 семян, процент выхода) показывает, что изменчивость разных признаков у пихты по своему характеру и закономерностям неодинакова и специфична. Наименьшей изменчивостью характеризуется толщина шишек, а наибольшей — их вес, превышающий вариабельность длины в 1,3—2,3 раза. Изменчивость ряда признаков обнаруживает высокую степень взаимной корреляции. В целом по основным закономерностям изменчивости ряда признаков пихта сибирская обнаруживает параллелизм с другими представителями семейства сосновых.

В популяциях пихты сибирской выявлено наличие деревьев, отличающихся крупными шишками и высоким выходом семян. Размеры шишек не обнаруживают связи с бонитетами условий местопроизрастания и таксационными признаками, а определяются лишь генетическими особенностями деревьев, что позволяет использовать данный признак для селекционной характеристики. При этом следует учитывать, что размер шишек, абсолютный вес и выход семян уменьшаются при переходе от высоких урожаев к низким, а в пределах кроны дерева — сверху вниз.

В урожаях шишек в пихтовых древостоях отмечены сильные колебания по годам. Фактический урожай составляет в среднем 36,0—46,9% от возможного, причем в более производительных типах леса наблюдается более высокая сохранность потенциальных урожаев. Сохранность урожаев у наиболее развитых деревьев в 1,8—2,6 раза выше, чем у деревьев с меньшими параметрами.

Подтверждены ранее полученные другими исследователями данные о низкой всхожести семян пихты сибирской, отмечено образование в урожаях пихты большого количества пустых, поврежденных в кроне вредителями и загнивших семян после сбора.

Установлена причина образования пустых семян. Основная из них — неопыленность, меньшее значение имеет ранняя абортивность семян. Даже в семенные годы до 20% семян остаются неопыленными. Качество семян пихты сибирской снижается также вследствие поражения их личинками пихтового семееда. В среднем личинками заражено 16% семян, но в отдельные годы заражение достигает 70—100%. Доля пустых и поврежденных семян особенно велика в годы слабых урожаев. Сбор их в такие годы совершенно нецелесообразен.

В природных условиях в насаждениях пихты сибирской, несмотря на значительную уязвимость генеративных процессов и низкое качество семян, опадает ежегодно от 42,5 до 1750 тыс. шт. всхожих семян, что вполне достаточно для нормального возобновления пихтачей, отличающихся разновозрастностью, растянутым во времени ходом естественного возобновления и способностью подроста в течение длительного срока выносить затенение материнским пологом. Это обеспечивает жизнестойкость и процветание пихты сибирской как одного из древнейших видов и позволяет ей в течение длительного времени удерживать довольно большой географический ареал (Горчаковский, 1948).

Однако низкое качество семян в известной степени не удовлетворяет требованиям практики, так как тормозит развитие работ по искусственному восстановлению пихтовых лесов. Повышение качества семян пихты сибирской может быть достигнуто путем разработки комплекса мероприятий по защите урожая на лесосеменных участках от насекомых-вредителей и организации правильного хранения шишек после сбора для предотвращения загнивания семян.

В работе предложена система первоочередных мер по созданию семеноводства пихты сибирской. Она основана на тех же принципах, которые приняты для других хвойных пород с учетом некоторой специфики биологии породы.

Исходя из результатов проведенной работы, для производства целесообразно рекомендовать следующие мероприятия.

1. Проводить селекционную инвентаризацию пихтовых насаждений.

2. Для производственных заготовок семян выделять наиболее производительные участки пихтовых древостоев I—II классов бонитета, которые следует использовать как главный источник маточного семенного фонда по созданию лесных культур.

3. В лесхозах создавать страховой запас семян пихты на 1—2 года с тем, чтобы в несеменные годы сбор не планировался и не производился. Для хранения семян использовать метод В. В. Протопопова и В. Д. Стаканова (1974).

4. Для планирования заготовки семян ориентировочный прогноз урожая производить путем сопоставления дефицита влажности первой декады июля со среднемноголетним. При повышенном дефиците влажности можно ожидать хороший урожай в следующем году. Данный прогноз должен корректироваться путем оценки на лесосеках состояния генеративных зачатков пихты в августе предшествующего урожаю года и в августе года урожая.

5. Оптимальный срок заготовки шишек пихты — 1—2 декада сентября. Для увеличения периода заготовки в годы

с сухим летом сбор шишек можно проводить уже в третьей декаде августа. В связи с большой влажностью при хранении шишки ранних сроков сбора следует насыпать тонким слоем с систематическим перемешиванием в сухом, хорошо проветриваемом помещении.

6. Для организации постоянных лесосеменных участков естественного происхождения следует отбирать лучшие пихтовые молодняки. Проведение в них индивидуального отбора, вырубki сопутствующих пород и ухода при систематическом обеспечении достаточного светового и почвенного питания создает условия для получения более ранних, повышенных и устойчивых урожаев.

7. Заготовку семян и черенков для создания специальных семенных участков искусственного происхождения проводить с деревьев, превышающих средние значения для насаждения по диаметру на 25—40 и по высоте на 11—12%. При равных условиях предпочтительнее здоровые деревья с густой кроной и эластичной, не растрескавшейся корой зеленоватого оттенка с большим количеством крупных смолеместилещ. Дополнительный признак — величина шишек, так как крупные шишки отличаются более высоким выходом семян.

ЛИТЕРАТУРА

- Анучин Н. П. Лесная таксация. М. — Л., 1960. 530 с.
- Артемов В. А. Морфогенез побегов *Pinaceae*. Сыктывкар, 1976. 56 с.
- Атабекова А. И., Устинова Е. И. Цитология растений. М., 1971. 254 с.
- Ахметов М. А. Плодоношение пихты сибирской и ели тяньшанской в Джунгарском Алатау.— «Тр. Каз. с.-х. ин-та», 1968, 11, с. 211—218.
- Беляев В. И. Оплодотворение у хвойных.— «В кн.: Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Т. 25. Спб., 1894.
- Березин Э. Л. Плодоношение пихты сибирской в лесах Лениногорского лесхоза Восточно-Казахстанской области.— «Лесной ж.», 1962, № 2, с. 164—167.
- Богдашин М. С. Таблицы сбega, объемов и сортиментов пихты. Свердловск — М., 1935. 118 с.
- Ворончихин Л. И. Создание постоянной лесосеменной базы — путь к сортовому семеноводству.— «Лесное хоз-во», 1971, № 9, с. 67—70.
- Гавриль В. П. Многоформенность хвойных пород и практическое использование ценных форм сосны и ели.— «Лесное хоз-во», 1938, № 1, с. 78—88.
- Галиновский В. И. Пихтовая тайга Сибири.— «Лесная индустрия», 1937, № 3, с. 38—42.
- Гиргидов Д. Я. Методы повышения плодоношения сосны.— В кн.: Исследование по лесному хозяйству. Л., 1949, с. 199—217.
- Гиргидов Д. Я. Метеорологический метод прогноза урожая семян сосны.— «Лесное хоз-во», 1960, № 7, с. 28—32.
- Гиргидов Д. Я. Неравномерность семеношения сосны и прогноз урожая семян.— В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970, с. 399—404.
- Гиргидов Д. Я., Долголиков В. И. Методические указания по отбору маточных плюсовых деревьев. Л., 1966. 32 с.
- Голубинский И. Н. Биология прорастания пыльцы. Киев, 1974. 366 с.
- Горчаковский П. Л. Новые возможности в изучении динамики плодоношения некоторых хвойных.— «Природа», 1947, № 2, с. 55—56.
- Горчаковский П. Л. Плодоношение пихтовых древостоев.— «Науч. труды Уральского ЛТИ», 1948, с. 32—43.

Горчаковский П. Л. Новое в методике исследования динамики семеношения хвойных.— «Бот. ж.», 1958, т. 43, № 10, с. 1445—1459.

Гроздов Б. В. Дендрология. М.—Л., 1960. 354 с.

Гусев С. П. Взаимосвязь между началом семеношения лиственницы сибирской и таксационными показателями.— «Материалы науч.-техн. конф. 1963 года». Л., 1963, с. 88—92.

Данилов А. Н. Плодоношение пихты сибирской (*Abies sibirica* Ldb.).— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», 1951, т. 56, вып. 1, с. 90—93.

Данилов Д. Н. Периодичность плодоношения и географическое размещение урожаяев семян хвойных пород. Л., 1952. 58 с.

Доспехов Д. А. Методика полевого опыта. М., «Колос», 1968. 336 с.

Дренов И. В. Биология плодоношения дуба черешчатого в условиях Саратовской области.— «Учен. зап. Ульяновского пед. ин-та», 1965, с. 81—91.

Дылис Н. В. Сибирская лиственница. М., 1947. 137 с.

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М., 1961. 210 с.

Жуланов Г. Ф. Плодоношение сосны обыкновенной и качество ее семян в Ростовской области.— В кн.: Новости агролесомелиорации. Волгоград, 1965, с. 37—43.

Зайков Г. И. К вопросу прогнозирования семеношения ели сибирской.— В кн.: Вопросы повышения продуктивности лесов. Новосибирск, 1968, с. 246—251.

Захаров В. К. Лесная таксация. М., «Лесная промышленность», 1967. 406 с.

Зыков П. В. О прогнозировании плодоношения ели по генеративным почкам.— «Лесное хоз-во», 1967, № 2, с. 23—24.

Иванов Л. А. Свет и влага в жизни наших древесных пород.— В кн.: Тимирязевские чтения. М., 1946. 60 с.

Иващенко М. П., Попов В. В. К вопросу восстановления пихтовых лесов Тубинского массива.— «Тр. СибЛТИ и СибНИИЛХЭ», М.—Л., 1948, с. 8—18.

Игнатенко М. М. Цветение *Pinus sibirica* Maug. в раннем возрасте.— «Бот. ж.», 1966, № 2, с. 277—278.

Ирошников А. И. Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири.— В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1963, с. 233—248.

Ирошников А. И. Плодоношение кедровых лесов в северо-западной части Восточного Саяна.— «Тр. Ин-та леса и древесины АН СССР», 1963, т. 62, с. 93—103.

Ирошников А. И. Плодоношение кедра сибирского в Западном Саяне.— «Тр. Ин-та леса и древесины АН СССР», 1963, т. 62, с. 104—119.

Ирошников А. И. Изменчивость некоторых морфологических признаков и эколого-физиологических свойств кедра сибирского.— В кн.: Селекция древесных пород в Восточной Сибири. М., 1964, с. 44—57.

Ирошников А. И. Экологические и генетические аспекты репродуктивного процесса у хвойных.— В кн.: Материалы I Всесоюз. симпозиума «Половая репродукция хвойных». Т. 2. Новосибирск, 1973, с. 19—22.

Ирошников А. И. Полиморфизм популяций кедра сибирского.— В кн.: Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, 1974, с. 77—103.

Ирошников А. И., Лебков В. Ф., Чередникова Ю. С. Плодоношение кедровников Лено-Илимского междуречья.— «Тр. Ин-та леса и древесины АН СССР», 1963, т. 62, с. 35—75.

Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969. 312 с.

Каппер В. Г. Хвойные породы. М.—Л., 1954. 304 с.

Карпенко Г. Ф. Ход роста сомкнутых насаждений пихты сибирской в Кемеровской области.— В кн.: Ход роста основных лесобразующих пород СССР. 1967, с. 154—155.

Киргизов Н. Я., Эдомский О. И. Семеношение пихты на Рудном Алтае.— В кн.: Половая репродукция хвойных. Т. 2, Новосибирск, 1973; с. 154—156.

Кобранов Н. П. Из области лесного семеноведения.— «Лесной ж.», 1911, № 10.

Кобранов Н. П. Влияние весенних заморозков на плодоношение ели белой.— «Зап. Воронежского СХИ», 1922, т. 4, с. 32—37.

Коваль И. П. Рост и развитие буковых лесов Кавказа.— «Лесное хозяйство», 1969, № 12, с. 21—23.

Козубов Г. М. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л., 1974. 133 с.

Коновалов И. Н. Физиологические исследования в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР.— «Физиол. раст.», 1966, т. 13, вып. 1, с. 184—189.

Колесников Б. П. Лесохозяйственные области таежной зоны СССР и системы лесного хозяйства в аспекте долгосрочных прогнозов.— В кн.: Научный совет по освоению таежных территорий. Иркутск, 1969, с. 9—39.

Колесниченко М. В. Плодоношение дуба.— «Лесное хозяйство», 1949, № 7, с. 26—28.

Коломиец И. А. Об условиях образования репродуктивных органов у яблони.— «Агробиология», 1948, № 2, с. 22—39.

Костенко А. Г. Семеношение кедра сибирского в Бурятской АССР.— В кн.: Лесоведение и лесное хозяйство. Минск, 1970, с. 145—150.

Крамер Н., Козловский Т. Физиология древесных растений. М., 1963. 626 с.

Краснобаева К. В. Пихте сибирской — должное внимание.— «Лесное хозяйство», 1972, № 11, с. 24—27.

Кренке Н. П. Теория циклического строения и омоложения растений и практическое ее применение. М., 1940. 135 с.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М., 1961. 256 с.

Кулиев К. М. Раннее плодоношение дуба араксинского.— «Лесное хозяйство», 1966, № 2, с. 29—31.

Курдиани С. З. Из биологии плодоношения лесных пород.— В кн.: Сельское хозяйство и лесоводство. Пг., 1914, с. 41—48.

Лигачев И. Н. К методике стационарного исследования процесса плодоношения дуба на Северном Кавказе.— «Тр. Северокавказской лесн. опытн. станции», 1971, вып. 9, с. 251—255.

Лисенков А. Ф. Лесные культуры. М., 1965. 310 с.

Лобашев М. Е. Генетика. Л., 1963. 750 с.

Максимов Н. А. Влияние засухи на физиологические процессы в растении.— В кн.: Сборник работ по физиологии растений памяти К. А. Тимирязева. М., 1941, с. 299—309.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. 1. Формы изменчивости.— «Тр. Ин-та экологии растений и животных», 1968, вып. 60. Свердловск, с. 3—54.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. 2. Амплитуда изменчивости.— «Тр. Ин-та экологии растений и животных». 1969, вып. 64. Свердловск, с. 3—38.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.

Мамаев С. А. О закономерностях внутривидовой изменчивости древесных растений.— «Тр. Ин-та экологии растений и животных», 1974, вып. 90. Свердловск, с. 3—12.

Мамаев С. А., Яценко В. М. Разработка методов учета урожайности сосны обыкновенной в связи с изменчивостью деревьев по диаметру и величине плодоношения.— «Тр. Ин-та биологии», 1965, вып. 47. Свердловск, с. 63—66.

Марадудин И. И. Пихтовые леса Салаира и их возобновление. Автореф. канд. дис. Свердловск, 1968. 27 с.

Марченко А. Г. Семеношение сосновых насаждений.— «Тр. по лесн. опытному делу», 1912, вып. 38, Спб, с. 195—206.

Мауринь А., Лиена И., Дрике А. Математическая модель для прогнозирования семеношения тсуги канадской и ели сибирской.— «Уч. зап. Латв. ун-та», 1970, с. 21—36.

Машуков Д. А. Описание лесов Кольвано-Воскресенских горных заводов.— В кн.: Труды по лесному хозяйству Западной Сибири. Новосибирск, 1957, с. 294—297.

Минина Е. Г. Геотропические свойства и сексуализация побегов как факторы формирования кроны у хвойных.— «Лесоведение», 1974, № 1, с. 13—21.

Минина Е. Г., Муратов Ю. М., Беляев В. В. Гиббереллиноподобные вещества в естественно растущих и геондуцированных побегах пихты сибирской.— «Физиол. раст.», 1976, т. 23, вып. 1, с. 197—199.

Минина Е. Г., Муратов Ю. М., Третьякова И. Н. Тезисы докладов XII Международного Ботанического конгресса. II. Л., 1975. 335 с.

Мичурин И. В. К причинам плодоношения и бесплодия.— В кн.: Сочинения, т. 3. М., 1948, с. 541.

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

Мищенко Б. П. Прогноз урожая семян пихты сибирской.— «Лесное хозяйство», 1963, № 11, с. 28—29.

Мищенко Б. П. Семеношение пихты сибирской и меры содействия ее естественному возобновлению в темнохвойных лесах Рудного Алтая. Автореф. канд. дис. Алма-Ата, 1966, с. 23.

Монозон-Смолина М. X. К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus*.— «Бот. ж.», 1949, т. 34, № 4, с. 352—380.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.—Л., 1949. 456 с.

Мэзия Д. Митоз и физиология клеточного деления. М., ИЛ, 1963. 426 с.

Навасайтис М. З. Биология цветения и семеношения лжетсуги сизой и ели белой в Литовской ССР.— «Тр. АН ЛитССР», 1966, № 2, с. 3—20.

Навашин М. Методика цитологического исследования для селекционных целей. М., Сельхозгиз, 1936. 72 с.

Назимова Д. И. Горные темнохвойные леса Западного Саяна. Л., 1975. 118 с.

Наставление по лесосеменному делу. Изд. Главлесхоза при СМ РСФСР, 1963. 64 с.

Наугольных В. Н. К физиологии раздельнополых растений.— «Бот. ж.», 1958, т. 43, № 11, с. 1562—1571.

Некрасова Т. П. Семенные годы и проблема урожая у хвойных древесных пород.— «Тр. по лесному хоз-ву», 1957, вып. 3, с. 185—191.

Некрасова Т. П. Значение осадков для урожая семян сосны в борах засушливых зон Западной Сибири.— «Тр. по лесному хоз-ву», 1957, вып. 3, с. 193—198.

Некрасова Т. П. К вопросу о динамике урожая у пихты сибирской.— «Тр. по лесному хоз-ву Сибири», 1960, вып. 5, с. 87—96.

Некрасова Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск, 1960. 130 с.

Некрасова Т. П. Плодоношение главных лесобразующих пород.— «Тр. по лесному хоз-ву Сибири», 1962, вып. 7, с. 13—52.

Некрасова Т. П. Влияние осадков на плодоношение хвойных древесных пород.— В кн.: Материалы научной конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1965, с. 24—31.

Некрасова Т. П. Влияние погоды на урожай семян хвойных пород.— В кн.: Лесное хозяйство и промышленное потребление древесины в СССР. М., «Лесная промышленность», 1966, с. 428—434.

Некрасова Т. П. Морфогенез генеративных органов пихты сибирской.— «Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.», 1970, № 10, вып. 2, с. 35—41.

Некрасова Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, 1972. 272 с.

Некрасова Т. П. Вопросы биологии семенного размножения хвойных.— В кн.: Итоги исследований живой природы Сибири. Новосибирск, 1973, с. 40—52.

Некрасова Т. П. Некоторые итоги в изучении питания генеративных органов хвойных.— В кн.: Материалы I Всесоюз. симпозиума «Половая репродукция хвойных». т. 1. Новосибирск, 1973, с. 186—194.

Некрасова Т. П., Сакович Н. Г. Плодоношение пихты сибирской.— «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1959, № 1, с. 130—135.

Нестерович Н. Д. Плодоношение интродуцированных древесных растений и перспективы разведения их в Белорусской ССР. Минск, 1955. 384 с.

Нухимовская Ю. Д. Онтогенез пихты сибирской (*Abies sibirica*) в условиях Подмосквья.— «Бюл. МОИП. Отд. биол.», 1971, № 2, с. 1055—1120.

Огиевский В. Д. О сосновых семенниках.— «Лесной ж.», 1898, вып. 4, с. 705—751.

Огиевский В. Д. Влияние осадков на плодоношение сосны.— «Лесопромышленный вестник», 1904, № 7, с. 105—111.

Онучин В. С. О некоторых морфологических признаках лиственницы сибирской, произрастающей в Туве.— В кн.: Лиственница. Т. I. Красноярск, 1962.

Основные положения по лесному семеноводству в СССР. М., 1965. 16 с.

Пастухов П. Н. Плодоношение сосны и ели в лесах Архангельской области.— В кн.: Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М., 1967, с. 87—100.

Петров С. А. Сосна островных боров Северного Казахстана.— «Бот. ж.», 1962, № 12.

Плаксина С. Д. Влияние самоопыления на качество семян пихты сибирской.— «Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.-мед. наук», 1968, № 10, вып. 2, с. 74—77.

Плаксина С. Д. О некоторых особенностях строения кроны пихты сибирской.— «Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. наук», 1969, № 15, вып. 3, с. 124—125.

Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.

Поляков В. С. Строение, рост и особенности таксации разновозрастных пихтово-еловых насаждений. Автореф. канд. дис. Красноярск, 1964. 24 с.

Попов В. В. Изучение состояния естественного возобновления и значения оставления семенников на концентрированных лесосеках в пихтовых лесах в условиях конной и механизированной трелевки [рукопись], 1940.

Правдин Л. Ф. Закономерность в плодоношении насаждений.— В кн.: Исследования по лесоводству. Л., 1936, с. 173—200.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная (изменчивость, внутривидовая систематика и селекция). М., 1964. 190 с.

Правдин Л. Ф. Внутривидовая систематика и ее значение для селекции.— В кн.: Проблемы современной ботаники. Т. I. М.—Л., 1965, с. 73—76.

Правдин Л. Ф., Ирошников А. И. Определение урожая шишек в кед-

ровниках по среднему дереву в древостое.— «Тр. Ин-та леса и древесины АН СССР», 1963, т. 62, с. 132—144.

Пролина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 199 с.

Проказин Е. П. Биология плодоношения и прогноз урожая желудей дуба. Автореф. канд. дис. Воронеж, 1956. 25 с.

Протопопов В. В., Стаканов В. Д. Хранение семян древесных пород в электростатическом поле.— В кн.: Проспект научно-исследовательских работ, предложенных для исследования в народном хозяйстве. Вып. 4. Красноярск, 1974, с. 15—18.

Пятницкий С. С. К вопросу о так называемой периодичности плодоношения дуба.— «Лесное хоз-во», 1951, № 8, с. 70—75.

Размолюгов В. П., Цингер Н. В. Гистохимическая характеристика физиологической эволюции пыльцы Gymnospermae.— В кн.: Биохимия и филогения растений. М., 1972, с. 213—226.

Рождественский Ю. Ф. Изменчивость мужского гаметофита сосны обыкновенной на Урале. Автореф. канд. дис. Свердловск, 1975. 31 с.

Ромедер Э., Щенбах Г. Генетика и селекция лесных пород. М., 1962. 268 с.

Романов И. Д., Орлова И. Н. Цитомиксис и его последствия в микроспорах *Friticale*.— «Генетика», 1971, т. VII, № 12, с. 5—13.

Ростовцев С. А. К вопросу о плодоношении сосновых молодняков.— В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970, с. 451—458.

Розенберг В. А. Плодоношение пихты белокорой (*Abies nephrolepis* Max.) в Южном Приморье.— В кн.: Материалы к исследованию растительных ресурсов Дальнего Востока. Владивосток, 1948, с. 25—28.

Рябинков А. П. Начало фазы семеношения пихты сибирской в условиях Салаира.— «Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.», 1970, вып. 3, № 15, с. 169—173.

Рябинков А. П. Некоторые вопросы организации семеноводства пихты сибирской.— В кн.: Материалы конференции «Эффективность использования лесных ресурсов и их восстановление в Западной Сибири». Новосибирск, 1971, с. 203—207.

Рябинков А. П. Изменчивость плодоношения пихты сибирской в условиях Салаира.— В кн.: Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. Новосибирск, 1974, с. 87—95.

Рябинков А. П. Качество и сроки заготовки семян пихты сибирской на Салаире.— В кн.: Лесоразведение в гослесфонде и на целинных землях Западной Сибири. Новосибирск, 1974, с. 43—44. (Тез. докл. к науч.-техн. конф.).

Савченко А. М. Лесовосстановительные процессы в пихтовых лесах междуречья Чулыма и Енисея. Автореф. канд. дис. Красноярск, 1966. 24 с.

Савченко А. М. Возобновление пихтовых лесов.— В кн.: Лесная промышленность. М., 1970. 96 с.

Салатова Н. Г. Выявление лесных ресурсов Западной Сибири за советский период.— «Тр. по лесному хоз-ву Сибири», вып. 4, 1958, с. 26—34.

Сенчукова Г. В. Плодоношение насаждений кедра корейского и организация в них семенных участков.— «Тр. ДальНИИЛХ», 1965, вып. 7, с. 225—237.

Смирнов В. Е. Опыт заготовки семян пихты.— «Земельный и лесной работник Сибири», 1929, № 1.

Смолоногов Е. П. Лесовосстановительные мероприятия в елово-пихтовых лесах запретной полосы реки Уоды.— «Тр. Уральского ЛТИ», 1956, вып. 3, с. 72—81.

Соболев А. Н. О свойствах лесных семян.— «Лесной ж.», 1908, т. 38, вып. 2, с. 220—229.

Степанов Э. В., Комарова М. А. Изучение состава и антимикробной активности летучих веществ препарата из хвои пихты сибирской.— «Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.», 1972, № 5, вып. 1, с. 38—43.

Степанов Э. В. Значение лесов Салаира с учетом их биологической полезности.— В кн.: Повышение эффективности лесного хозяйства в Западной Сибири. Новосибирск, 1976, с. 123—133.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. М.— Л., 1934. 614 с.

Тарашкевич А. И. К вопросу о строении насаждений.— «Лесное хоз-во, лесная пром. и топливо», 1924, № 9.

Тахтаджян А. Л. Биосистема: прошлое, настоящее и будущее.— «Бот. ж.», 1970, № 3, с. 331—345.

Ткаченко М. Е. Общее лесоводство (учебное пособие). М.— Л., 1939. 598 с.

Тольский А. П. Наблюдения по актиноскопу Араго-Девы и т. д.— «Тр. по лесн. опытн. делу в России», вып. 44, Спб, 1912, с. 45—88.

Третьяков Н. Ф. Закон единства в строении насаждений. М.— Л., 1927.

Труль О. А. Математическая статистика в лесном хозяйстве (учебное пособие). Минск, 1966. 234 с.

Тюрин А. В. Строение ненормальных насаждений.— «Лесное хоз-во, лесная пром. и топливо», 1923, № 2-3.

Тюрин А. В. Строение нормальных насаждений.— «Лесное хозяйство, лесная пром. и топливо», 1923, № 1.

Фалалеев Э. Н. Возрастное строение, рост и развитие пихтовых лесов Сибири.— В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1963, с. 209—216.

Фалалеев Э. Н. Пихтовые леса Сибири и их комплексное использование. М., 1964. 166 с.

Фомичев А. В. Детальное исследование урожая семян 1903 г. в еловых насаждениях Охтенской дачи.— «Изв. лесного Ин-та», 1903, вып. 18 (прил. Спб).

Хазанов Ю. С. Статистика (учебное пособие). М., 1974. 192 с.

Холодный Н. Г., Кочерженко И. Е. Управление процессами развития лимонного дерева с помощью ростовых веществ.— «Докл. АН СССР», 1948, т. 61, № 2, с. 391—394.

Чайлахян М. Х. Факторы генеративного развития растений. М., 1964. 58 с.

Цингер Н. В., Размологов В. П. Эволюция мужского гаметофита голо-семянных.— В кн.: Биохимия и филогения растений. М., 1972, с. 163—212.

Шавнин А. Г. Ход роста разновозрастных елово-пихтовых насаждений.— «Лесной ж.», 1961, № 2, с. 39—44.

Шавнин А. Г. Определение возраста ели и пихты по внешним признакам.— «Лесное хоз-во», 1967, № 3, с. 33—35.

Шеверножук Р. Г. О сортиментации пихтовых древостоев.— «Лесное хоз-во», 1964, № 11, с. 32.

Щербакова М. А. Плодоношение кедра сибирского в Прителецкой черни Алтайского края.— «Тр. Ин-та леса и древесины АН СССР», 1963, т. 62, с. 120—126.

Энгельс Ф. Диалектика природы. М., 1953. 328 с.

Яблоков А. С. Лесосеменное дело. М., 1965. 466 с.

Яровенко В. С. Прогнозирование урожая семян сосны обыкновенной на основе метеорологических факторов для лесостепной зоны Украины.— «Лесоводство и агролесомелиорация», 1970, вып. 23, с. 48—53.

Allen G. S., Owens J. N. The life history of Douglas-fir. Ottawa, 1972. 138 p.

Chamberlain C. J. Gymnosperms. Structure and evolutions. Univ. of Chicago Press, N.-Y., 1935. 484 p.

Davis L. D. Flowering and alternate bearing.— «Am. Soc. Hort. Sci. Proc.», 1957, 70, p. 545—556.

Denffer D. B. Blühormon oder Blühhemmung.— «Naturwiss.», 1950, 13, S. 296—301.

Doak C. C. Evolution of foliar types, dwarf shoots and cone scales of Pinus.— «Univ. Ill. Bull.», 32 (49), 1935, 106 p.

Ebell L. F. Physiology and biochemistry of flowering of Douglas-fir.— In: Sexual Reproduction of Forest Trees. Helsinki, 1970. 10 p. (Proc. of the Meeting at Varparanta, Finland).

Eis S. Reproduction and reproductive irregularities of *Abies lasiocarpa* and *A. grandis*.— «Can. J. Bot.», 1970, 48, 1.

Eis S., Garman E. N., Ebell L. F. Relation between cone production and diameter increment of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziessii* /Mirb./ Franco), grand fir (*Abies grandis* /Dougl./ Lindl.) and western white pine (*Pinus monticola* Dougl.) — «Canad. J. Bot.», 1965, 43, 12, p. 1553—1559.

Eriksson G. Temperature response of pollen mother cells in *Larix* and its importance for pollen formation.— «Stud. For. Suec.», 1968, 63, p. 131.

Eriksson G. Low — temperature induced irregularities in pollen mother cells of *Larix leptolepis*.— «Stud. For. Suec.», 1970, 85, p. 3—14.

Eriksson G., Ekberg I., Jonsson A. Further studies on meiosis and pollen formation in *Larix*.—“Stud. For. Suec.”, 1970, 87, p. 5—58.

Eriksson G., Ekberg I., Jonsson A. Meiotic investigations in pollen mother cells of Norway spruce cultivated in a plastic green house.—“Hereditas”, 1970, 66, p. 20.

Ferguson M. C. Contributions to the knowledge of the history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization.—“Proc. Wash. Acad. Sci.”, 6, Washington, 1904, 202 p.

Gorley J. H., Howiell F. S. Modern fruit production. The Macmillan Company. N.-Y., 1941.

Kaul R. N., Goswami R. P., Chitnis B. K. Growth attributes for predicting pod and seed yield of *Prosopis spicigera*.—“Sci. and Cult.”, 1964, 30, 6, p. 282—285.

Klebs G. Über die Blütenbildung von *Sempervivum*.—In: Festschrift Stahl, Jena, 1918, p. 128—151.

Kraybill H. R. Effect of shading and ringing upon the chemical composition of apple and peach trees.—“New Hampshire Agr. Expt. Sta. Tech. Bull.”, 23, 1923, p. 76—82.

Lawson A. A. The gametophytes and embryo of *Pseudotsuga Douglasii*.—“Ann. Bot.”, 1909, 23, p. 163—180.

Lester D. T. Variation in cone production of red pine in relation to weather.—“Canad. J. Bot.”, 1967, 45, 9, p. 1683—1691.

Lowry W. R. Apparent meteorological requirements for abundant cone crop in Douglas-fir.—“Forest Sci.”, 1966, 12, 8, p. 185—192.

Mergen F., Lester D. T. Microsporogenesis in *Abies*.—“Silvae Genetica”, 1961, 10, H. 5, p. 146—156.

Messer H. Die Waldsamenernte. Hannover, 1948, 67 p.

Overbeek J. Control of flower formation and fruitsize in the pineapple.—“Bot. Gaz.”, 1946, 108, 1, p. 64—71.

Owens J. N. The relative importance of initiation and early development on cone production in Douglas-fir.—“Canad. J. Bot.”, 1969, 47, 7, p. 1039—1049.

Powell G. R. Postdormancy development and growth of microsporangiate and megasporangiate strobili of *Abies balsamea*.—“Canad. J. Bot.”, 1970, 48, 2, p. 419—428.

Renvall A. Die periodische Erscheinungen der Reproduktion der Kiefer an der polaren Waldgrenze.—“Acta forest. Fennica”, 22 (3), 1912, p. 130.

Romeder E. Beziehungen zwischen Frucht-bzw. Samenerzeugung und Holzerzeugung der Waldbaume.—“Allgem. Forstzeitschrift”, 3, 1967, p. 33—39.

Roche L. The effect of photoperiod on vegetative growth and generative development in coniferous tree species.—In: Sexual Reproduction of Forest Trees. Helsinki, 1970. 10 p. (Proc. of the Meeting at Varparanta, Finland.).

Sarvas R. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus silvestris*.—“Comm. Inst. Forest. Fenniae, 1962, 53, 4, p. 93.

Sarvas R. Investigations on the flowering and seed crop of *Picea abies*.—“Comm. Inst. Forest. Fenniae.”, 1968, 67, 5, p. 84.

Silen R. R. Earlier forecasting of Douglas-fir cone crop using male buds.—“J. Forest.”, 1967, 65, 12, p. 888—892.

Schearer R. C., Schmidt W. C. Ponderosa pine cone and seed losses.—“J. Forest.”, 1971, 69, 6, p. 370—372.

Schnarf K. Handbuch der Pflanzenanatomie. Embryologie der Gymnospermen. Bd II. Abt. 2, Berlin, 1933. 303 S.

Sweet G. B., Bollmann M. P. Investigations into the causes of conelet crop in *Pinus radiata* in New Zealand.—In: Sexual Reproduction of Forest Trees. Helsinki, 1970. 12 p. (Proc. of the Meeting at varparanta, Finland.).

Tanaka Kiyoshi, Naganuma Shinsei. The pollen germination and pollen tube development in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. IX. Population effects.—“Sci. Repts Hiroasaki Univ.”, 21, N 2, 1974, p. 71—79.

Tiren L. On the fruit setting of spruce, its periodicity and relation to temperature and precipitation.—“Medd. från Statens Skogsförsöksanstalt.”, H. 28, Stockholm, 1935, p. 413—524.

Vredenburg C. L. H. van, Bastide J. G. A. The influence of meteorological factors on the cone crop of Douglas-fir in the Netherlands.—“Silvae Genet.”, 1959, 18, 5—6, p. 182—186.

Wachter H. Über die Beziehungen zwischen Witterung und Buchsenmastjaren.—“Forstarchiv”, 1964, N 4, p. 69—78.

Walden D. V., Everett H. L. Crop. science, I, 1961, p. 21—22.

Wiermann R. Über die Veränderungen des Flavanol-und Anthocyanin-gehalts während der Microsporogenesis.—“Planta (Berl.)”, 1969, 88, N 4, p. 311—320.

Wenger K. F. Annual variation in the seed crops of Loblolly pine.—“J. Forest.”, 1957, 8, p. 567—569.

Williams R. F., Shapter R. E. A comparative study of growth and nutrition in barley and rye as affected by low-water treatment.—“Australian J. Biol. Sci.”, 1955, 8, p. 435—466.

Williamson M. J. Premature abscissions and white oak acorn crops. “Forest. Sci.”, 1966, 12, 1, p. 19—21.

Winjum L. K., Johnson N. E. Differences in cone numbers, lengths and cut-counts in the crowns of young open-growth Douglas-fir.—“J. Forest.”, 1964, 62.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. Методика исследований	5
Глава II. Особенности строения кроны и начало плодоношения	9
Строение кроны и типы побегов	10
Начало репродуктивной фазы у деревьев	14
Особенности первого периода плодоношения	24
Рось основных и межмутовочных ветвей в формировании урожая	26
Глава III. Формирование генеративных органов	32
Заложение зачатков мужских и женских почек	—
Микро- и мегаспорогенез	34
Формирование пыльцы и опыление	43
Развитие женской шишки от опыления до оплодотворения	48
Прорастание пыльцы и оплодотворение	49
Зародыш	55
Глава IV. Формирование урожая шишек	58
Закладка генеративных зачатков	59
Потери потенциальных урожаев на разных этапах про- цесса плодоношения	64
Реализация потенциальных урожаев	69
Особенности формирования урожая у отдельных кате- горий деревьев	72
Глава V. Структура урожая в насаждении	78
Величина урожая шишек на отдельных деревьях	—
Участие отдельных деревьев в образовании общего уро- жая насаждения	86
Устойчивость урожая по годам	93
Глава VI. Шишки и семена	100
Размеры и форма шишек	—
Вес и выход семян из шишек	107
Величина урожая шишек и семян в насаждении	111
Качество семян и сроки их заготовки	113
Глава VII. Современное состояние, задачи и пути организации семеноводства пихты сибирской	120
Заключение	134
Литература	139

**Тамара Петровна Некрасова,
Александр Петрович Рябинков**

ПЛОДОНОШЕНИЕ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ

Ответственный редактор
Игорь Юрьевич Коропачинский

Редактор *Д. М. Резяпова*
Художественный редактор *В. И. Желнин*
Художник *В. В. Растегаев*
Технический редактор *А. В. Семкова*
Корректоры *Л. А. Гурвинович, В. В. Борисова*

ИБ № 9802

Сдано в набор 16 апреля 1977 г. Подписано к печати 15 декабря 1977 г. МН 10104.
Формат 60×90^{1/16}. Бумага типографская № 2. 9,5 печ. л., 9,5 уч.-изд. л. Тираж 1000 экз.
Заказ № 519. Цена 1 р. 40 к.

Издательство «Наука», Сибирское отделение, 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.