

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*232.11

**ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЕЛИ
В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ**

© 2012 г. М. А. Николаева, А. В. Жигунов

Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства
194021 Санкт-Петербург, Институтский пр., 21

E-mail: spb-niilh@inbox.ru

Поступила в редакцию 05.04.2007 г.

Анализ наблюдений за фенологическим развитием семенных потомств ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и ели из зоны интрогрессивной гибридизации этих видов показал, что наиболее близкое соответствие местному климатипу прослеживается в потомствах происхождением из близлежащих областей. Сроки начала вегетации в семенном потомстве инорайонных климатипов наступают позднее, а период роста побегов удлиняется с увеличением тепло- и влагообеспеченности в районах исходных материнских насаждений. С удалением мест происхождения семян на север и восток от места их испытания в географических культурах урожайность шишек ели и качество семенного материала снижаются. Выделены обособленные потомства: с самыми низкими (удмуртское и татарское) и самыми высокими (закарпатское) показателями репродукции.

Ель, климатип, потомство, инорайонное происхождение семян, феноформы, урожайность, качество семенного материала.

Наиболее перспективным подходом к изучению реакции растений на изменение условий среды произрастания является сравнительное испытание климатипов в географических культурах. В пределах Северо-Западного лесосеменного района географические культуры ели, создаваемые по единой программе и методике ВНИИЛМ [7], были заложены только в Ленинградской обл.

В связи с многообразием фенологических разновидностей и форм, присущих ели (*Picea*), изучение характера сезонного развития в географических культурах играет особо важную роль, определяя тем самым возможности адаптации инорайонных климатипов к изменению условий произрастания. Влияние метеофакторов на сроки наступления отдельных фенофаз у различных видов хвойных пород отмечено многими авторами [2, 8, 16, 22]. Определение продолжительности сезонного роста, сроков прохождения отдельных фенофаз, реализуемых под влиянием генетической памяти, в однородных условиях местопроизрастания позволяют выявлять рано- и поздне-распускающиеся формы у различных провениенций ели [4, 12, 25, 27]. Также имеются сведения, что до 60% семенных потомств сохраняют признаки

раннего и позднего распускания хвои по наследству, что доля ранораспускающихся елей уменьшается с севера на юг, а поздне-распускающихся, наоборот, увеличивается [13]. Модель годичного цикла развития древесных растений, разработанная проф. Р. Сарвасом [21], состоит из ряда физиологических процессов, которые начинаются весной при переходе среднесуточных температур через +5°С. Согласно этой модели у климатипов, перемещенных из холодных районов с коротким периодом вегетации в более холодные районы с более продолжительным периодом вегетации, начало и окончание репродуктивного цикла наступают раньше, чем у местных форм и потомств, перемещенных из более южных районов.

Из литературных источников известно, что при определении степени адаптации растений к новым условиям произрастания необходимо учитывать способность их к самовозобновлению, интенсивность и качество семеношения [3, 8, 11, 14, 29]. Причем “перемещаемые” климатипы должны обеспечивать возобновление, не ухудшая местную популяцию (через опыление). В связи с периодичностью семеношения хвойных пород про-

блема изучения репродуктивных особенностей, в частности ели, особенно актуальна.

Учитывая высокий полиморфизм ели, следует принимать во внимание и такие косвенные признаки продуктивности насаждения, как окраска шишек и форма семенной чешуи. По данным И.И. Шишкова [24], окраска молодых женских шишек коррелятивно связана с началом распускания вегетативных почек; ранораспускающимся формам характерна красная или темно-фиолетовая окраска шишек, позднораспускающимся – светло-зеленая. Однако Ф.И. Акакиевым в Карелии [1] и В.А. Паниным [17] в среднетаежной зоне Европейской территории СССР было установлено, что при совместном произрастании ранние и поздние фенотипы не имеют определенной окраски шишек. В.Я. Поповым и П.В. Тучиным [18] отмечено, что в молодом возрасте ели с шишками различной цветовой гаммы не имеют существенных различий по параметрам роста.

Таким образом, изучение фенологических и репродуктивных особенностей климатипов в географических культурах направлено на уточнение перспективности использования семенного материала инорайонного происхождения, в конечном счете, на совершенствование лесосеменного районирования.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектом исследований являются географические культуры ели, заложенные весной 1977 г. в Тосненском лесничестве ФГУ “Лисинский лесхоз-техникум” на площади 24,0 га. Объект относится к южной подзоне тайги и имеет географические координаты 59°30' с.ш. и 30°52' в.д.

В культурах испытывается семенное потомство 35 климатипов, в том числе 10 ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.), 7 ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и 18 ели происхождения из зоны интрогрессивной гибридизации этих видов (табл. 1). Дальность перебросок семян изменяется в пределах 0,4–11,4° по широте и 0,4–34,5° по долготе.

Шишки заготавливались в естественных, спелых и призревающих насаждениях (в Мурманской, Костромской, Кировской, Калужской областях – в средневозрастных) черничных и кисличных типов леса не ниже среднего класса бонитета для данного района.

В соответствии с “Лесосеменным районированием” [9] дана климатическая характеристика мест заготовок семян. Разница в сумме эффектив-

ных температур в пункте испытания и на родине климатипов составляет от 0° до 1260 °С, в сумме осадков за период с температурой выше 10 °С – от 5 до 270 мм, в сумме осадков за год – от 5 до 525 мм.

Под посадку культур была занята свежая вырубка из-под березово-еловых и березово-осиновых насаждений II–III классов бонитета кисличных и черничных типов леса. Тип условий произрастания – моренные суглинки недостаточно дренированных равнин. Почвы дерновые, слабоболотистые, глееватые, среднесуглинистые на моренном валунном тяжелом суглинке. Посадка 3-летними сеянцами выполнена в пласт борозды, исходная густота – 5,4 тыс. шт. га⁻¹.

Фенологические наблюдения проводились по методике И.Н. Елагина [5]. С этой целью осматривалось 10 особей в середине блока (каждое 10-е дерево в ряду); обязательно учитывалось общее фенологическое состояние всех деревьев в пределах варианта (одного потомства).

В ходе наблюдений устанавливались начальные этапы вступления особей в следующие фазы: 1) набухание вегетативных почек – увеличение почек и появление просветов между чешуями, отчего они светлеют; 2) разворачивание вегетативных почек и распускание хвои – разрывание пленочного колпачка и появление самих хвоинок; начало роста побегов; 3а) разворачивание хвои – молодые хвоинки отделяются друг от друга и отличаются яркой светло-зеленой окраской; 3б) молодая хвоя темно-зеленая пестрота побегов исчезает; 4) начальные сроки окончания роста побегов.

В мае–июне 2000 г. проведено наблюдение за характером окраски шишек. В сентябре 2000 г. определена интенсивность семеношения визуальным методом по шкале В.Г. Каппера. В урожайный 2000/2001 г. собраны образцы шишек, всего от 21 варианта. Окраска шишек и форма семенных чешуй определялась с учетом классификаций, рассматриваемых Л.Ф. Правдиным [20] и Е. Andersson [28].

По каждому варианту определены средние параметры массы сырой шишки, длины шишки, влажность свежесобранных шишек – по ОСТ 56-28-77 и сырых семян – по ГОСТ 13056.3-86. Шишки высушены при $t = 45$ °С; определены процент выхода чистых семян, масса семян – по ГОСТ 13056.4-67, удельный вес семян – по методике Н.А. Майсурына [10]. Стат. обработка результатов выполнена по методике А.В. Жигунова, И.А. Марковой и А.С. Бондаренко [6].

Таблица 1. Представленность климатипов и климатическая характеристика мест заготовок шишек ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и гибридных форм этих видов

№ пункта по гос. реестру	Происхождение семян			Климатические характеристики мест заготовок семян		
	республика, область, лесхоз	северная широта	восточная долгота	сумма эффективных температур за период с $t > +5$ °С	сумма осадков за период с $t > +10$ °С, мм	сумма осадков за год, мм
Ель европейская						
5	Ленинградская, Тосненский	59°30'	30°52'	2120	280	595
8	Эстония, Вильяндинский	58°24'	25°38'	2170	330	660
32А	Новгородская, Поддорский	57°17'	31°07'	2320	350	650
7	Псковская, Великолукский	56°23'	30°30'	2320	325	550
10	Латвия, Даугавпилский	56°10'	26°30'	2470	300	600
30	Тверская, Нелидовский	56°14'	32°48'	2200	350	625
9	Литва, Таурагский	55°17'	22°19'	2540	350	700
11	Витебская, Бешенковичский	55°05'	29°28'	2510	340	660
32	Калужская, Калужский	54°25'	36°16'	2380	330	680
17	Закарпатье, Раковский	48°07'	24°03'	2460	550	1120
Гибридная форма ели с преобладанием признаков ели европейской						
3	Карелия, Пряжинский	61°40'	33°33'	1830	250	570
4	Карелия, Пудожский	61°40'	36°40'	1920	210	570
24	Вологодская, Череповецкий	59°07'	37°57'	2070	270	580
27	Костромская, Галичский	58°24'	42°20'	2150	275	600
29А	Московская, Загорский	56°19'	38°09'	2120	340	600
29	Московская, Солнечногорский	56°10'	36°58'	2210	340	600
Гибридная форма ели с преобладанием признаков ели сибирской						
34	Татарстан, Сабинский	56°00'	50°30'	2350	210	460
35	Удмуртия, Ижевский	56°50'	53°10'	2310	200	450
31	Нижегородская, Шарангский	57°11'	46°30'	2280	290	540
28	Кировская, Слободской	58°49'	50°06'	2140	275	550
21	Архангельская, Коношский	60°58'	40°11'	1780	220	575
22	Архангельская, Котласский	61°15'	46°54'	1810	220	530
25	Коми, Корткеросский	61°41'	51°31'	1800	210	500
1А	Карелия, Медвежьегорский	62°54'	34°27'	1740	200	550
21А	Архангельская, Плесецкий	62°45'	40°15'	1660	200	525
2	Карелия, Сегежский	63°40'	34°28'	1700	160	500
23	Архангельская, Холмогорский	64°14'	41°38'	1580	175	490
20	Архангельская, Пинежский	64°45'	43°14'	1520	175	490
Ель сибирская						
41	Свердловская, Ниж.-Тагильский	51°54'	60°00'	2040	275	500
42	Свердловская, Тавдинский	58°04'	65°18'	2160	250	425
39	Пермская, Добрянский	58°16'	56°25'	2130	250	550
40	Свердловская, Карпинский	59°51'	60°00'	1800	275	600
38	Пермская, Красновишерский	60°12'	57°08'	1870	300	600
26	Коми, Сосногорский	63°27'	53°55'	1520	185	525
1	Мурманская, Мончегорский	67°51'	32°57'	1260	130	400

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ввиду высокого полиморфизма, значительного разнообразия форм и разновидностей, свойственных роду *Picea*, в географических культурах 2-го класса возраста наблюдается выраженная межвидовая изменчивость по целому комплексу взаимосвязанных между собой характеристик и особенностей потомств, от которых также зависит и продуктивность исследуемых культур.

Особенности фенологического развития. Как известно, фенологическое развитие растений в значительной степени зависит от факторов климата. В условиях Ленинградской обл. период набухания почек у ели местного происхождения наступает с накоплением суммы эффективных температур 85–90 °С, при этом для потомств ели сибирской необходима сумма не более 70 °С, а для потомств ели европейской литовского, витебского, закарпатского происхождений – 105–120 °С. Вступление видов ели в фазу распускания почек также приурочено к определенному температурному режиму: для ели сибирской из районов, мало обеспеченных теплом, требуется сумма эффективных температур 100–120 °С; для ели европейской местного, новгородского, псковского происхождений – 140–150 °С, закарпатского, калужского, витебского – 180–200 °С.

Как на ранних стадиях развития саженцев в культурах [23], так и в культурах начала 2-го класса возраста сохраняется неизменная последовательность потомств в порядке вступления и прохождения ими отдельных фенофаз. Устойчиво раннее набухание почек – в потомствах северного и восточного происхождений, более позднее – из юго-западных, центральных и южных районов России, что достоверно подтверждается корреляционной зависимостью между сроками наступления фенофаз в различные годы ($r = 0.83 \pm 0.09$, $t_{r \text{ факт.}} = 8.81$; $r = 0.96 \pm 0.04$, $t_{r \text{ факт.}} = 22.9$). Однако холодная погода в марте – начале апреля 2004 г. неожиданно сменилась устойчивым потеплением во второй половине апреля, что в значительной мере повлияло на более стремительное наступление вегетационного периода в большинстве потомств климатипов.

В целом, набухание почек и рост побегов у ели сибирской и ее гибридных форм начинаются раньше, чем у ели европейской. Первые признаки набухания почек в культурах отмечаются у ели сибирской мурманского происхождения, которая представлена исключительно ранней феноформой (табл. 2 и рис. 1). К ней наиболее близки свердловские, северо-архангельские потомства, потомства из центральной части Республики Ка-

релия. Позднораспускающаяся форма с самыми поздними сроками набухания почек и роста побегов характерна для ели европейской происхождением из Закарпатья. Ближе к поздней, чем к переходной, относятся калужское и витебское потомства. Местному климатипу наиболее близки потомства псковского и новгородского происхождений.

О представленности крайних ранней и поздней феноформ аналогичные данные получены А.М. Шутяевым [25].

Установленные сроки вступления потомств в фазу набухания почек варьируют по годам в пределах 9–13 дней, разница между вариантами по крайним срокам начала роста побегов составляет 12–14 дней, что сопоставимо с результатами, полученными А.Д. Дурсиным [4].

Продолжительность сезонного роста побегов неизменно короче у потомств происхождением из северных и северо-восточных районов; самый короткий период роста (35 дней) – у мурманского потомства, самый длительный (70 дней) – у закарпатского; у местной ели он составляет 58–60 дней.

Учитывая географические и климатические факторы мест исходных заготовок семян, выявлена достоверная высокая связь фенологических особенностей и параметров роста 22-летних культур с географическим происхождением и обеспеченностью теплом и влагой районов материнских насаждений (табл. 3). Доля влияния географического фактора на сроки вступления в фазу набухания почек, распускания хвои, а также на продолжительность роста побегов возрастает с удалением мест заготовок семян на восток до 31% ($r = -0.55 \pm 0.14$, $t_{r \text{ факт.}} = 3.82$), на юг – до 72% ($r = -0.85 \pm 0.09$, $t_{r \text{ факт.}} = 9.36$). С увеличением тепло- и влагообеспеченности в районах материнских насаждений сроки начала вегетации в культурах наступают позднее, период роста побегов значительно дольше ($r = 0.82 \pm 0.10$, $t_{r \text{ факт.}} = 8.09$; $r = 0.86 \pm 0.09$, $t_{r \text{ факт.}} = 9.51$); соответственно, культуры южных и западных происхождений имеют более высокую продуктивность.

Анализ результатов показал, что размеры годичных приростов определяются не только длительностью их периода роста, но и его интенсивностью. Так, например, гибридные потомства вологодского и южно-карельского происхождений, которые, обладая относительно коротким периодом роста побегов (51–54 дня), демонстрируют высокую продуктивность. В то же время позднораспускающаяся форма ели европейской самого южного (закарпатского) происхождения с

Таблица 2. Фенологическое развитие ели в географических культурах в различные годы наблюдений

№ пункта по гос. реестру	Дата начала (год и месяц)						Продолжительность периода роста побегов в длину, дней
	набухания почек				распускания хвои		
	1980	2000	2003	2004	1980	2000	
Ель европейская							
5, 7, 32А	13.V	5.V	12–13.V	7.V	29.V	18.V	59
8	12.V	4.V	12.V	5.V	"	16.V	61
10, 30, 9, 11	13–14.V	6–8.V	12–14.V	8–9.V	31.V–1.VI	18–21.V	61–63
32	16.V	8.V	15.V	8–9.V	1.VI	21.V	65
17	16.V	11.V	17.V	9.V	2.VI	22.V	69–70
Гибридная форма ели с признаками ели европейской							
3, 4	10.V	3–4.V	9–10.V	4–5.V	27.V	14–15.V	51–52
24	13.V	5.V	12.V	6.V	28.V	17.V	54–55
27	14.V	5–6.V	13.V	7.V	1.VI	"	61
29А, 29	"	6–7.V	16.V	5–6.V	3.VI	19.V	64
Гибридная форма ели с признаками ели сибирской							
34, 35, 25	10–11.V	4.V	10–11.V	4–6.V	27–28.V	14.V	50–52
31	14.V	7.V	12.V	7.V	29.V	16.V	62
28	12.V	6.V	"	6.V	27.V	"	56–57
21, 22, 21А	11.V	4.V	"	5.V	26.V	"	47–49
1А	–	2–3.V	6.V	3–4.V	–	12–13.V	45
2, 20, 23	9.V	1–2.V	7–8.V	2–3.V	26.V	11–12.V	42–44
Ель сибирская							
41, 42	9–10.V	1–2.V	7.V	2–3.V	25.V	12.V	45–46
38, 39, 40	7.V	2–3.V	7–8.V	3–4.V	27.V	14.V	50
26	10.V	3.V	8.V	3.V	"	13.V	49
1	6.V	29–30.IV	5.V	1.V	20.V	10.V	35

Таблица 3. Матрица парных корреляций показателей сезонного развития и роста потомств с географическими и климатическими факторами исходных мест происхождения семян (по итогам 2000 г.)

Показатель	Продолжительность периода роста побегов	Начало фенофазы		Высота 22-летних культур	Запас стволовой древесины
		набухание почек	распускание хвои		
Северная широта	–0.852	–0.822	–0.791	–0.690	–0.503
Восточная долгота	–0.462	–0.477	–0.554	–0.453	–0.518
Сумма $t > +5\text{ }^\circ\text{C}$	0.815	0.719	0.727	0.716	0.561
Сумма осадков с $t > +10\text{ }^\circ\text{C}$	0.856	0.813	0.830	0.708	0.550
Сумма осадков за год	0.703	0.762	0.734	0.512	0.356
Продолжительность периода роста поб.	1	0.923	0.929	0.825	0.656
Начало набухания почек		1	0.930	0.693	0.518
Начало распускания хвои			1	0.835	0.688
Высота 22-летних культур				1	0.903

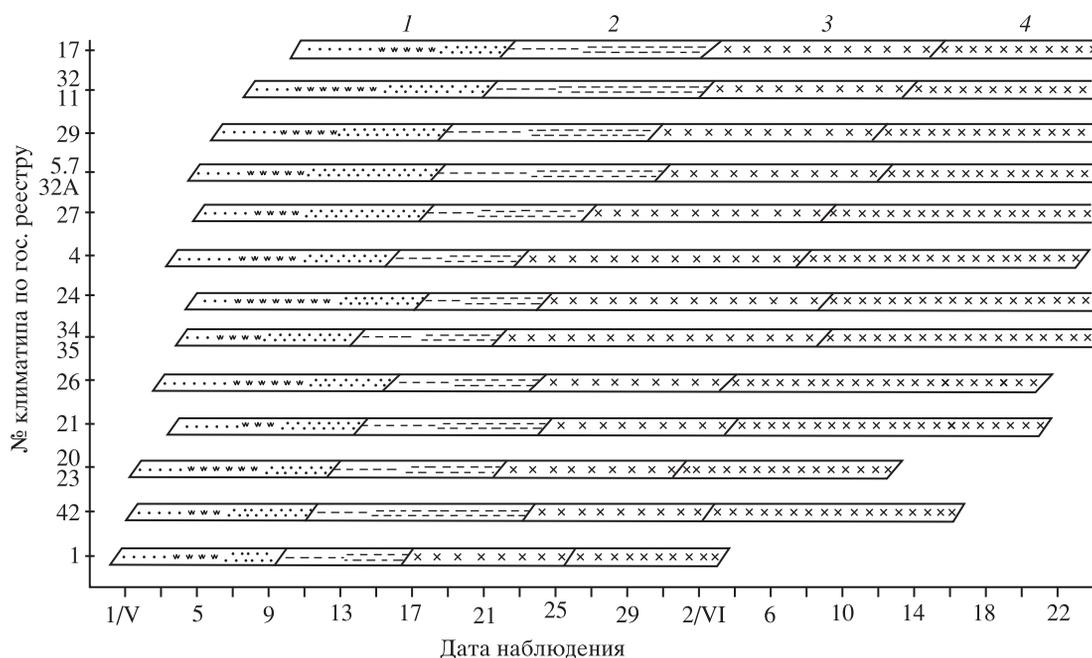


Рис. 1. Феноспектры сезонного развития видов рода *Picea* в географических культурах в 2010 г. 1 – набухание почек; 2 – разверзание почек и распускание хвои; 3 – начало роста побегов, побеги ярко светло-зеленые; 4 – рост, пестрота побегов исчезает.

наиболее продолжительным периодом роста побегов, по крайней мере, в течение первых 5 лет роста культур наиболее сильно страдает как от позднеосенних (первая половина июня), так и от раннеосенних (начало-середина августа) заморозков, что приводит к обмерзанию молодых не закончивших рост побегов. Потомства ели сибирской (мурманское) и ее гибридных форм (центрально-карельские, архангельские), рано вступая в стадию вегетации, рано ее и завершают, при этом минуя опасные периоды обмерзания побегов, но не успевая набрать должный темп роста ни по высоте, ни по диаметру.

В результате фенологических наблюдений установлено: в условиях Ленинградской обл. ели происхождением севернее 62° с.ш. и восточнее 53° в.д. имеют наиболее короткий период роста побегов (не более 50 дней).

Ввиду отсутствия наблюдений за культурами в период 1985–1998 гг. возраст вступления потомств в стадию семеношения не установлен; 2000 г. является первым, когда было зафиксировано “цветение” [15]. Сухой и жаркий период, наблюдавшийся в Ленинградской обл. в течение летних месяцев 1999 г., способствовал заложению генеративных почек в еловых насаждениях, отчего на следующий год наблюдалось очень активное “цветение” и обильное семеношение. К сожалению, в последующие 5 лет “цветение” в культурах полностью отсутствует.

По наблюдениям 2000 г. вступление в стадию “цветения” ели местного происхождения, а также в потомстве климатипов ели европейской и ее гибридных форм новгородского, псковского, южно-карельского, московского происхождений установлено 8 мая; у калужского, витебского и закарпатского потомств к этому периоду уже было отмечено обильное “цветение”. К 11 мая размер шишек в потомствах ели европейской и ее гибридных форм составлял 0.5–1.5 см. В целом, пик “цветения” приходится на 15–16 мая. У ели сибирской и ее гибридных форм пермского, архангельского, коми, центрально-карельского происхождений наличие шишек отмечено только после 16 мая, мурманского и свердловского – еще позднее, что, вероятно, связано со слабым “цветением” в потомстве крайне северных и восточных климатипов. К 29 марта 2001 г. резкое потепление и повышение дневной температуры воздуха до $+7$ – $+9^{\circ}\text{C}$ вызвало повсеместное раскрытие шишек; однако шишки восточных вариантов раскрывались хуже.

Репродуктивные особенности климатипов в потомстве географических культур. Несмотря на наличие расхождений между потомствами с учетом их видовой принадлежности, связи окраски шишек с особенностями географического происхождения не установлено и полученные результаты согласуются с выводами Ф.И. Акакиева, В.А. Панина, В.Я. Попова, П.В. Тучина и др.

[1, 17, 18]. Отдельные зеленошишечные ели отмечены в потомствах карело-пряжинского, коми, костромского, закарпатского происхождений. В потомствах мурманского, центрально-карельского, вологодского происхождений преобладают шишки с розовым, у местного, новгородского, псковского – с фиолетовым оттенком; у литовского – шишки светло-красные вперемешку с коричневым оттенком, у свердловского (из Карпинского лесхоза) – бордовые. В целом по объекту, ель с различной видовой принадлежностью представлена преимущественно красношишечной и переходной формами окраски.

Ведущим морфологическим признаком климатипа является форма семенной чешуи шишек [19, 20]. Шишкам ели сибирской мурманского и гибридной ели архангельского потомств (Холмогорского и Пинежского лесхозов) характерна округлая, цельнокрайняя, гладкая форма семенной чешуи – тупочешуйчатая *obovata*; шишки пермского потомства имеют слабо вытянутый край семенной чешуи без зазубрин. Шишки с широко-ромбической формой чешуи, с вогнутыми или слабо вогнутыми, мелко зазубренными внутри краями присущи гибридным формам потомств вологодского, южно-карельского и костромского происхождений – форма *rhomboidea*. Шишки также с ромбической формой семенной чешуи, к концу заостренной и вогнутой внутрь, с зазубринками, чаще с выемкой по середине – в потомстве ели европейской ленинградского (местного), эстонского, московского, тверского происхождений; концы семенных чешуй у шишек псковского, новгородского и латвийского потомств еще более вытянуты и загнуты. Шишки закарпатского и калужского потомств имеют острочешуйчатую форму *acuminata*.

Высокая урожайность шишек свойственна потомствам ели европейской и ее гибридным формам, которые также отличаются от потомств ели сибирской высокой устойчивостью к изменению условий произрастания и продуктивностью (табл. 4).

Число семеносящих деревьев изменяется не так существенно (в пределах 30–70% от общего числа деревьев по варианту), как количество шишек на 1 дерево – показатель, который сильно зависит от видовой принадлежности ели, а в пределах вида – от географического происхождения ели и варьирует, в зависимости от варианта, от 5 до 350 шт. Один из показателей ценности репродуктивного материала – процентное содержание семян в шишках, зависящее как от происхождения семян, так и от поврежденности шишек.

Процент выхода семян из шишек варьирует в пределах от 1.07–2.10% (потомства ели сибирской) до 7.80% (местный вариант). Низкий выход семян у литовского потомства – результат поврежденности шишек еловой шишковой листоверткой (*Laspeyresia strobilella* L.) и еловой шишковой огневкой (*Dioryctria abietella* Schiff.) – до 50%; повреждение до 40% – в потомствах эстонского, калужского, московского, латвийского, до 20–25% – новгородского, тверского, южно-карельского, костромского, около 8–10% – свердловского и пермского происхождений. При этом нетронутые энтомоповрежденными шишки оказались в потомстве климатипов происхождением из Удмуртии, Татарстана и Архангельской области, которые имели низкий процент выхода семян и высокий процент неоплодотворенных, пустых семян.

Относительная влажность свежесобранных шишек изменяется, в зависимости от происхождения семенного материала и зрелости семян, от 27.0% (местный) до 36.7% (татарский); восточные потомства имеют более высокую влажность шишек: $r = 0.70 \pm 0.16$, $t_{r \text{ факт.}} = 4.26$. Влажность семян закономерно тесно связана с влажностью шишек ($r = 0.81 \pm 0.13$, $t_{r \text{ факт.}} = 6.23$).

Высокой массой сырой шишки отмечены московское, новгородское, латвийское и тверское потомства ели европейской и ее гибридных форм, в среднем 25.3–26.2 г, что на 30–36% превышает по данному параметру местный вариант. Длина шишек этих потомств, а также шишек закарпатского, вологодского и эстонского потомств в среднем составляет 94.8–106.8 см, что на 2–15% превышает значение длины шишек местного происхождения. Самые мелкие шишки со средними параметрами массы и длины соответственно 6.1–8.2 г и 60.8–73.1 см свойственны ели сибирской происхождением из Мурманской и Свердловской областей и гибридным формам происхождением из Татарстана и Удмуртии.

По другой характеристике шишек – числу семенных чешуй, также существенно опережает все другие варианты “ель европейская” происхождением из Новгородской области и Закарпатья (в среднем – 178–181 шт., максимальное значение – 201 шт.). Число семенных чешуй у шишек ели сибирской и ее гибридных форм не превышало 127 шт., а в среднем составило 109 шт. Следует отметить, что гибридной форме ели костромского происхождения свойственны мелкие шишки с массой не выше 10.0 г и числом семенных чешуй не более 110 шт.

На рис. 2 показана взаимосвязь массы шишки и числа семенных чешуй в ней.

Таблица 4. Сравнительная оценка продуктивности (по инвентаризации культур 1999 г. *) и репродуктивной способности потомств климатипов в географических культурах ели (по наблюдениям 2000 г.)

№ пункта по гос. реестру	Происхождение семян (республика, область)	Сохранность культур		Запас насаждения, м ³ · га ⁻¹	Число семеноносящих деревьев, %**	Макс. число шишек на 1 дерево, шт.	Балл семенования	Выход семян из шишек, %
		%	тыс. шт. · га ⁻¹					
Ель европейская								
5, 7	Ленинградская, Псковская	58–60	3.1–3.2	87–92	65–70	300–350	5.0	6.1–7.8
32А	Новгородская	67	3.6	63	"	300–350	"	5.8
8, 10	Эстония, Латвия	58–60	3.1–3.2	65–70	"	250–300	"	4.5–4.7
30	Тверская	44	2.3	51	"	"	"	5.0
9	Литва	43	2.3	36	"	300–350	"	2.8
11	Витебская	48	2.6	54	"	250–300	"	6.2
32	Калужская	62	3.3	49	"	300–350	"	4.6
17	Закарпатье	47	2.5	44	60–65	250	4.9	6.3
Гибридная форма ели с преобладанием признаков ели европейской								
3, 4	Карелия (ю)	43–45	2.3–2.4	38–44	50–55	200–250	4.5–5.0	6.1
24	Вологодская	50	2.7	77	"	200	4.5	5.1
27	Костромская	42	2.3	28	"	до 100	3.5	7.6
29А, 29	Московская	51–64	2.8–3.4	49–50	60–65	200	4.7–4.9	4.9–5.0
Гибридная форма ели с преобладанием признаков ели сибирской								
34, 35	Татарстан, Удмуртия	46–52	2.5–2.8	21–29	40–45	до 90	2.8–3.0	2.2–2.5
28	Кировская	37	2.0	23	45	110–130	3.5	–
31	Нижегородская	44	2.4	35	40	40–45	2.2	2.2–2.5
21, 21А	Архангельская	44–46	2.4–2.5	25–30	35	16–25	1.1–1.3	"
20, 22, 25	Архангельская, Коми	39–50	2.1–2.7	18–24	35–40	5–8	0.5–0.8	"
1А	Карелия (ц)	21	1.2	12	35	20	0.9	"
2, 23	Карелия(ц), Архангельская	32–37	1.7–2.0	9–12	30	10–15	1.0	4.5
Ель сибирская								
40, 41, 42	Свердловская	31–40	1.7–2.2	20–31	35–40	8–10	0.8–0.9	2.1
38, 39	Пермская	30–40	1.6–2.2	17–19	"	25–35	1.4–1.5	1.6
26	Коми	49	2.7	22	40	5	0.6	–
1	Мурманская	15	0.8	4	"	10	1.0	1.1

Примечание: (ю) – южные районы, (ц) – центральные районы.

* Исходная густота посадки культур – 5.4 тыс. шт. · га⁻¹.

** Число семеноносящих деревьев, выраженное в процентах от общего числа стоящих деревьев.

С повышением урожайности по варианту наблюдается заметное увеличение массы, размеров шишек, числа семенных чешуй ($r = 0.79 \pm 0.08$, $r = 0.71 \pm 0.09$, $r = 0.78 \pm 0.08$, $t_{r \text{ факт.}} = 10.13-7.80$). Выявлен достоверно высокий и очень высокий уровень связи между этими тремя показателями: $r = 0.94 \pm 0.08$; $r = 0.86 \pm 0.11$ и $r = 0.84 \pm 0.12$, $t_{r \text{ факт.}} = 7.02-11.80$.

Установленная доля влияния массы и размеров шишек на рост сеянцев из полученных семян составила 39 и 29%, соответственно ($r = 0.63-0.54$); для сравнения в исследованиях И.Э. Этверка [26]

сила влияния размеров шишек ели на рост 4-летних саженцев не превышала 5%.

Спонтанное переопыление во время “цветения” ели в географических культурах привело к очевидному улучшению качества семенного материала в потомстве культур. К примеру, прослежено увеличение массы семян: при создании культур 1-го поколения масса 1000 шт. семян составляла в среднем 5.39 г, в потомстве культур – 6,07 г; при этом доля влияния географического фактора возросла от 12–15% до 16–28%.

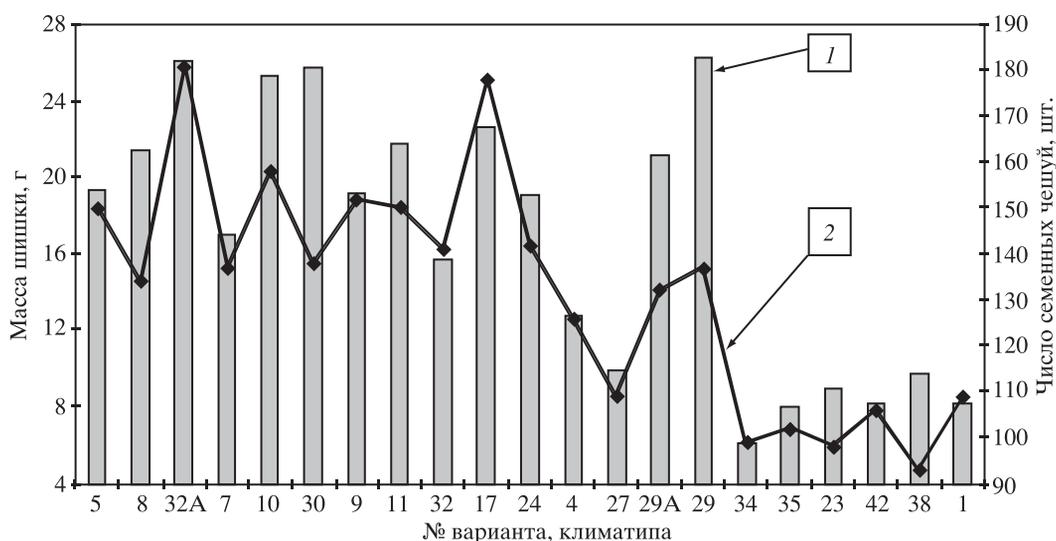


Рис. 2. Масса шишки (1) и число семенных чешуй (2) в потомствах ели различных географических происхождений.

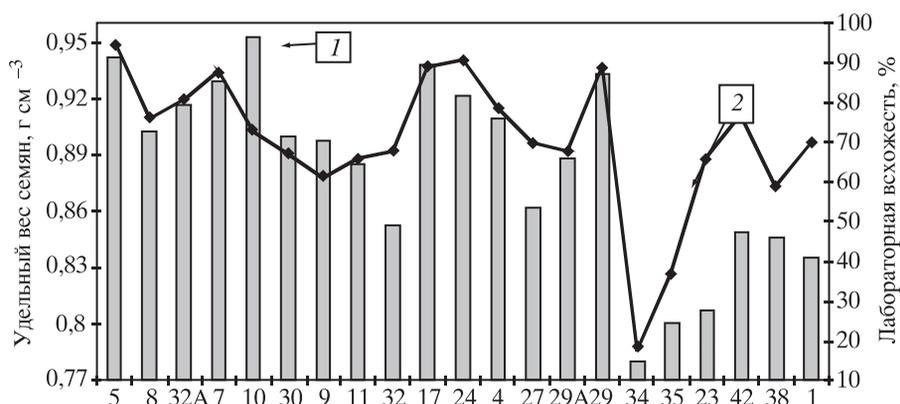


Рис. 3. Взаимосвязь удельного веса семян (1) с лабораторной всхожестью (2) в потомстве географических культур.

Принципиально важной характеристикой качества семенного материала является удельный вес семян, который лучше, чем показатель массы семян, указывает на их полноценность и зрелость. В потомствах ели европейской и ее гибридных форм, за исключением только калужского и московского, более 50% семян в пределах одной партии характеризуются очень высоким удельным весом – выше $0.900 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$. Семена ели сибирской и ее гибридных форм отмечены низким показателем удельного веса: 45–70% семян в пределах партии имеют вес не более $0.850 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$. Особого внимания заслуживает семенной материал костромского происхождения: несмотря на мелкость шишек и семян, низкую массу семян (4.53 г), он имеет очень высокий удельный вес ($0.934 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$), и как следствие, высокую всхожесть (89%).

Прослежено соответствие удельного веса семян значению лабораторной всхожести ($r = 0.81 \pm 0.13$, $t_{r \text{ факт.}} = 6.00$). На рис. 3 показана взаимосвязь между этими двумя показателями.

Самое высокое качество семян (с удельным весом менее $0.938 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$, всхожестью 88%, массой 1000 шт. 9.38 г) – в потомстве закарпатского климатипа; самое низкое (менее $0.805 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$, 16–35% и 3.82–4.20 г соответственно) – удмуртского и татарского климатипов.

Доля влияния географического фактора и метеофакторов в местах заготовок шишек на продуктивность 22-летних культур составляет 25–31% [15]. Эти факторы оказывают также непосредственное влияние и на репродуктивную способность “перемещаемых” климатипов. Из табл. 5 видно, что с удалением исходных районов

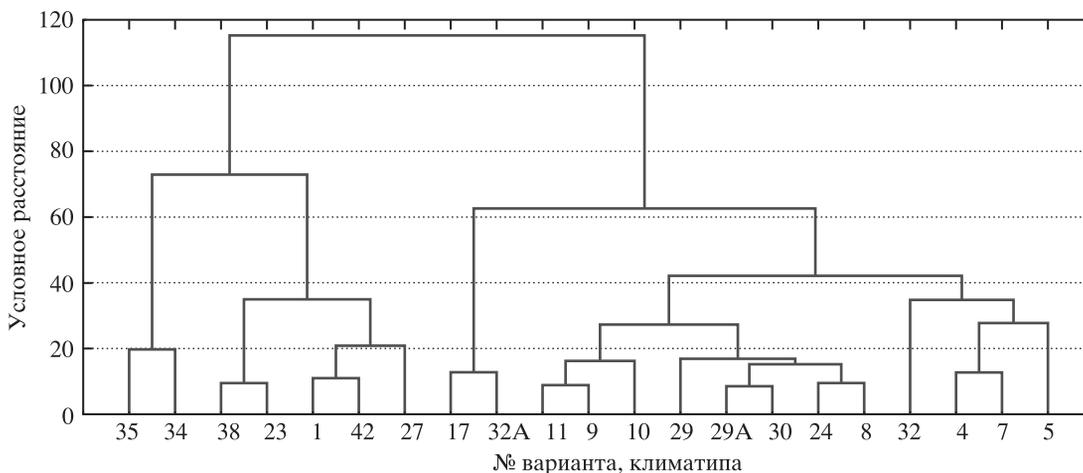


Рис. 4. Дендрограмма сходств и различий между вариантами по параметрам репродуктивного развития потомств.

происхождений семян на север и восток от места их испытания в культурах урожайность инорайонных климатипов снижается ($r = -0.65 \pm 0.13$ и $r = -0.69 \pm 0.13$, $t_{r \text{ факт.}} = 5.00-5.28$), доля влияния географического фактора на семеношение достигает 47%. Доля географического влияния на такой показатель, как число семенных чешуй в шишке, с удалением по широте достигает 32%, а по долготе – 60%. Также прослеживается тенденция: чем восточнее и севернее расположены материнские популяции, тем шишки и семена мельче, качество семенного материала ниже.

Выявлено позитивное значение тепло- и влагообеспеченности в районах материнских на-

саждений на урожайность ($r = 0.67 \pm 0.13$; $r = 0.73 \pm 0.12$, $t_{r \text{ факт.}} = 5.17-6.08$) и качества шишек и семян; причем, в первую очередь, очевидно значение осадков (табл. 5).

Учитывая ряд количественных характеристик репродуктивного материала (урожайность, длина, масса, влажность шишек, число семенных чешуй в шишке, процент выхода семян из шишек, масса и удельный вес семян, лабораторная всхожесть семян), выполнен кластерный анализ, на основании которого получена дендрограмма (рис. 4), характеризующая сходство и различия между потомствами климатипов по особенностям их репродукции.

Таблица 5. Матрица парных корреляций между показателями репродуктивного развития потомств с географическими и климатическими факторами исходных мест происхождения семян

Показатель	Балл урожайности	Выход семян из шишек	Параметры шишек			Показатели качества семян		
			масса	длина	число сем. чешуй	масса	удельный вес	всхожесть
Северная широта	-0.650	-0.304	-0.487	-0.361	-0.562	-0.397	-0.291	0.042
Восточная долгота	-0.687	-0.499	-0.705	-0.669	-0.770	-0.531	-0.639	-0.417
Сумма $t > +5$ °C	0.667	0.313	0.483	0.351	0.559	0.240	0.336	-0.096
Сумма осадков с $t > +10$ °C	0.670	0.430	0.702	0.622	0.733	0.604	0.544	0.323
Сумма осадков за год	0.730	0.460	0.565	0.531	0.703	0.608	0.532	0.366
Балл урожайности	1	0.661	0.807	0.730	0.780	0.545	0.682	0.330
Выход семян из шишек		1	0.513	0.454	0.558	0.487	0.740	0.679
Масса шишек			1	0.938	0.855	0.661	0.667	0.383
Длина шишек				1	0.842	0.710	0.685	0.462
Число семенных чешуй					1	0.499	0.720	0.478
Масса семян						1	0.783	0.630
Удельный вес семян							1	0.809

Все потомства ели сибирской и ее гибридных форм, а также гибридная форма с признаками ели европейской костромского происхождения объединены в одном кластере; в другой кластер входят все варианты с елью европейской и ее гибридными формами; местному потомству наиболее близки псковское и южно-карельское. В каждом из этих двух крупных кластеров выделены наиболее обособленные потомства: удмуртское и татарское – с самыми низкими показателями свойств и качеств репродукции, новгородское и закарпатское – наоборот, с самыми высокими показателями. Разбиение вариантов на множество мелких кластеров указывает на высокий полиморфизм видов и форм ели (*Picea*), обусловленный на уровне наследственной информации с учетом географической изменчивости.

Заключение. С целью успешного лесовоспроизводства при использовании семенного и посадочного материала инорайонного происхождения необходимо учитывать фенологические и репродуктивные особенности “перемещаемых” климатических типов.

Наиболее близкое соответствие фенологическим особенностям местного (ленинградского) климатического типа прослеживается в потомствах происхождением из Псковской, Новгородской, Тверской, Костромской обл., Эстонии и Латвии, а также, в убывающей последовательности, из Литвы, Московской, Нижегородской, Витебской, Вологодской, Кировской обл.

Среди потомств инорайонного происхождения высокие показатели репродуктивного материала продемонстрировали потомства климатических типов происхождением из Псковской, Новгородской, Вологодской, Тверской обл., Эстонии, Латвии, Закарпатья и южной части Республики Карелия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акакиев Ф.И. Некоторые биологические особенности и лесохозяйственное значение фенологических форм ели: Автореф. ... канд. с.-х. наук. Л.: ЛТА, 1960. 19 с.
2. Багаев Е.С., Багаева М.В. Географическая изменчивость ели обыкновенной и ее селекционно-семеноводческое значение в условиях Костромской области // Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов: Тез. докл. и сообщ. на Всесоюз. науч.-техн. совещ. 1–5/IX 1980 г. Л.; М.: ЦБНТИ-лесхоза, 1980. Ч. 1. С. 208–211.
3. Барабин А.И. Зависимость качества семян сосны и ели от обилия урожая // Изв. вузов. Лесн. журн. 1992. № 2. С. 13–16.
4. Дурсин А.Д. Географические культуры ели в Ленинградской области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01. Л.: ЛТА, 1980. 20 с.
5. Елагин И.Н. Методика проведения и обработки фенологических наблюдений за деревьями и кустарниками в лесу // Фенологические методы изучения лесных биогеоценозов. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1975. С. 3–20.
6. Жигунов А.В., Маркова И.А., Бондаренко А.С. Статистическая обработка материалов лесокультурных исследований: Учеб. пособие. СПб: СПбГЛТА, СПбНИИЛХ, 2002. 86 с.
7. Изучение имеющихся и создание новых географических культур // Программа и методика работ. Под ред. Проказина Е.П. Пушкино: ВНИИЛМ, 1972. 52 с.
8. Кищенко И.Т. Рост и развитие аборигенных и интродуцированных видов семейства *Pinaceae* Lindl. в условиях Карелии. Петрозаводск: Изд. ПГУ, 2000. 211 с.
9. Лесосеменное районирование основных лесобразующих пород в СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 368 с.
10. Майсурия Н.А. Биологические основы сортирования семян по удельному весу. Тр. МСХА им. К.А. Тимирязева. 1947. Вып. 37. 132 с.
11. Мерзленко М.Д., Брынцев В.А. Особенности семеношения ели европейской (*Picea abies*) в Северном Подмосковье // Экология. 2000. № 5. С. 333–337.
12. Мерзленко М.Д., Живайкина Н.В. Фенология и сезонный рост ели в географических культурах Клиновско-Дмитровской гряды // Лесохозяйственная информация: Сб. науч.-техн. инф. по лесн. хоз-ву. М.: ВНИИЛМ, 2003. № 6. С. 2–7.
13. Молотков П.И., Патлай И.Н., Давыдова Н.И. Селекция лесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 223 с.
14. Наквасина Е.Н., Бедрицкая Т.В. Влияние интенсивности роста деревьев на семеношение у потомства северных происхождений на ранних этапах репродукции // Лесн. журн. 2000. № 1. С. 47–51.
15. Николаева М.А., Пелевина Н.Н. Особенности роста и развития географических культур ели в Ленинградской области // Лесохозяйственная информация: Сб. науч.-техн. инф. по лесн. хоз-ву. М.: ВНИИЛМ, 2002. № 5. С. 13–18.
16. Пальцев А.М. Сезонный рост географических экотипов ели обыкновенной в Московской области // Лесоведение. 1980. № 6. С. 11–18.
17. Панин В.А. Особенности форм ели, отличающихся строением шишек // Лесн. хоз-во. 1959. № 7. С. 74–75.
18. Попов В.Я., Тучин П.В., Сурсо М.В. Оценка потенциальной продуктивности ели обыкновенной по косвенным признакам в молодом возрасте // Во-

- просы искусственного лесовосстановления на Европейском Севере. Архангельск: АИЛилХ, 1986. С. 45–54.
19. *Попов П.П.* Ель европейская и ель сибирская. Новосибирск: Наука, 2005. 230 с.
 20. *Правдин Л.Ф.* Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 189 с.
 21. *Сарвас Р.* Адаптация популяций лесных деревьев к длительности вегетационного периода // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 108–112.
 22. *Тарханов С.Н.* Изменчивость ели в географических культурах Республики Коми. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 195 с.
 23. *Уварова Н.И., Филиппова Л.Н., Марисая Г.К.* Рост и сезонное развитие ели в географических культурах // Выращивание и формирование высокопродуктивных насаждений в южной подзоне тайги. Л.: ЛенНИИЛХ, 1984. С. 64–75.
 24. *Шишков И.И.* К вопросу о формах ели // Ботан. журн. 1956. Т. XV. № 73. С. 133–144.
 25. *Шутяев А.М.* Географические культуры видов ели в Центральном Черноземье // Лесоведение. 1995. № 3. С. 8–18.
 26. *Этвек И.Э.* Разнообразие форм ели в Эстонской ССР: Автореф. ... докт. с.-х. н.: 06.03.01. Таллинн: АН ЭССР, 1974. 131 с.
 27. *Яковлева С.Д.* О проявлении географической изменчивости у провениенций ели при их испытании в Московской области // Лесопользование и воспроизводство лесных ресурсов: Сб. научн. тр. М.: МГУЛ, 2000. Вып. 303. С. 101–105.
 28. *Andersson E.* Cone and seed studies in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // Studia Forestalia Suecica. Skogshögskolen. Stockholm, 1965. № 23. 214 p.
 29. *Saksa Timo.* Regeneration process from seed crop to saplings – a case study in uneven-aged Norway spruce-dominated stands in southern Finland // *Silva Fennica*. 2004. № 38 (4). P. 371–381.

Phenological and Reproductive Features of Spruce in Provenances of Leningrad Region

M. A. Nikolayeva, A. V. Zhigunov

The data on the comparative analysis of the phenological development of seed breeds of *Picea abies* (L.) Karst, *Picea obovata* Ledeb. and spruce from the introgressive hybridization zone are presented. The climatype breeds from the adjacent regions showed the closest compatibility with the local climatype. The growing period of the breeds grown in the Leningrad region from seeds collected in warmer and more humid areas starts later, and the period for the growth of shoots becomes longer. The farther to the north and east was the provenance of the tested seeds, the lower was the cone yield in the plantations grown from those seeds in the Leningrad region. The plantations grown from Udmurt and Tatar seeds had the lowest reproduction indices, while they were the highest in the plantations from the Transcarpathian seeds.