

КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ ЛЕСА



Б. В. Раевский, А. А. Мордась

**СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА КЛОНОВ
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ЛЕСОСЕМЕННЫХ
ПЛАНТАЦИЯХ ПЕРВОГО ПОРЯДКА**

Учебно-методическое пособие

Петрозаводск
2006

УДК 630*165: 582.475.4

СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА КЛОНОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ЛЕСОСЕМЕННЫХ ПЛАНТАЦИЯХ ПЕРВОГО ПОРЯДКА / Б. В. Раевский, А. А. Мордаш. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2006. 91 с.: ил. 16, табл. 24. Библиогр. 41 назв.

Настоящая работа представляет собой анализ и обобщение за 30-летний период собранных авторами фактических данных по динамике вегетативного роста и репродуктивной активности клонов сосны обыкновенной, произрастающих на лесосеменных плантациях Олонецкого лесхоза. Исследованиями показано, что генотипические особенности клонов и метеословия отдельных вегетационных сезонов в решающей степени определяют обилие и периодичность семеношения на лесосеменных плантациях. На основании выявленных закономерностей рассчитаны регрессионные модели и предложен новый уточненный метод прогноза обилия урожая на лесосеменных объектах сосны. Разработана методика составления морфопортретов клонов сосны по комплексу морфологических признаков шишек, семян и габитуса дерева. Данный метод может найти практическое применение в селекционной работе с сосной обыкновенной при переходе к созданию клоновых лесосеменных плантаций более высоких порядков.

Брошюра рассчитана на преподавателей и студентов лесохозяйственных факультетов вузов, а также специалистов, работающих в области лесной селекции и семеноводства.

BREEDING AND GENETIC EVALUATION OF SCOTCH PINE CLONES IN I GENERATION GRAFTED SEED ORCHARDS / B. V. Raevsky, A. A. Mordas. Petrozavodsk: Karelian Research Centre, Russian Academy of Science. 2006.

The data concerning growth and reproductive activity of Scotch pine clones growing at Olonets seed orchard have been analyzed and generalized over the last 30 years. It was found that genotype peculiarities and growth season's weather conditions strongly affected cone yield abundance and periodicity within pine seed orchards. Some regression models and new improved method concerning seed yield forecast have been designed using the regularities revealed. Original technique of morphological depiction has been constructed based on the set of cone and seed and tree habitus features to facilitate breeding process with Scotch pine.

Научный редактор
заслуженный лесовод РФ, канд. с.-х. наук А. Д. Волков

Рецензент
Докт. с.-х. наук, профессор А. П. Царев

ISBN 5-9274-0255-0

© Карельский научный центр РАН, 2006
© Институт леса, 2006

ВВЕДЕНИЕ

Лесное селекционное семеноводство – специфическое направление лесного хозяйства, возникающее на стыке селекции, как прикладной науки и семеноводства, как вида производственной деятельности. Это одна из немногих сфер лесохозяйственной деятельности, где научные исследования должны быть неотъемлемой частью самого производственного процесса, так как селекционная работа подразумевает постоянное повышение генетического уровня (порядка) лесосеменных плантаций и других селекционных объектов. Конечным продуктом селекционно-семеноводческого производственного цикла является генетически улучшенный, в идеале – сортовой семенной материал для целей искусственного лесовосстановления. Высший уровень его развития уже достигнут в некоторых развитых странах, когда все новые рукотворные леса создаются посадочным материалом, выращенным из районированных сортовых семян.

В научных публикациях и нормативных документах по вопросам лесной селекции и семеноводства 70–80-х годов XX века просматриваются размах и широта планов, характерные для системы хозяйствования, существовавшей на территории бывшего СССР. В таежной зоне предполагалось создавать лесные культуры, в том числе и плантационного типа, на значительных площадях. Однако политико-экономическая ситуация начала 90-х годов XX века оказалась совершенно иной. В России разразился затяжной экономический кризис, начались экономические реформы, повлекшие глубокие структурные изменения в экономике. В лесной промышленности и лесном хозяйстве Карелии все указанные события и процессы проявились в виде спада производства, резкого сокращения бюджетного финансирования лесного хозяйства и соответственно работ по селекционному семеноводству.

Достаточно сказать, что освоение расчетной лесосеки в Карелии в 1990-х годах находилось на уровне 60%. Соответственно значительно сократилась и площадь вырубок. Ушли в прошлое большие планы по созданию лесных культур. В области лесовосстановления акцент явно стал смещаться в пользу естественного возобновления. Так, например, в 2004 году посевом и посадкой было закультивировано 10,6 тыс. га. В 2005 году посев не применялся, и культуры были созданы только посадкой на площади 6,51 тыс. га, тогда как в 1986 году лесные культуры были

заложены на площади 66,3 тыс. га. Таким образом, за последние 20 лет произошло сокращение годового объема лесокультурных работ на порядок. Хорошо известно, что в последние десятилетия существенно изменилась структура лесфонда. По мере истощения своих сырьевых баз лесопромышленные предприятия вместо высокопроизводительных сосняков на суходолах все больше были вынуждены вовлекать в эксплуатацию менее продуктивные ельники и сосняки на избыточно увлажненных почвах, а также елово-березовые вторичные древостои, сформировавшиеся из елового подроста предварительного и последующего возобновления. Таким образом, сам потенциал заготовки сосновых шишек на лесорубочных деланках существенно сократился. Все это привело к тому, что в Карелии в конце 80-х – начале 90-х годов стали создаваться преимущественно культуры ели, хотя в 1960–1970-е годы ситуация была совершенно иной. В 1993 году доля сосны составила всего 17,7% площади культур. В дальнейшем она увеличилась до 50,9% в 2004 и до 54,5% в 2005 годах. По всей видимости, данное соотношение в ближайшие годы сохранится.

Сокращение потенциальной возможности заготовки семян хвойных пород, особенно сосны, в высокопродуктивных естественных древостоях обуславливает настоятельную необходимость продолжения ранее начатых работ по формированию постоянной лесосеменной базы в Карелии. Ключевое место в решении этой проблемы отводится закладке лесосеменных плантаций (ЛСП) привитым посадочным материалом или клоновых ЛСП. Правильность избранного направления убедительно подтверждается данными многолетних исследований Петрозаводской ЛОС ЛенНИИЛХа, Института леса Карельского НЦ РАН и производственным опытом ряда лесхозов. Однако небольшой генетический эффект ЛСП 1 порядка, низкая урожайность части клонов и, как следствие, высокая себестоимость семян вызвали скептическое отношение ряда ученых и специалистов к плюсовой селекции в целом.

В настоящей работе одной из основных была идея показать, что, используя генетический потенциал вида и соблюдая основные положения агротехники и технологии закладки и эксплуатации клоновых ЛСП, можно добиться значительного повышения их урожайности. Соответственно это позволит снизить себестоимость улучшенных семян с одновременным увеличением их доли в общем объеме валового сбора семян в Карелии. Другая основная задача заключалась в том, чтобы, обобщив многолетний фактический материал, научно обосновать то, что отбор плюсовых деревьев и закладка ЛСП 1 порядка были очень важными, но лишь самыми первыми мероприятиями в реализации системы плюсовой селекции, и давно назрела необходимость сделать следующий шаг.

Глава 1. ИЗ ИСТОРИИ СЕЛЕКЦИОННОГО СЕМЕНОВОДСТВА ХВОЙНЫХ В КАРЕЛИИ

В тематике лесных научно-исследовательских учреждений различной ведомственной подчиненности, существовавших в Карелии с начала 30-х годов XX века, изыскания по вопросам лесной генетики, селекции и селекционного семеноводства всегда занимали важное место. Результаты этой работы позволили сформировать необходимый научный базис для создания в республике постоянной лесосеменной базы хвойных пород на генетико-селекционной основе.

Целенаправленное решение данной проблемы было начато в 1960 году с изучения формовой структуры популяций сосны и ели. Были выявлены формы с ценными хозяйственными признаками и свойствами, перспективные для разведения в условиях Карелии. В 1963–1967 годах Г. М. Козубовым анатомо-морфологическими методами изучалось формовое разнообразие сосны обыкновенной в Карелии и на Кольском полуострове с выделением географических рас (подвидов), климатипов и отдельных безареальных форм. Изменчивость ели в Карелии в разные годы изучали В. И. Бакшаева и М. А. Щербакова. Исследовались различные формы внутривидовой изменчивости признаков генеративных органов ели. Особое внимание уделялось форме семенной чешуи как основному диагностическому признаку для идентификации ели европейской, сибирской и гибридной (финской). Такого рода исследования с использованием современных математико-статистических и биохимических методов в Институте леса Карельского НЦ РАН продолжаются и в настоящее время.

Сотрудники Института леса Е. М. Марьин и М. А. Щербакова с 1974 года осуществляли научное руководство и непосредственно участвовали в создании участков географических культур сосны и ели в Карелии как звена в единой общесоюзной сети географических культур основных лесобразующих пород. Именно эти объекты явились экспериментальной базой для разработки схемы лесосеменного районирования в масштабах всего бывшего СССР. Заложенные 30 лет назад географические культуры и сейчас являющиеся ценным экспериментальным объектом и периодически обследуются.

В 1988–1994 годах на территории республики проводилось выделение лесных генетических резерватов. Сотрудниками Института леса М. А. Щербаковой, И. И. Малышевым, Б. В. Раевским в процессе проработки хоздоговорных и бюджетных тем было отобрано и предложено к аттестации органами лесного хозяйства 12 резерватов сосны и 7 резерватов ели общей площадью 9,5 тыс. га. В настоящее время в целом по республике аттестовано 20 лесных генетических резерватов общей площадью 11,5 тыс. га.

В Карелии опыты по отбору плюсовых деревьев и созданию лесосеменных плантаций прививкой черенков впервые были осуществлены в начале 1960-х годов группой сотрудников Института леса Карельского филиала АН СССР Е. М. Марьиным, В. И. Бакшаевой, А. П. Ворониной под руководством В. И. Ермакова. Ими было отобрано около 90 плюсовых деревьев сосны обыкновенной в Калевальском и Муезерском районах и в заповеднике «Кивач». Заложена первая опытная прививочная плантация площадью 4 га в Педасельгском лесничестве Прионежского леспромхоза. Ряд клонов с этой плантации впоследствии были перепривиты и высажены на Олонецкой ЛСП.

Для массового получения семян с ценными наследственными свойствами в Карелии с начала 1970-х годов формируется постоянная лесосеменная база, основной формой организации которой была избрана закладка лесосеменных плантаций (ЛСП) привитым посадочным материалом. Первые производственные плантации создаются в 1975 году по проектам института «Союзгипролесхоз» в Южнокарельском семенном районе (Заонежский, Лахденпохский, Олонецкий и Петрозаводский лесхозы) под руководством Олонецкой и Петрозаводской производственных семеноводческих станций. Научно-методическую поддержку осуществляла Петрозаводская лесная опытная станция ЛенНИИЛХа. Закладке плантаций предшествовали селекционная инвентаризация лесов, отбор плюсовых деревьев и насаждений, вегетативное размножение плюсовых деревьев (выращивание привитых саженцев). Тогда же начались и продолжаются до сих пор исследования в области агротехники и технологии выращивания селекционного посадочного материала, созданию ЛСП, биологии репродуктивной деятельности клонов сосны и ели.

Проведенные исследования легли в основу ряда практических и методических рекомендаций, таких как «Сроки сбора, хранения и переработки шишек сосны и ели на Севере Европейской части РСФСР» (1981); «Методические указания по лесному семеноводству на Европейском Севере» (1985). М. А. Щербакова и Е. М. Марьин являются соавторами книги «Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород СССР» (1982). Основные вопросы селекционного семеноводства в Каре-

лии были освещены в рекомендациях Петрозаводской ЛОС «Выращивание селекционного посадочного материала в базисных питомниках Карелии» (1977); «Лесосеменные плантации хвойных пород на Севере Европейской части РСФСР» (1984); «Создание семенных плантаций северных экотипов сосны» (1986). Производственный опыт и результаты многолетних исследований на ЛСП Олонецкого лесхоза обобщены в брошюре Института леса Карельского НЦ РАН «Селекционное семеноводство сосны обыкновенной на Европейском Севере» (1999).

На рубеже XX–XXI столетий селекционно-генетические исследования хвойных видов в Карелии проводились преимущественно по следующим направлениям:

- популяционная структура и структура естественных популяций сосны и ели;
- внутривидовая изменчивость и селекционная оценка полусибового потомства плюсовых деревьев и клонов сосны с плантаций 1 порядка;
- формы внутривидовой изменчивости клонов сосны на плантациях 1 порядка.

В настоящей работе обобщены результаты многолетних исследований преимущественно по изучению проявления форм внутривидовой изменчивости клонов сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях 1 порядка.

Глава 2. ВНУТРИВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ. ОТБОР ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА. МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ

В настоящее время общепризнано, что в лесной селекции аналитический путь отбора и разведения естественно возникших ценных форм является преобладающим. Биологическая основа данного метода – внутривидовое разнообразие лесных пород. Под этим подразумеваются все виды природной наследственной (генетической) изменчивости, присутствующие в естественных популяциях селектируемого вида и поставляющие материал для естественного и искусственного отбора.

Дитриксон (Dietrichson, 1971) сформулировал основные этапы селекционной работы с древесными растениями следующим образом:

- выбор наиболее подходящего вида (породы) с возможной наибольшей продуктивностью;
- в пределах ареала вида поиск лучших рас;
- в пределах лучших рас поиск лучших древостоев (насаждений);
- отбор в лучших древостоях (насаждениях) лучших экземпляров с высокой генетической ценностью.

Аналогичный подход излагается и в отечественной литературе (Вересин и др., 1985). В частности, С. А. Петров (1981) указывает на то, что «система плюсовой селекции в своей классической форме состоит из четырех взаимосвязанных элементов (звеньев): проведение селекционной инвентаризации лесов с целью отбора самых лучших по продуктивности и качеству (плюсовых) насаждений → отбор самых лучших по фенотипическим признакам (плюсовых) деревьев → генетическая (генотипическая) оценка отобранных плюсовых деревьев по качеству их потомства (семенного или вегетативного) → закладка лесосеменных плантаций из клонов плюсовых деревьев, прошедших генетическую оценку. Из перечисленных выше элементов системы особое значение имеет оценка наследственности плюсовых деревьев». По этому поводу В. А. Драгавцев (1981) отмечал, что селекция может быть успешной даже в том случае, если селекционер не располагает полной информацией о генетике (характере наследования) количественных признаков, но имеет в своем распоряжении надежные мето-

ды идентификации генотипов по фенотипам. Собственно анализ практической реализации приведенных выше положений и ряда звеньев системы плюсовой селекции применительно к сосне обыкновенной и составляет существо изложения в следующих главах данной работы.

Как следует из приведенных выше схем, в системе плюсовой селекции присутствует сочетание группового (популяционного) и индивидуального методов отбора. Предполагается последовательная реализация следующей иерархической схемы:

- групповой отбор – отбор географических рас, экотипов, популяций, микропопуляций;
- массовый отбор – отбор в естественных насаждениях фенотипически лучших «плюсовых» особей без их генетической оценки по потомству;
- индивидуальный отбор – отбор «элиты» на основе генетической оценки фенотипически отобранных плюсовых деревьев по качеству их потомства (семенного и вегетативного).

Соотношение группового и индивидуального методов отбора в селекции наших главных лесообразующих пород (сосны обыкновенной, ели европейской и сибирской и их гибрида ели финской) является предметом длительной научной дискуссии. Проистекает это, главным образом, из-за ограниченности знаний о внутривидовой изменчивости (популяционной структуре и структуре популяций) указанных видов, а также о наследственности и изменчивости хозяйственно-значимых количественных признаков.

Сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.) в силу уникального сочетания хозяйственной универсальной ценности, продуктивности, распространенности и необыкновенно широкой экологической нормы реакции справедливо называют самой ценной древесной породой мира. С одной стороны, огромный по площади интразональный, непрерывный ареал данного вида позволяет априори предположить наличие большого резерва внутривидовой изменчивости. При отсутствии крупных природных изоляционных барьеров (высокие горные массивы, водные пространства) репродуктивная изоляция популяций обеспечивается в основном расстоянием. С другой стороны, непрерывность ареала, хорошая распространяемость пыльцы и семян способствуют перемешиванию генетического материала и поддержанию связности вида через серию внутривидовых переходных форм. Сосна обыкновенная – классический пример непрерывной географической изменчивости популяционных систем, где изменения генетической структуры, фенотипических признаков и свойств в отсутствие выраженного горного рельефа происходят плавно, следуя в широтном и особенно меридиональном направлениях за изменением

фотопериода и других макроклиматических параметров. В таких случаях границы внутривидовых, а у лиственницы, например, и многих видовых таксонов проводятся достаточно условно (Правдин, 1964; Бобров, 1978; Авров, 1998). Тем не менее, региональные особенности популяционной структуры вида при отборе исходного материала для селекции обязательно должны учитываться.

В употреблении терминов, определяющих подвидовые категории, для англоязычной литературы характерно частое употребление термина «раса» как общего по отношению к термину «экотип» и обозначающего генетическое подразделение вида, более или менее определенное, с различающимися особенностями при выращивании в специфических условиях среды. Отличия между расами могут быть адаптивными и неадаптивными. Различия между экотипами принимаются адаптивными. Зарубежные и отечественные специалисты придерживаются Международного кодекса ботанической номенклатуры. В порядке соподчиненности это выглядит так: географическая раса (подвид) → климатическая раса (климатип) → эдафический экотип → популяция → форма (Булыгин, 1985).

Географические расы приурочены к крупным физико-географическим областям и соответствуют рангу подвида. Например, сосна лапландская (*Pinus sylvestris* L., ssp. *lapponica* Fr.), распространенная по всему Кольскому полуострову и в северной части Карелии. Г. М. Козубов (1974) писал «...ориентировочно граница произрастания сосны лапландской проходит по территории Карелии вблизи 65° с. ш. по линии Пяозеро – Топозеро – устье р. Кеми, при этом образуется довольно широкая зона переходных форм между северной и типичной сосной (понятие о „типичной форме“ в данном случае, безусловно, относительное)». Согласно «Лесосеменному районированию...» (1982) в Карелии выделен Карельский семенной район с двумя подрайонами: Северокарельским – территория Карелии севернее 64°30' с. ш. и Центральнокарельским – между 64°30' и 63°00' с. ш. Территория республики южнее 63° с. ш. относится к Южнокарельскому семенному району. Таким образом, южная граница распространения выделенной по анатомо-морфологическим признакам сосны лапландской примерно совпадает с южной границей Северокарельского лесосеменного подрайона. Южная же граница Центральнокарельского подрайона соответствует условно проводимой границе между подзонами средней и северной тайги примерно на широте Медвежьегорска. Из всего сказанного можно заключить, что дробность ныне действующего лесосеменного районирования для сосны обыкновенной приблизительно соответствует уровню климатипов.

В случае с сосной обыкновенной и другими широко распространенными древесными породами бывает трудно определить границы и объем

микропопуляции, популяции или группы популяций, если ареал непрерывен и давление отбора изменяется постепенно. С. Райт (Wright, 1946), изучая влияние изоляции расстоянием, ввел понятие соседства как самой большой субпопуляции, внутри которой происходит случайное переопыление. Если у сосны обыкновенной 91% пыльцы оседает в пределах круга радиусом 60 м (Strand, 1957), то мы имеем соседство площадью около 1 га с количеством деревьев несколько сотен. По мнению Дж. Райта (1978), подобные размеры соседства приводят к небольшой или средней генетической дифференциации в пределах 50–100 миль (80–160 км). Справедливо допустить, что сосновый древостой (участок леса, насаждение), состоящий из таких перекрывающихся соседств и имеющий границы, в натуре может быть принят в качестве лесной микропопуляции. Степень ее репродуктивной изоляции будет, естественно, невелика. Поэтому в селекционной практике удобнее работать с группой микропопуляций, приспособленной отбором к местным климатическим особенностям и формирующей локальный экотип внутри более крупной категории – климатипа. Иными словами, если, например, в пределах Южнокарельского лесосеменного района имеются территории, существенно различающиеся по почвенно-климатическим условиям и выделяемые в качестве агроклиматических районов, то можно предположить существование в границах этого лесосеменного района локальных экотипов сосны.

В настоящее время информации о популяционно-генетической структуре сосны в Карелии немного. Обобщая данные анализа внутривидовой подразделенности сосны обыкновенной по морфологическим признакам шишек и семян и изоферментам (Янбаев и др., 1998; Ильинов, Раевский, 2003), можно сказать, что выделяемые здесь популяции генетически близки и основная доля (около 97%) наследственной изменчивости приходится на внутрипопуляционный уровень. Отмечается некоторая генетическая обособленность самых северных насаждений сосны. По морфологическим признакам резко выделяется и отдельно классифицируется многомерным анализом популяция сосны в районе п. Кестеньга.

Основываясь на характере распределения генетической изменчивости, наблюдаемой в природных популяциях сосны в Карелии и в целом на Европейском Севере России, следует отметить, что к уникальным по своим параметрам популяциям, если таковые будут выделены, должно быть проявлено особое внимание со стороны селекционеров. В постоянной лесосеменной базе (ПЛСБ) их следует представлять максимально полно и, по возможности, обособленно. Вообще весь селекционный семенной и вегетативный материал, заготавливаемый в природе (*in situ*) на клоновых плантациях и иных искусственных фитоценозах ПЛСБ (*ex situ*), пространственно должен группироваться с учетом региональных особенностей

внутривидовой структуры вида, или, по крайней мере, в соответствии с лесосеменным районированием. Иными словами, следует стремиться к тому, чтобы на ЛСП клоны, представляющие одну популяцию или локальный экотип внутри нее, переопылялись преимущественно между собой. Возвращаясь к описанной выше схеме Дитриксона, необходимо заметить, что, учитывая бедность дендрофлоры европейской тайги, выбор в пользу сосны обыкновенной с точки зрения продуктивности и хозяйственной ценности заранее предопределен. Генетическая близость ее популяций смещает акцент отбора на уровень древостоев и ниже. Таким образом, принятый когда-то курс на отбор плюсовых и лучших нормальных насаждений и такого же статуса деревьев в их составе по всему ареалу оказался принципиально верным.

В системе плюсовой селекции отбор плюсовых и лучших нормальных насаждений примерно соответствует групповому отбору в системе популяционной селекции. Как уже упоминалось в исторической справке (гл. 1), в Карелии данный вид работ в 60-е годы XX века был инициирован сотрудниками Института леса Карельского филиала АН СССР и в дальнейшем, с 1974 года, развернут в производственных масштабах Петрозаводской и Олонецкой производственными семеноводческими станциями Министерства лесного хозяйства КАССР. В настоящее время эта работа в масштабах республики проводится Карельским проектным селекционно-семеноводческим центром Агентства лесного хозяйства по РК. По данным этого учреждения на 1.01.05, в Карелии отобрано 400,95 га плюсовых насаждений сосны, в том числе в Северокарельском подрайоне (север) – 73 га (18,2%); Центральнокарельском подрайоне (центр) – 19,8 га (4,9%); остальные 308,15 (76,9%) га – в Южнокарельском лесосеменном районе (юг). Аналогичная картина наблюдается и по плюсовым деревьям. Всего в ПЛСБ числится 1367 плюсовых деревьев сосны, в том числе по семенным подрайонам и районам: север – 221 шт. (16,2%); центр – 223 шт. (16,3%); юг – 923 шт. (67,5%). В республике в настоящее время создано 395,35 га прививочных лесосеменных плантаций (ЛСП) сосны. На двух крупнейших плантациях (Олонецкой и Петрозаводской) сосной занято 307,8 га. На них представлено 1425 клоновых потомств, в том числе: северных – 144 (10,1%); центральных – 184 (12,9%); южных – 1097 (77%). Как видно из приведенных данных, клоновое потомство плюсовых деревьев из Южнокарельского семенного района абсолютно преобладает. В то же время, как будет показано в следующих главах, есть весомые аргументы в пользу того, чтобы на вновь создаваемых плантациях изменить этот баланс в пользу клонов из Северокарельского семенного подрайона.

Приведенные статистические данные иллюстрируют пример практической реализации двух первых звеньев системы плюсовой селекции, о

которых говорилось в начале данной главы. Возникает весьма насущный вопрос – как обстоит дело с реализацией следующих звеньев (этапов)? Ведь без сохранения и нормального функционирования всех элементов органично целостная система полноценно существовать не может. Практически все ученые и специалисты, работающие в области селекционного семеноводства в России, утверждают, что в 70–80-е годы XX столетия ударными темпами отбирались по фенотипу плюсовые деревья и закладывались клоновые ЛСП 1 порядка в ущерб созданию других объектов лесосеменной базы. Здесь имеются в виду архивы клонов и испытательные культуры. Подавляющее большинство отобранных по фенотипу плюсовых деревьев и их клонов ни по семенному, ни по вегетативному потомству так и не было оценено. В настоящее время система селекционного семеноводства явно стагнирует на достигнутом этапе и никак не может сделать решительного шага вперед. Таким шагом станет комплексная селекционно-генетическая оценка клонового потомства, произрастающего на существующих ЛСП 1 порядка. Данная оценка должна проводиться как по вегетативному, так и семенному потомствам. Оценку вегетативного потомства можно проводить непосредственно на ЛСП. В последующих главах будет показано, что в этом случае требуется определенный период систематических наблюдений – порядка 10 лет с момента закладки ЛСП. Никакие инвентаризации плантаций, в традиционном исполнении этого мероприятия, не могут решить эту проблему. Одна из задач настоящей работы как раз и заключается в том, чтобы показать, что селекционно-генетическую оценку плюсовых деревьев следует начинать с оценки их клонового потомства непосредственно на плантациях. В испытательные же культуры имеет смысл вводить только полусибовое потомство уже предварительно отобранных лучших клонов.

Глава 3. ДИНАМИКА ВЕГЕТАТИВНОГО РОСТА И РЕПРОДУКТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ КЛОНОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Опытный участок испытания клонов сосны площадью 2 га был создан осенью (сентябрь) 1974 года на территории Олонецкого лесного базисного питомника посадкой четырехлетних привитых саженцев.

Почвенный покров участка по данным первичного обследования оказался довольно однородным. Преобладали подзолы железистые и гумусово-железистые песчаные на песке или пылеватой супеси. В результате окультуривания образовался пахотный горизонт мощностью 18–20 см. Агрохимические свойства верхнего (до 20 см) слоя почвы, где размещается основная масса корневой системы саженцев, изменялись в течение вегетационного периода. Показатель кислотности (рН) в начале вегетации равнялся 4,5–4,6, а в конце – 4,8–4,9, т. е. почва относилась к среднекислой. Во все сроки наблюдений содержание гумуса не превышало 2%, особенно низким оно было в сентябре – 1,0–1,1%. Обеспеченность почвы аммиачной и нитратной формами азота резко колебалась, что связано с вымыванием их осадками и потреблением растениями. В год взятия образцов (1985) содержание аммиака уменьшилось от 60–62 мг на 100 г почвы в мае до 22–25 мг в августе и снова увеличилось в сентябре до 69–76 мг. В соответствии с группировкой почв по обеспеченности усвояемыми формами питательных веществ (Технологические карты..., 1974), обеспеченность нитратами в мае была высокой (15–13 мг/100 г почвы), с последующим падением до низкой в августе–сентябре. По содержанию фосфора почва оказалась средней, а калия – очень низкообеспеченной (приложение 1). Таким образом, наблюдалась ярко выраженная сезонная динамика химических свойств почвы, обусловленная водным и тепловым режимами, скоростью минерализации органических остатков и биологическим их закреплением. Выявленные максимум и минимум в содержании отдельных элементов питания были учтены при определении видов минеральных удобрений, сроков и доз их внесения для улучшения почвенного питания культивируемых растений – вегетативного потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной.

На участке были высажены 15 клонов плюсовых деревьев из Олонецкого и Кондопожского лесхозов и из заповедника «Кивач», находящихся в пределах одного лесосеменного района (8 олонечских и 7 кивачских клонов). Таксационная характеристика материнских деревьев, черенки которых использованы для прививки, дана в приложении 2. Черенки прививались двумя основными способами – вприклад сердцевинной на камбий (Проказин, 1962) и камбием на камбий (Гиргидов, Долголиков, 1962), но второй способ применялся значительно реже и только для тонких черенков. Привитые саженцы выращивались с закрытой корневой в условиях контролируемой среды в полиэтиленовых цилиндрах, заполненных торфо-минеральным субстратом. В качестве подвоя использовались двухлетние тепличные саженцы, выращенные из семян популяционного сбора в нормальных древостоях. На постоянную площадь привитые саженцы высаживались вручную в ямки размером 0,3 x 0,3 x 0,3 м, куда перед посадкой засыпали смесь торфа (2,5 кг) с гранулированным суперфосфатом. Растения на участке размещались по схеме 5 x 5 м, т. е. 400 шт./га. Для ограничения залета на плантацию фоновой пыльцы с двух сторон участка была создана живая защитная изгородь посадкой крупномерных саженцев ели. Во все годы формирования плантации на ней периодически проводились необходимые агротехнические и лесоводственные мероприятия, способствующие созданию нормальных условий для роста и плодоношения семенных деревьев. Они включали как уход за почвой и саженцами, так и мероприятия по защите растений от вредителей и болезней. Первые 4–5 лет в приствольных кругах проводили прополку или скашивание сорняков и рыхление почвы, а в междурядьях – культивацию. Уход за привитыми саженцами в течение первых 2–3 лет заключался в постепенном удалении сохранившихся ветвей подвоя. В дальнейшем регулярно осуществлялась вырубка самосева хвойных и поросли лиственных пород.

С момента создания на участке в течение многих лет (1975–2005) велись наблюдения за ростом и развитием деревьев. Исследования сопровождались регулярными фенологическими наблюдениями и регистрацией метеоданных (температура и относительная влажность воздуха, температура почвы, сила и направление ветра и т. д.).

В свете изложенных в главе 2 представлений о локальных экотипах Олонецкая популяция при статистическом анализе считалась местным экотипом и принималась в качестве контроля к инорайонной популяции «Кивач». На рисунках 1, 2, 3 отражены особенности вегетативного роста 15 клонов этих двух условно выделяемых популяций. Первые 8 лет после посадки годичный прирост в высоту центрального побега непрерывно увеличивался (рис. 1). Небольшая по абсолютной величине разница между популяциями в скорости роста оставалась стабильной и статистически

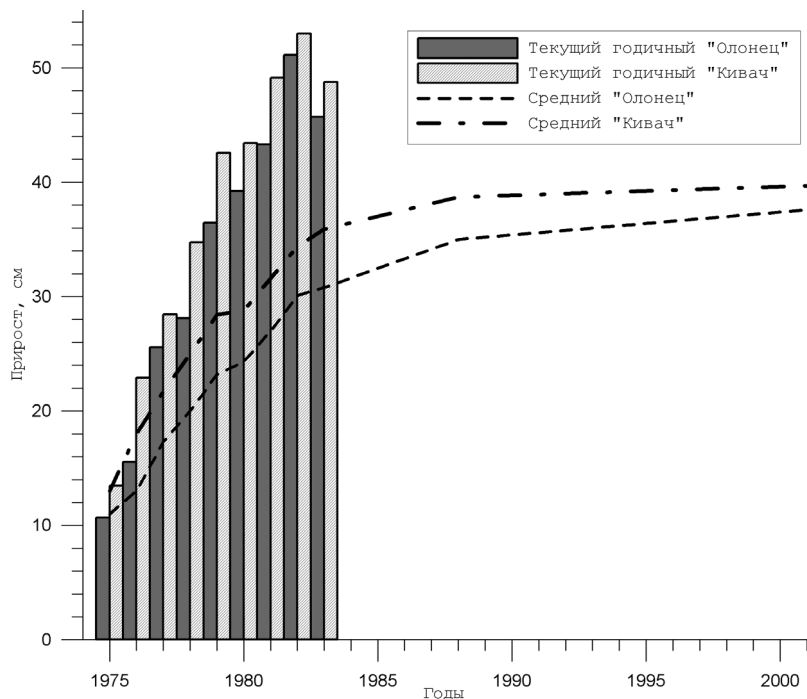


Рис. 1. Текущий годичный и средний прирост в высоту клонов популяций «Олонец» и «Кивач»

достовойной в течение всего периода наблюдений, показанного на графике. Так, например, на пятый год (1979) она составила 15,1% в пользу популяции «Кивач» (37 и 42,6 см соответственно, $t_d = 5,7 > t_{st} = 4,22$ при $P = 0,001$). Начиная примерно с 14-летнего возраста величины среднего прироста обеих популяций проявили тенденцию к стабилизации, при этом разница между ними сохранилась до 2001 года. Весьма показателен также общий ход роста изучаемых групп клонов в высоту (рис. 2). На момент посадки привитые саженцы Олонецкой популяции были выше саженцев популяции «Кивач» на 30%. Однако через пять вегетационных сезонов они утратили свое преимущество и в 1979 году уже уступали последним по высоте на 10,9%. По абсолютной величине разница по высоте между популяциями со временем несколько увеличилась: 1983 – 40 см; 1988 – 52 см; 2001 – 60 см в пользу популяции «Кивач». В относительном же выражении она сокращалась – 13,0; 10,0 и 5,7% соответственно указанным годам. Внутрипопуляционные различия по данному признаку

были гораздо больше межпопуляционного. В популяции «Олонец» размах колебаний по высоте между клонами в 1988 году составлял 1,5 м, в 2001 – 2,5 м. В популяции «Кивач» – 0,97 и 1,1 м, соответственно.

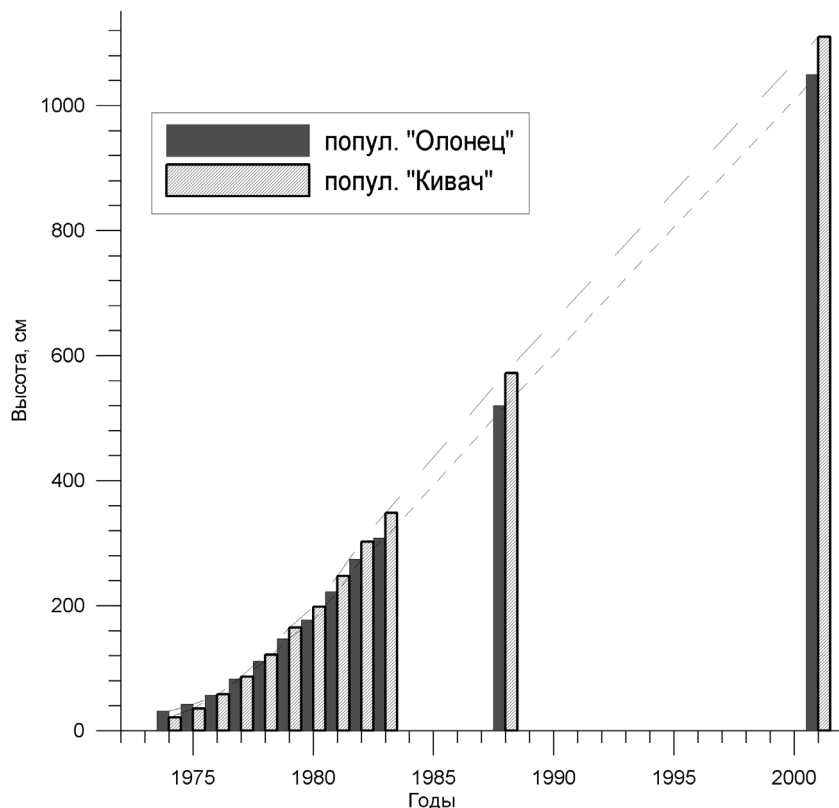


Рис. 2. Ход роста клонов популяций «Олонец» и «Кивач» в высоту

В отношении габитуальных показателей была выявлена интересная закономерность. При всем том, что в состав этих условных популяций входило практически равное количество клонов, раметы которых росли в пределах участка в выровненных условиях, коэффициенты вариации показателей роста олонецких клонов были в 1,6–1,9 раза выше, чем у кивачских (табл. 1). Разница по высоте и диаметру между популяциями в 1988 году была достоверной ($P = 0,05$). Доля влияния фактора популяции на различие по высоте и диаметру составила 33,0 и 39,0% соответственно.

Таблица 1. Биометрические параметры популяций в 1988 году

Популяции	N	Высота, см	Cv%	Диаметр на 1,3 м	Cv%	Диаметр кроны, м	Cv%
Олонец	8	520	10,5	10,7	12,6	3,44	14,8
Кивач	7	572	6,2	12,2	7,9	3,86	7,8
Все клоны	15	544	9,6	11,4	12,1	3,63	12,8

Поскольку количество клонов на опытном участке было небольшим, при выявлении доли влияния генотипа на индивидуальном уровне в дисперсионных комплексах клоны обеих популяций объединялись. Для данного набора клонов доли влияния генетического фактора на различия по высоте, диаметру ствола, диаметру кроны и толщине ветвей оказались весьма значительными по величине и стабильными во времени (табл. 2).

Таблица 2. Показатели силы влияния индивидуальных особенностей клонов (η^2 , %) на параметры вегетативного роста в однофакторном дисперсионном комплексе

Год	Высота	Диам. ствола	Диам. кроны	Толщина ветвей
1988	67,0	81,0	49,0	—
2001	68,2	84,4	69,7	42,1

Все это говорит о том, что на данном участке, возможно, случайным образом подобрались клоновые потомства, сильно различающиеся по габитуальным, и как будет показано ниже, репродуктивным показателям. Высота клона тесно коррелировала с диаметром его ствола (0,83) и гораздо слабее с диаметром кроны (0,37) (табл. 3). Следовательно, среди клонов, отбираемых по росту в высоту, возможен отбор по ширине кроны и за счет этого, в какой-то степени, по толщине сучьев.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции биометрических показателей клонов в разном возрасте

	H_74	H_79_5	H_83_9	H_88_14	D_88	Dcm_88	H_01_27	h75_77
H_74	1	—	—	—	—	—	—	—
H_79_5	-0,04	1	—	—	—	—	—	—
H_83_9	-0,05	0,93	1	—	—	—	—	—
H_88_14	0,01	0,82	0,93	1	—	—	—	—
D_88	-0,10	0,84	0,88	0,83	1	—	—	—
Dcm_88	-0,40	0,60	0,52	0,37	0,64	1	—	—
H_01_27	0,08	0,65	0,85	0,93	0,76	0,33	1	—
h75_77	-0,34	0,92	0,89	0,81	0,82	0,67	0,68	1
h75_79	-0,39	0,93	0,88	0,77	0,82	0,69	0,60	0,97

Проанализировав таксационные характеристики плюсовых деревьев и насаждений, в которых они были отобраны (приложение 2), можно сделать

вывод о том, что в природе лесоводственные параметры наших условных популяций «Олонец» и «Кивач» существенно различались. В заповеднике «Кивач» деревья сосны отбирались в высокопродуктивных, высокополнотных малонарушенных сосняках II класса бонитета. В то время как на территории Олонецкого лесхоза это были все насаждения III–IV классов бонитета, пройденные рубками. Эффект очевиден. Группа кивачских клонов выглядит более однородной и быстрорастущей. Наблюдается достоверная ($P = 0,05$) отрицательная корреляция ($r = -0,68; -0,74; -0,71$) между величиной класса бонитета насаждения, где росло плюсовое дерево, и средним приростом клонов в 5-, 9- и 14-летнем возрасте. Клоны Олонецкой популяции более разнородны и именно в их группе прослеживается положительная ($r = 0,58, n = 8$), но недостоверная при данном количестве пар значений корреляция между средним приростом маточного дерева и средним приростом клона в 14-летнем возрасте. Полученные, пусть и на небольшом материале, данные однозначно свидетельствуют, что фенотипический отбор в коренных малонарушенных насаждениях высоких классов бонитета оказался более результативен. Но таких лесов крайне мало, особенно сосняков. Безусловно, отбор может быть успешным и в лесах, испытавших сильное антропогенное влияние, хотя и в меньшей степени. Если бы мы задались целью отобрать на анализируемом участке примерно половину (7) лучших по росту клонов (рис. 3), то в состав отобранных попали бы 2 олонецких и 5 кивачских клонов.

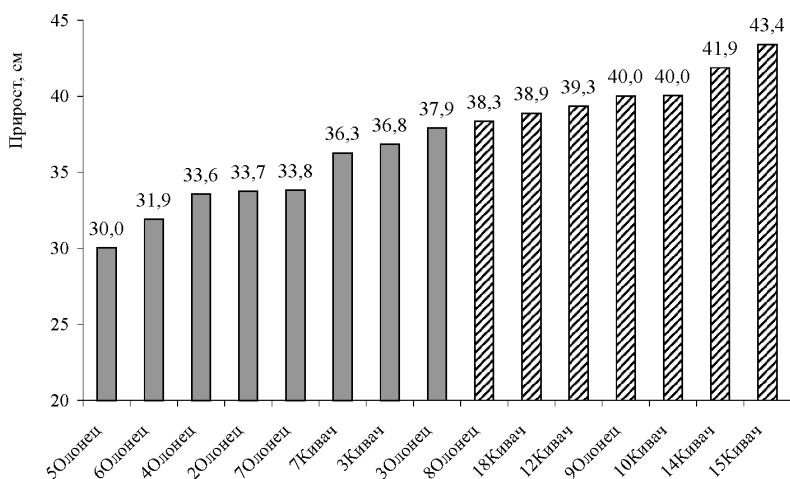


Рис. 3. Средний прирост клонов в высоту в 14-летнем возрасте

Важно, что прослеживается тесная корреляция между скоростью роста клона уже в первые три–пять вегетационных сезонов (табл. 3) после посадки с его средней высотой в более старшем возрасте ($n = 15$, $P = 0,05$, $r_{\text{crit.}} = 0,51$). Таким образом, становится возможной ранняя идентификация быстрорастущих клонов по прямому признаку. Расшифровка имен полей табл. 3 и других следующих ниже по тексту таблиц и графиков дана в табл. 4.

Таблица 4. Расшифровка имен полей таблиц 3, 5 и др.

H 74	Высота (см) на момент посадки в 1974 г.
H 79 5	Высота (см) через пять вегетационных сезонов в 1979 г.
H 83 9	Высота (см) через девять вегетационных сезонов в 1983 г.
H 88 14	Высота (см) через четырнадцать вегетационных сезонов в 1988 г.
D 88	Диаметр (см) на высоте груди в 1988 г.
Dcm 88	Диаметр (см) кроны в 1988 г.
H 01 27	Высота (см) через двадцать семь вегетационных сезонов в 2001 г.
h75 77	Средний прирост (см) в высоту за 1975–1977 гг. (3 года)
h75 79	Средний прирост (см) в высоту за 1975–1979 гг. (5 лет)
Mcrstrb 78	Среднее число макростробилов на одну раму в 1978 г.
Mcrstrb 80	То же в 1980 г.
Prcnt 78	Доля (%) цветущих рам в 1978 г.
Prcnt 80	То же в 1980 г.
Mcrstrb 78 82	Среднее число макростробилов на одну раму (1978–1982 гг.)
Fm84 92	Средний балл женского «цветения» (1984–1992 гг.)
Ml84 92	Средний балл мужского «цветения» (1984–1992 гг.)
Lcn	Длина шишки (мм)
Dcn	Ширина шишки (мм)
Mcn	Масса свежей шишки (г)
Nfsd	Количество полнозернистых семян в шишке
Fcn	Форма шишки (отношение длины шишки к ее ширине)
M1000	Масса 1000 шт. полнозернистых семян

На межклоновом уровне отмечены существенные различия не только по ростовым показателям, но также по длине (Lcn), ширине (Dcn), массе шишек (Mcn), количеству (Nfsd) и массе 1000 шт. (M1000) полнозернистых семян (рис. 4, табл. 5).

В отличие от ростовых показателей различия на межпопуляционном уровне по количественным признакам шишек и семян были статистически недостоверны. В табл. 6 приведены доли влияния индивидуальных особенностей клонов (фактор «клон»), рассчитанные в однофакторных дисперсионных комплексах по отдельным параметрам. Расчеты сделаны по 10 клонам (2, 3, 5, 8, 9 «Олонец» и 7, 10, 14, 15, 18 «Кивач») на основе данных урожая шишек 2000 года. Хотя коэффициент вариации на индивидуальном уровне для большинства параметров был низкий, доля влияния генотипа на разнообразие клонов по основным параметрам шишек и

семян оказалась высокой. Размеры шишки, ее форма, склонность образовывать повышенное или, наоборот, пониженное число полнозернистых семян, их крупность, все это в значительной мере контролируется генотипом. Аналогичные величины получены С. А. Петровым (1987) для длины, ширины и формы шишки (0,78; 0,79; 0,66).

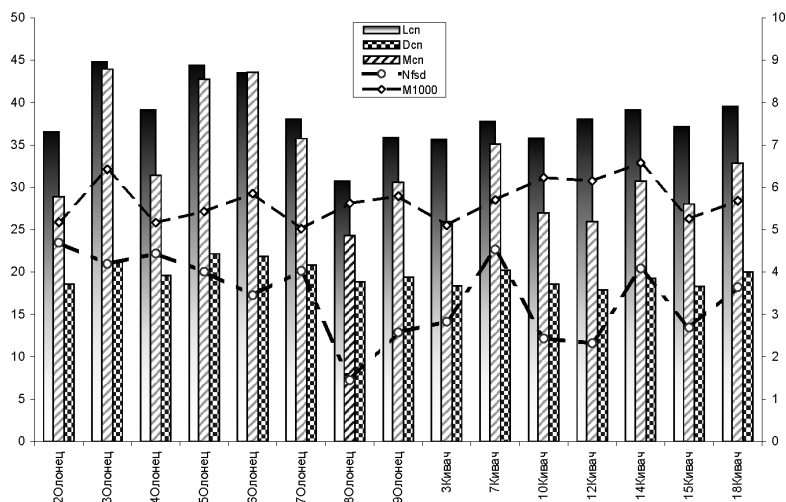


Рис. 4. Усредненные (1979–1992 гг.) параметры шишек и семян

Таблица 5. Средние (1979–1992 гг.) параметры шишек и семян клонов сосны

Клон	Len	Dcn	Mcn	Nfsd	M1000
2 Олонец	36,5	18,5	5,8	23,5	5,2
3 Олонец	44,8	21,2	8,8	21,0	6,4
4 Олонец	39,1	19,6	6,3	22,2	5,2
5 Олонец	44,4	22,2	8,6	20,0	5,4
6 Олонец	43,5	21,8	8,7	17,3	5,9
7 Олонец	38,1	20,8	7,2	20,1	5,0
8 Олонец	30,7	18,8	4,9	7,2	5,6
9 Олонец	35,9	19,4	6,1	12,9	5,8
Среднее	39,1	20,3	7,0	18,0	5,6
3 Кивач	35,7	18,4	5,2	14,1	5,1
7 Кивач	37,7	20,2	7,0	22,7	5,7
10 Кивач	35,8	18,5	5,4	12,2	6,2
12 Кивач	38,1	17,9	5,2	11,6	6,2
14 Кивач	39,2	19,2	6,2	20,4	6,6
15 Кивач	37,1	18,3	5,6	13,4	5,3
18 Кивач	39,5	20,0	6,6	18,2	5,7
Среднее	37,6	18,9	5,9	16,1	5,8

Таблица 6. Показатели силы влияния индивидуальных особенностей клонов (η^2) на параметры шишек и семян в однофакторном дисперсионном комплексе

Фактор	Lcn	Dcn	Fcn	Mcn	Nfsd	M1000
Клон (η^2)	0,73	0,55	0,78	0,50	0,42	0,57
Cv%	9,3	6,6	—	19,5	27,6	8,5
Год (η^2)	0,27	0,31	0,32	0,35	0,41	0,29
Cv%	10,3	8,5	5,0	16,8	34,8	12,1

В табл. 6 также отражены результаты дисперсионного анализа в отношении влияния погодных условий отдельных сезонов (фактор «год») для того же набора клонов и 6 вегетационных сезонов. Влияние погодных факторов на указанные параметры оказалось достаточно велико. Однако общая горизонтальная ориентация ломаных линий на рис. 5 свидетельствует, что хотя изучаемые параметры и варьировали по годам, но в течение 20 лет с момента начала плодonoшения на участке выраженного тренда в сторону уменьшения или увеличения данных количественных показателей не отмечено.

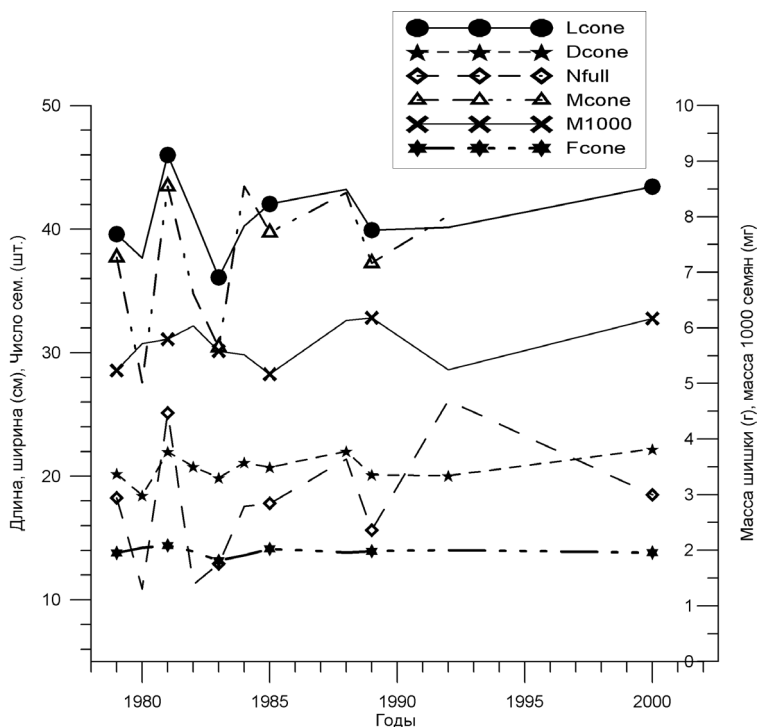


Рис. 5. Динамика усредненных в целом по участку параметров шишек

Синтез результатов дисперсионного и корреляционного (табл. 6, 7) анализов позволяет дать следующую биологическую трактовку наблюдаемой изменчивости количественных признаков генеративных органов (женских шишек):

Таблица 7. Корреляция средних (1979–1992 гг.) параметров шишек и семян с показателями вегетативного роста и генеративной сферы

	Lcn	Dcn	Mcن	Nfsd	M1000
H 1974	-0,16	0,13	0,09	-0,19	-0,02
H 79 5(I)	-0,17	-0,49	-0,33	-0,34	0,68
H 83 9	-0,36	-0,61	-0,48	-0,39	0,53
H 88 14	-0,47	-0,65	-0,57	-0,53	0,45
D 88	-0,20	-0,36	-0,25	-0,31	0,50
Dcrn 88	0,45	0,05	0,29	0,34	0,61
H 01 27	-0,46	-0,54	-0,48	-0,40	0,35
h75 77	-0,16	-0,57	-0,39	-0,26	0,60
h75 79	-0,11	-0,50	-0,33	-0,25	0,59
Mcrstrb 78	-0,08	-0,01	0,00	0,11	-0,10
Mcrstrb 80	0,19	0,07	0,15	0,51	-0,08
Prent 78	0,00	0,03	0,00	-0,04	0,05
Prcnt 80	0,25	-0,06	0,07	0,04	0,22
Mcrstrb78 82	0,10	-0,07	0,06	0,47	-0,01
Fm84 92	0,33	0,06	0,17	0,47	0,01
Ml84 92	0,18	0,30	0,26	-0,07	0,39
Lcn	1,00	0,77	0,89	0,59	0,24
Dcn	0,77	1,00	0,95	0,49	0,03
Mcن	0,89	0,95	1,00	0,57	0,14
Nfsd	0,59	0,49	0,57	1,00	-0,13
M1000	0,24	0,03	0,14	-0,13	1,00

– отсутствует корреляция размерно-весовых признаков шишки с обилием женского и мужского клонов, т. е. эти признаки наследуются независимо друг от друга;

– присутствует средняя (-0,54 – -0,68) отрицательная корреляция высоты клона с шириной и массой шишки и такая же положительная корреляция с массой семени. Это означает, что высокорослые клоны с мощными кронами не склонны иметь крупные шишки с большим количеством семян, но у них чаще встречаются более тяжелые (крупные) семена;

– размерно-весовые параметры шишки тесно взаимосвязаны. Чем больше длина, тем больше ширина шишки и ее масса, однако связь с количеством семян гораздо слабее (0,59) и отсутствует с массой семени (0,24). Таким образом, клоны с более крупными тяжелыми шишками вовсе не обязательно будут давать больше семян по количеству и по массе;

– гены, контролирующие линейные размеры шишки, количество семян и массу семени, по всей видимости, находятся в разных группах сцепления, и эти признаки, соответственно, наследуются в значительной степени независимо друг от друга;

– популяции «Олонец» и «Кивач», достоверно различавшиеся по скорости роста, оказались весьма схожи по параметрам шишек и семян;

– следствием сильного генетического контроля является стратегическая стабильность параметров генеративных органов у клона во времени, несмотря на влияние внешних факторов. За прошедший 20-летний период с момента вступления каждого из клонов и всего опытного участка в стадию регулярного цветения и плодоношения основные параметры шишек и семян колебались около некоторого среднего уровня, характерного для данных клонов и плантации в целом. Таким образом, на индивидуальном уровне – это очень устойчивые признаки, которые могут служить целям идентификации.

Репродуктивный цикл хвойных видов сложен и растянут во времени. У сосны обыкновенной от заложения примордиев микро- и макростробилов до полного созревания семян в южной Карелии проходит не менее 27 календарных месяцев. Естественно предположить, что на данный процесс оказывает влияние целый комплекс внутренних и внешних факторов. В настоящей работе на основе многолетних данных делается попытка вычленить наиболее существенные из них, определяющие урожайность клоновых лесосеменных плантаций.

Что касается рассматриваемых нами количественных признаков шишек и семян, то факторы, оказывающие влияние на их величину, можно сгруппировать следующим образом:

1. Общий физиологический статус дерева (жизненное состояние); для формирования полноразмерных, нормально развитых шишек необходим хороший жизненный тонус самого дерева;

2. Успешность процесса цветения и опыления; неопыленные макростробилы к концу вегетационного периода засыхают и опадают;

3. Благоприятные условия в период оплодотворения и формирования семян на следующий сезон после цветения.

В табл. 8 приводятся статистически достоверные (выделены жирным шрифтом) коэффициенты корреляции параметров шишек и семян с отдельными метеофакторами. В ряде случаев даны также статистически недостоверные при данном объеме материала коэффициенты, которые, однако, важные для понимания тех или иных процессов. По схеме генеративного цикла сосны год заложения репродуктивных почек обозначается как «n», год цветения и опыления как «n+1», год оплодотворения и развития эмбриона как «n+2» (Козубов, 1974).

Таблица 8. Корреляция параметров шишек с отдельными метеофакторами

Параметр	Коефф. коррел., (r)	Наименование метеофактора
Длина шишки (Lcn)	0,62	Июнь сезона «n+1» – средняя температура
	0,65	Июнь сезона «n+2» – число дней с относительной влажностью не менее 80%
	0,76	Август сезона «n+2» – средняя относительная влажность
	–0,79	Август сезона «n+2» – среднемесячный дефицит упругости
Ширина шишки (Dcn)	–	–
Форма шишки (Fcn)	0,73	Июнь сезона «n+1» – средняя температура
	–0,76	Июнь сезона «n+1» – число дней с морозом
	–0,73	Июль сезона «n+1» – число дней с относительной влажностью не более 30%
	0,76	Август сезона «n+1» – абсолютный максимум температуры
	–0,68	Август сезона «n+2» – среднемесячный дефицит упругости
	0,73	Число дней с морозом за год «n+2»
Масса шишки (Mcn)	0,85	Июль сезона «n+2» – средняя относительная влажность
Число полнозернистых семян в шишке (Nfsd)	0,65	Июнь сезона «n+2» – абсолютный максимум температуры
	0,75	Июль сезона «n+2» – средняя относительная влажность
	–0,72	Август сезона «n+1» – абсолютный минимум
	0,70	Август сезона «n+2» – средняя относительная влажность
Масса 1000 полнозернистых семян (M1000)	–0,68	Май сезона «n+2» – абсолютный максимум температуры
	0,74	Июль сезона «n+2» – абсолютный максимум температуры

Весьма информативными параметрами оказались длина и форма шишки, вычисляемые как отношение длины к ширине. Эти два параметра естественно оказываются тесно связанными. В общем случае можно заключить, что под воздействием неблагоприятных факторов ширина шишки изменяется незначительно, но при этом шишка становится заметно короче. Соответственно в сторону уменьшения изменяется числовое выражение ее формы. Длина шишки коррелирует со средней температурой июня в год цветения (0,62) (табл. 7). То же самое происходит и с формой шишки (0,73). Наглядный пример – влияние факторов 2 группы. Теплое, а в условиях карельского климата соответственно сухое начало июня создает благоприятные возможности для процесса цветения, а главное – опыления макростробилов. Отрицательная корреляция с числом морозных дней в июне (–0,76) это хорошо подтверждает. Сильные заморозки в начале июня губительны для макростробилов в разгар процесса опыления.

Далее большое значение наряду с температурой приобретают показатели влажности воздуха. Засушливый июль отрицательно сказывается на форме шишки, а высокие температуры августа, т. е. теплая осень сезона цветения, наоборот, положительно. В сезон оплодотворения и развития эмбриона повышенная относительная влажность благоприятна для полноценного развития семян и соответственно самой шишки (3 группа факторов). Поэтому длина и масса шишки тесно связаны с относительной влажностью августа и июля последнего года. Положительную корреляцию формы шишки с числом морозных дней за последний год генеративного цикла можно попытаться объяснить опосредованно, как результат снижения численности вредных насекомых после зимовки.

Ранние августовские заморозки в год «цветения» отрицательно сказываются на числе полнозернистых семян в шишке. Высокие же температуры в июне следующего года, т. е. в период оплодотворения, положительно. В дальнейшем опять же положительную роль играет повышенная относительная влажность воздуха в июле и августе.

На массу 1000 шт. полнозернистых семян в граммах или, что в данном случае то же самое, массу одного семени в миллиграммах влияют экстремально высокие температуры. Несомненно, что жаркий, но не засушливый июль сезона «n+2» благоприятно сказывается на числе полнозернистых семян и их крупности.

Клоновые ЛСП сосны создаются для массового производства генетически улучшенных семян, поэтому вопросы интенсификации репродуктивных процессов здесь всегда имели огромное значение. Попросту говоря, плантация должна начинать цвести и плодоносить как можно раньше и как можно обильнее. Существует две основные группы факторов, активно влияющие и управляющие этими процессами – эндогенные (генетические) и экзогенные (средовые) – почвенно-климатические, фитоценоотические и т. п. Как будет показано в данной главе и далее в главе 4, взаимодействие генотип – среда имеет большое значение для семеношения сосны. Поскольку лесосеменные плантации по определению предназначены для достижения высоких урожаев семян, то они изначально проектируются и закладываются в наиболее благоприятных почвенно-климатических условиях для данного региона (в нашем случае это южная Карелия) и имеют заданную схему размещения прививок, обеспечивающую максимально благоприятное световое питание кроны. Влияние конкурирующей флоры устраняется посредством уходов. Поэтому в нашем анализе мы можем сконцентрироваться на исследовании доли влияния генотипа и роли отдельных погодных факторов на интенсивность и успешность протекания репродуктивных процессов. В своем анализе мы сосредоточиваемся на обилии и периодичности во времени женского и

мужского «цветения», отдавая приоритет первому. Здесь и далее применительно к сосне используются термины «цветение» и «плодоношение» как общепринятые в литературе, хотя для голосеменных растений правильнее было бы говорить о спороношении и семеношении. Мужское «цветение» появляется на плантациях сосны обыкновенной позднее женского и интенсивность его невелика. Однако опыт показывает, что даже при полном его отсутствии на плантации все равно в шишках образуется достаточное количество полнозернистых семян, так как в таежной зоне в воздухе в соответствующий период содержится, как правило, достаточное количество залетной пыльцы.

На рис. 6 отражена временная динамика женского и мужского «цветения» в целом по участку. Женские стробилы появились на раметах в начале 5 вегетационного сезона с момента посадки. В 1983 году в возрасте 9 лет можно сказать, что произошел качественный скачок – плантация активно «зацвела». Количество макростробилов увеличилось в 4 раза по сравнению с 1982 годом, что вызвало даже падение величины годичного прироста в высоту (рис. 1). Следующий 1984 год уже был годом обильного цветения в полном смысле этого слова. С этого момента четко просматривается периодичность женского «цветения», обусловливаемая погодными факторами.

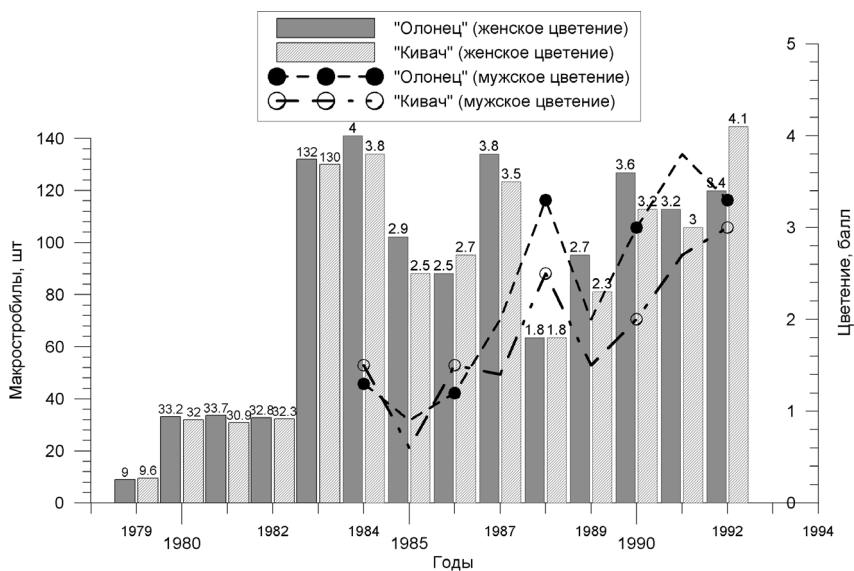


Рис. 6. Динамика «цветения» прививок сосны (в баллах с 1984 г.)

Мужское «цветение» у прививок сосны обыкновенной появляется на несколько сезонов позднее женского и имеет иную временную динамику. Его интенсивность в целом увеличивается по мере увеличения возраста плантации, при этом максимумы не совпадают с максимумами женского. В определенном смысле они выступают антагонистами, конкурирующими за жизненные ресурсы организма.

На рис. 7 приведены среднепогодные данные балльного учета интенсивности цветения клонов сосны. Клоновое потомство весьма существенно различалось по интенсивности цветения, что отмечается практически всеми специалистами, занимавшимися этой проблемой (Тараканов и др., 2001).

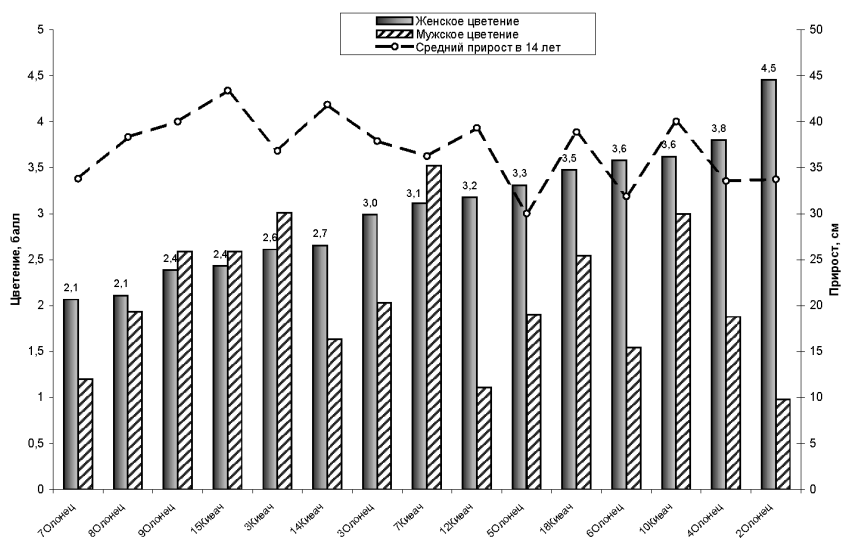


Рис. 7. Средние баллы (1984–1992 гг.) женского и мужского «цветения» клонов сосны

Дисперсионный анализ данных точного количественного учета макро- и микростробиллов на пробных ветвях модельных деревьев показал, что обилие женского «цветения» контролируется генотипом на 30–40%, изменяясь для одного и того же набора клонов по годам. В год обильного цветения (1987) доля влияния генотипа по женскому «цветению» составила 38–40% от общего влияния всех факторов, а в 1986 году – 28–32%. Анализ данных глазомерного балльного учета в 2003 году для 10 клонов участка дал величину влияния генотипа порядка 67% для женского

«цветения» и 41% для мужского. Вообще статистические методы вычленения доли генетических влияний имеют ряд ограничений и недостатков. Применительно к нашему материалу укажем лишь на то, что результат сильно зависит от методики сбора материала (учет глазомерно по баллам или количественный учет на пробных ветвях) или, например, от набора клонов. Если бы в опытную группу попали исключительно обильно цветущие клоны, то статистического признака разнообразия вообще могло бы не наблюдаться. Соответственно низким был бы и показатель влияния генотипа, хотя это и не соответствует действительности. В следующей главе данный вопрос обсуждается на более широком материале. Пока что констатируем факт, что доля влияния генотипа на разнообразие клонов по интенсивности цветения весьма значительна. Что же касается доли влияния погодных условий, то она была также достаточно велика и составила 46% по женскому и 49% по мужскому «цветению». Очевидно, что в сумме организованные в опыте факторы – индивидуальные особенности клонов (генотип) и погодные условия отдельных сезонов (9 лет) – отвечали более чем за 90% наблюдаемого статистического разнообразия признака.

Развивая мысль о проявлении наследственных задатков в репродуктивной сфере, обратимся к матрице коэффициентов корреляции (табл. 9). Расшифровка наименований полей дана в табл. 4.

Таблица 9. Коэффициенты корреляции параметров «цветения» и вегетативного роста

	Mcstrb_78	Mcstrb_80	Prnt_78	Prnt_80	Mcstrb78_82	Fm84_92	MI84_92
H_1974	0,08	-0,25	-0,08	-0,03	-0,24	-0,24	0,23
H_79_5	-0,35	-0,06	-0,19	0,18	-0,03	-0,27	0,15
H_83_9	-0,43	-0,21	-0,32	0,01	-0,16	-0,43	0,34
H_88_14	-0,35	-0,39	-0,32	0,03	-0,31	-0,46	0,30
D_88	-0,48	-0,12	-0,28	0,02	-0,15	-0,46	0,45
Dcm_88	-0,15	0,23	-0,13	0,21	0,3	0,13	0,19
H_01_27	-0,28	-0,39	-0,28	-0,02	-0,31	-0,48	0,41
h75_77	-0,27	0,06	-0,13	0,28	0,08	-0,11	0,27
h75_79	-0,36	0,02	-0,18	0,19	0,03	-0,2	0,24
Mcstrb_78	1	0,38	0,69	0,34	0,65	0,67	-0,3
Mcstrb_80	—	1	0,48	0,54	0,88	0,70	-0,06
Prnt_78	—	—	1	0,48	0,52	0,53	-0,4
Prnt_80	—	—	—	1	0,45	0,61	0,11
Mcstrb78_82	—	—	—	—	1	0,79	-0,2
Fm84_92	—	—	—	—	—	1	-0,11
MI84_92	—	—	—	—	—	—	1

Данные таблицы свидетельствуют:

- на межклоновом (индивидуальном) уровне обилие женского «цветения» слабо ($-0,46$) и при данном объеме статистически недостоверно отрицательно коррелирует с высотой клона. Иными словами, обильно цветущие клоны обычно не являются самыми высокорослыми, как это можно увидеть на рис. 7, но здесь достаточно много исключений. Особо следует обратить внимание на стабильность величин корреляции ($-0,31 \dots -0,46$) таких показателей, как среднее число макростробилов на 4 и 6 сезоны роста и среднего балла женского «цветения» клона с высотой в 14-летнем возрасте;
- среднемноголетний балл женского «цветения» клона имеет положительную связь средней тесноты ($0,67-0,70$) со средним количеством макростробилов на одну рамету на четвертый и шестой сезоны и с процентом цветущих рамет в клоне ($0,53-0,61$) в том же возрасте;
- тесная положительная корреляция ($0,79$) отмечена для среднего количества макростробилов за первое пятилетие с момента появления женского цветения, со среднемноголетним баллом цветения клона;
- практически отсутствует значимая связь ($-0,11$) интенсивности женского и мужского «цветения» как обобщенных характеристик клона. Хорошее женское «цветение» клона автоматически не определяет его плохое мужское «цветение». Генеративная ярусность кроны сосны контролируется физиологически, но направленность сексуализации побегов определяется также и погодными условиями сезона «п». В год обильного женского «цветения» макростробилы у молодых сосен присутствуют на всех мутовках, вплоть до самых нижних, как бы вытесняя мужской ярус. В промежуточные сезоны происходит обратный процесс.

Отмеченные закономерности позволяют с высокой степенью надежности выявлять обильно цветущие и, следовательно, высокоурожайные клоны сосны уже в первое пятилетие после появления женского «цветения» на плантации. Это одна из важнейших составляющих частей в их комплексной селекционной оценке.

Погодные особенности отдельных вегетационных сезонов определяют периодичность цветения и плодоношения, как на плантациях, так и в естественных насаждениях, и с этим человеку придется считаться всегда. Как отмечал Г. М. Козубов: «Репродуктивная деятельность – сложный процесс, обусловленный генетическими факторами, но в значительной мере находящийся под контролем внешней среды и включающий в себя как физиолого-биохимические, так и структурообразовательные процессы... С идентификации инициальных репродуктивных конусов, которая

зависит прежде всего от уровня методов исследований, мы говорим обычно о заложении генеративных органов...» (Козубов, 1974). По данным этого же автора у сосны примордии микростробилов можно идентифицировать в первой декаде июля года «n», а примордиев макростробилов во второй половине июля. Следовательно, подготовительные процессы протекают чуть раньше. Цветение сосны на плантациях начинается при сумме эффективных температур (выше +5 °C) 180–190° и при отсутствии погодных аномалий приходится обычно на конец мая – начало июня. В 1987 году, например, в связи с прохладной и дождливой погодой в начале вегетации развитие женских стробилов от бутонизации до смыкания семенных чешуек происходило с 27 мая по 19 июня, а массовое пыление микростробилов – 7–9 июня. В 1988–1989 годах при сухой теплой погоде эти процессы протекали с 23 мая по 2–4 июня и 28–31 мая, соответственно. Экстремальные погодные условия вносят существенные коррективы в нормальный ход репродуктивных процессов и порой приводят к массовой гибели макростробилов и ози́ми. Так, во второй половине апреля 1990 года среднесуточная температура превышала норму на 5–9 °C. В дневные часы воздух прогревался до +13...+19 °C, а накопление эффективных температур началось на 2–4 недели раньше обычного срока. В связи с этим обособление женских генеративных почек было отмечено уже в первой декаде мая, но затем вследствие резкого похолодания (до –7°) во второй–третьей декадах развитие их затормозилось. В результате, несмотря на раннее начало весны, сумма эффективных температур, необходимая для зацветания, накопилась лишь к началу июня. Массовое цветение наблюдалось в середине первой декады июня, но периодические заморозки (до –3° в воздухе и до –6° на почве) привели практически к полной гибели макростробилов. Таким образом, метеоусловия сезонного цветения «n+1» и следующего за ним сезона плодоношения «n+2» оказывают влияние на прохождение процессов цветения, развития мужского и женского гаметофитов, оплодотворения, развития зародыша и формирования эндосперма. Успешное завершение этой цепочки приводит к формированию нормально развитых шишек, содержащих полнозернистые семена. Это уже обсуждалось выше. Обилие же заложения мужских и женских генеративных почек преимущественно определяется условиями сезона «n», предшествующего цветению.

В этом смысле некоторые позиции табл. 10 с биологической точки зрения пока трудно интерпретировать. Почему-то высокие майские температуры сезона «n» отрицательно сказывались на обилии мужского «цветения». То же можно сказать и о влиянии температуры июня в год «n+1» на обилие женского «цветения». В остальных же случаях получены вполне объяснимые связи. Прохладный влажный июнь и вообще в

Таблица 10. Корреляция параметров женского и мужского «цветения» сосны с отдельными метеофакторами

Наименование метеофактора	Женское «цветение»	Мужское «цветение»
Май сезона «п» – средняя температура	–	–0,78
Май сезона «п» – максимальная температура	–	–0,68
Июнь сезона «п» – число дней с относительной влажностью не менее 80%	–0,66	–
Июнь сезона «п+1» – средняя температура	–0,67	–
Июнь сезона «п+1» – максимальная температура	–0,83	–
Август сезона «п» – дефицит упругости	0,63	–
Вегетационный сезон «п» – дефицит упругости	0,63	–0,70
Год «п» – число дней с морозом	–0,92	–
Вегетационный сезон «п» – средняя относительная влажность	–0,70	0,82

целом вегетационный сезон отрицательно сказываются на закладке макро-стробилов (–0,66–0,70). И наоборот, высокий дефицит упругости (влажности) августа и всего сезона на этот процесс положительно влияют (0,63). Нужно упомянуть, что в свое время, обнаружив корреляцию обилия плодоношения лесосеменных участков сосны с дефицитом влажности воздуха в июле и августе сезона «п» на срок 12 часов, Д. Я. Гиргидов предложил метеорологический метод прогноза урожая сосны на ПЛСУ. Рассчитанный им коэффициент корреляции равнялся 0,69 (Гиргидов, 1976). Дефицит влажности (d) есть разность между упругостью насыщенного пара при данной температуре (E) и действительной упругостью (e), определяемая по формуле $d = E - e$. Относительной влажностью (r) называется отношение упругости водяного пара, содержащегося в воздухе (e), к упругости насыщенного пара при той же температуре (E), выраженное в процентах ($r = e/E \cdot 100$). Средняя относительная влажность за сезон с обилием женского «цветения» имеет отрицательную корреляцию (–0,70). Полученные нами результаты, по сути, очень близки тем, которые в свое время получил Д. Я. Гиргидов. Выявленные связи метеопараметров, характеризующих влажность воздуха, с женским «цветением» меняют свой знак на противоположный, если говорить о мужском «цветении». За счет этого достигается эффект реверсии пола у части побегов сезона «п+1» на мутовках преимущественно в средней части кроны. Таким образом, эволюционно два репродуктивных процесса, конкурирующих за ресурсы особи, как бы разведены во времени, и их максимумы не совпадают. Д. Я. Гиргидов совершенно справедливо указал, что выявленные закономерности справедливы именно для таежной зоны северо-запада и севера Европейской части России, поскольку связаны с годичным циклом циркуляции атмосферных масс. С мая по сентябрь атлантические циклоны, следующие один за

другим, могут существенно снизить среднюю температуру и повысить влажность, как отдельных месяцев, так и вегетационного сезона в целом. Вторжения же холодного арктического воздуха, часто за этим происходящие, вызывают ощутимое похолодание и заморозки. Эти атмосферные процессы фактически определяют основные черты карельского климата. Крупные же и устойчивые средиземноморские и среднеазиатские антициклоны, благодаря которым в Карелии и на всем Европейском Севере устанавливается теплая сухая погода, особенно в августе, – явления гораздо более редкие.

В работе Д. Я. Гиргидова не приведены какие-либо регрессионные уравнения, позволяющие делать прогнозные расчеты урожая в баллах или абсолютных величинах. Просто указано, что «...приняв среднесовокупные данные дефицита влажности в июле–августе за норму, можно сравнить их с соответствующими показателями определенного года. ...Если они выше нормы, то через 2 года можно ожидать (в общем) повышенный урожай, а если ниже – то урожай будет слабым» (Гиргидов, 1976). Очевидно, однако, что всякий прогноз ценен именно своими количественными параметрами, по которым собственно и определяется его точность и надежность.

Для нашего опытного участка были рассчитаны уравнения регрессии обилия женского «цветения» по числу дней в году с морозом и средней относительной влажностью за май–август (рис. 8, 9) и мужского «цветения» также по относительной влажности за тот же период. Однако балл цветения – это лишь первая глазомерная относительная оценка обилия потенциального урожая. Необходимо еще перейти к оценке плодоношения, т. е. также глазомерно оцениваемому обилию шишек в кроне, а затем уже пытаться прогнозировать абсолютные количественные показатели будущего урожая. По данным 1987 (обильного цветения) и 1988 (урожайного) годов нами был сделан расчет коэффициентов корреляции и уравнений регрессии. Когда возраст плантации равнялся 14 годам, высота самого рослого клона была 6,3 м. Глазомерная оценка обилия женского «цветения» (далее по тексту просто цветения) клонов весной 1987 года неплохо (0,71) коррелировала с глазомерной оценкой обилия плодоношения в 1988 году (рис. 10). Балл обилия плодоношения оказался связан с реальным количеством шишек на рамете еще теснее (рис. 11).

При прогнозировании урожая логическая цепочка действий выглядит следующим образом:

- по метеопараметрам сезона « n » дается прогноз обилия цветения в текущем году;
- оценки обилия цветения корректируются на основании данных весеннего учета обилия цветения по баллам в сезон « $n+1$ »;

- на основании балльных оценок обилия цветения прогнозируются балл плодоношения, который в дальнейшем уточняется на основе данных учета в сезоне «п+2»;
- на основе балла плодоношения рассчитывается усредненное количество шишек на дереве.

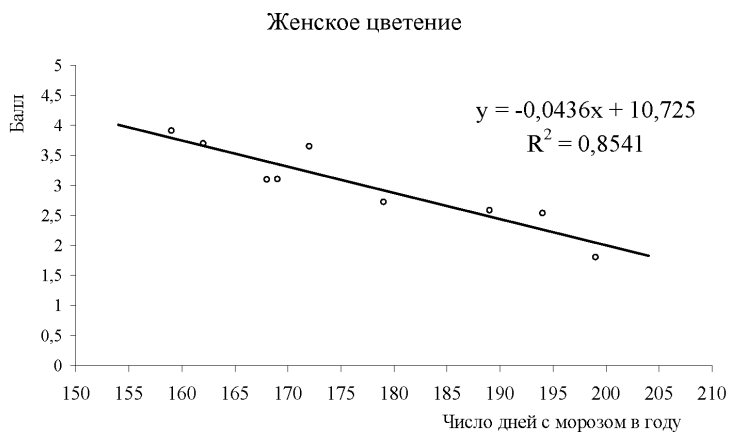


Рис. 8. Зависимость обилия макростробилов от числа морозных дней в предшествующем году

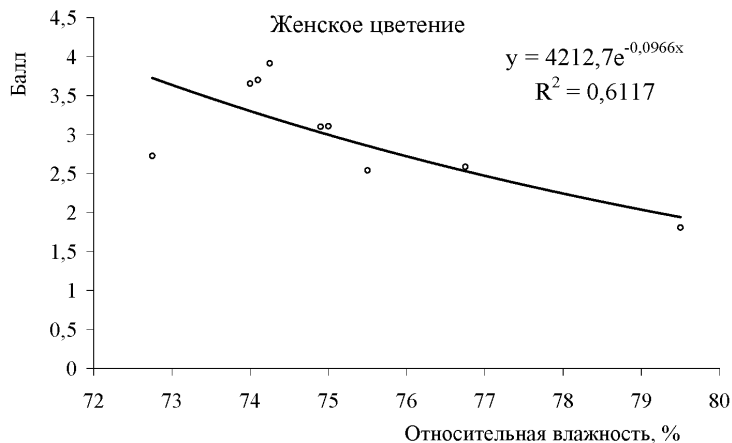


Рис. 9. Зависимость обилия макростробилов от средней относительной влажности за май–август предшествующего года

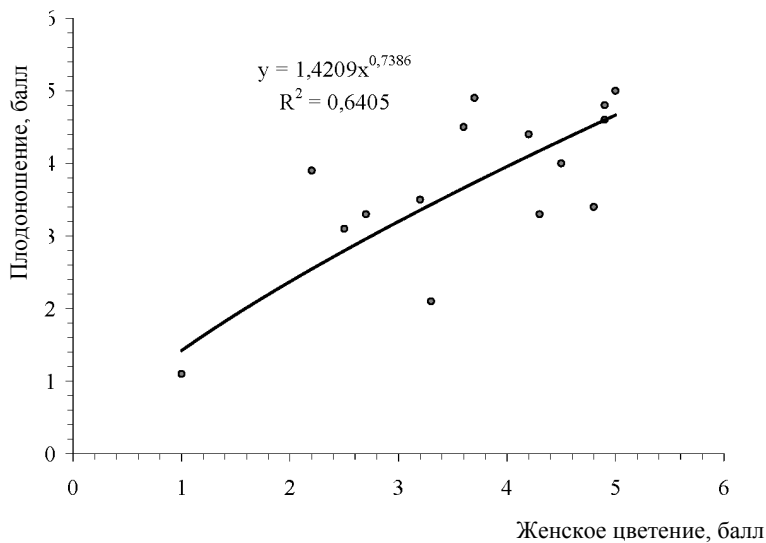


Рис. 10. Зависимость обилия плодоношения от обилия цветения

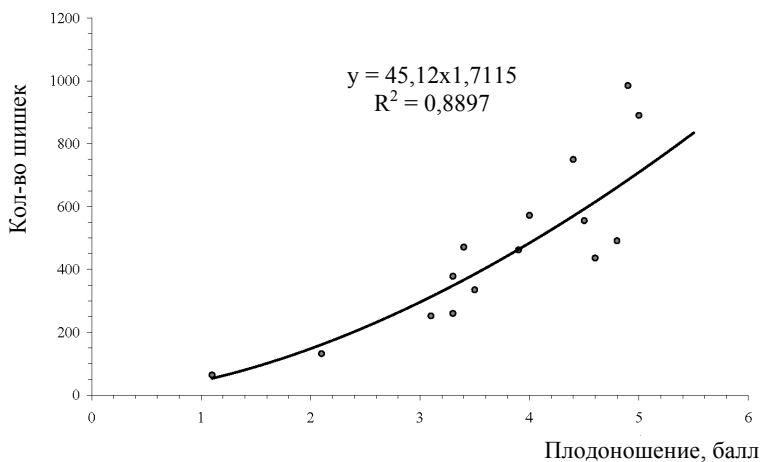


Рис. 11. Зависимость количества шишек на рамете от балла плодоношения

Для дальнейшей оценки структуры урожая требуется некоторая дополнительная информация о размерах и массе одной шишки и числе семян в ней. Это могут быть как среднемноголетние данные, так и свежие,

что предпочтительнее, данные текущего года, получаемые на основе анализа нескольких образцов (по 30–50 шт. шишек с клона). Если ставится задача оценить определенный набор клонов, то образец шишек потребует с каждого из них. Для характеристики в целом поля или участка можно составить смешанный в равных долях образец. В табл. 11 и 12 приведены данные по урожайности клонов и структуре урожая в 1988 и 1992 годах. Как следует из данных этих таблиц, популяции Олонец и Кивач оказались достаточно близки по параметрам урожайности, хотя олонечские клоны стабильно имели некоторое преимущество. В данных таблицах приведены расчетные величины урожайности по числу семян и массе семян с одного гектара при условии равного участия всех клонов, отсутствии пустых посадочных мест на поле площадью 1 га с размещением прививок 5 x 5 м. В этом случае каждый из 15 клонов представлен 29 раметами. Наш теоретически рассчитанный урожай составил 25 кг полнозернистых семян с 1 га, причем на долю четырех самых продуктивных клонов пришлось 52,6% урожая. В 1992 году урожай был несколько меньше – 19,9 кг/га, а на долю четырех самых урожайных клонов пришлось 58,9% всего урожая. Что касается фактических данных по участку № 1, то в первом семенном 1985 году фактический урожай шишек составил 670 кг/га со средним выходом семян 1,2% или 8,04 кг/га. В очередном урожайном 1988 году в возрасте 14 лет семенная продуктивность составила 18,3 кг/га, из которых 58% дали 4 самых продуктивных клона. В зависимости от клона урожай шишек изменялся от 0,4 до 9,8 кг на рамету с выходом семян 0,4–2,3%. Затем урожайность данного участка стала снижаться в результате смыкания крон и ухудшения их светового питания. Неравный вклад клонов в генофонд будущего поколения – один из серьезных недостатков клоновых плантаций 1 поколения, поскольку способен существенно снизить показатели генетического разнообразия. Своего рода селекционная оценка клонов на основе среднемноголетних данных по обилию цветения и других структурных параметров урожайности дана в табл. 13. Как следует из расчетов, если бы мы отобрали из имеющихся у нас 15 клонов 8 лучших по урожайности, т. е. примерно половину, то тем самым очень незначительно снизили среднюю высоту деревьев на участке (–4,0%), но при этом повысили бы его семенную продуктивность по числу семян почти на треть (29,1%).

Экспериментальные данные, проанализированные в настоящей главе, позволяют сделать ряд выводов и обобщений.

– Любой признак организма формируется как результат взаимодействия генотипа с факторами окружающей среды, но это соотношение не одинаково для разных признаков и свойств индивидуума.

- Выращивание клонового потомства плюсовых деревьев (многократных повторностей одного и того же набора генов – рамет) в относительно благоприятных почвенно-климатических условиях подзоны средней тайги и свободном регулярном размещении позволяет объективно оценивать роль генотипа на быстроту роста деревьев сосны обыкновенной и на формирование важнейших габитуальных признаков.
- Именно существенная доля влияния особенностей генотипа позволяет с высокой степенью достоверности отбирать клоны по скорости роста уже после пяти сезонов роста на плантации.
- Отбор плюсовых деревьев в высокопроизводительных малонарушенных сосняках дает более выровненные результаты по сравнению с отбором в интенсивно эксплуатировавшихся насаждениях.

Таблица 11. Структура урожая в 1988 году

Клоны	Число шишек	Масса 1 шишки, г	Масса шишек с 1 раметы, кг	Число полно- зер. семян в шишке	Общее число полноз. семян с 1 раметы	Масса 1 семени, мг	Общая масса семян с 1 ра- меты, г	Общий уро- жай семян с клона, г	Доля клона в урожае, %
2 Олонец	890	6,29	5,60	28,2	25098	5,37	134,8	3909	15,6
3 Олонец	985	9,95	9,80	23,7	23345	6,72	156,9	4549	18,2
4 Олонец	572	7,69	4,40	21,7	12412	5,83	72,4	2099	8,4
5 Олонец	436	8,48	3,70	21,5	9374	5,74	53,8	1560	6,2
6 Олонец	491	9,97	4,90	15	7365	6,76	49,8	1444	5,8
7 Олонец	260	8,85	2,30	26,4	6864	5,31	36,4	1057	4,2
8 Олонец	64	6,29	0,40	8,4	538	5,91	3,2	92	0,4
9 Олонец	132	7,6	1,00	14,3	1888	6,55	12,4	359	1,4
Среднее	479	8,1	4,01	19,9	10860	6,02	64,9	15068,4	
3 Кивач	252	6,34	1,60	15,1	3805	5,91	22,5	652	2,6
7 Кивач	555	8,29	4,60	25,9	14375	6,21	89,3	2589	10,4
10 Кивач	750	4,68	3,51	10,4	7800	6,25	48,8	1414	5,7
12 Кивач	378	5,55	2,10	10,8	4082	5,06	20,7	599	2,4
14 Кивач	335	8,07	2,70	27	9045	6,99	63,2	1834	7,3
15 Кивач	462	6,93	3,20	18,4	8501	5,1	43,4	1257	5,0
18 Кивач	471	8,07	3,80	18,2	8572	6,38	54,7	1586	6,3
Среднее	458	6,8	3,1	18,0	8025,7	6,0	48,9	9930,5	100,0

- Высота клона имеет слабую отрицательную корреляцию с шириной кроны и обилием цветения и плодоношения. Следовательно, отбор клонов по признаку быстроты роста не означает отрицательного автоматического отбора по признакам урожайности. Справедливо также и обратное утверждение.

Таблица 12. Структура урожая в 1992 году

Клоны	Масса шишек с 1 раметы, кг	Масса 1 шишки, г	Число шишек	Число полнозер. семян в шишке	Общее число полноз. семян с 1 раметы	Масса 1 семени, мг	Общая масса семян с 1 раметы, г	Общий урожай семян с клона, г	Доля клона
2 Олонец	5,28	6,7	788	28,6	22539	4,7	105,9	3072	15,4
3 Олонец	6,62	9,5	697	31	21602	6,1	131,8	3821	19,2
4 Олонец	2,67	6,2	431	24,6	10594	4,8	50,9	1475	7,4
5 Олонец	0,99	8,5	116	25,5	2970	5,1	15,1	439	2,2
6 Олонец	4,70	9,3	505	21	10613	5,3	56,2	1631	8,2
7 Олонец	0,67	6,1	110	18,9	2076	4,3	8,9	259	1,3
8 Олонец	0,36	5,5	65	12	785	5,3	4,2	121	0,6
9 Олонец	0,80	5,6	143	13,6	1943	5,6	10,9	316	1,6
Среднее	2,76	7,18	357	22	9140	5,15	48,0	11134	
3 Кивач	3,28	5,2	631	21,2	13372	5	66,9	1738	8,7
7 Кивач	4,38	6,8	644	27,8	17906	5,9	105,6	2747	13,8
10 Кивач	5,04	6,1	826	16,3	13468	6	80,8	2101	10,5
12 Кивач	0,55	4,5	122	17	2078	5	10,4	270	1,4
14 Кивач	0,75	7	107	22,2	2379	7,3	17,4	451	2,3
15 Кивач	0,65	6	108	16,8	1820	4,8	8,7	227	1,1
18 Кивач	2,34	7	334	26,1	8725	5,5	48,0	1248	6,3
Среднее	2,4	6,1	396,2	21,1	8535,4	5,6	48,3	8782,5	100,0

– Клоны сосны существенно различаются по интенсивности репродуктивных процессов, и влияние генотипа на интенсивность цветения и плодоношения достаточно велико. Это позволяет осуществлять раннюю диагностику клонов по прямым признакам в конце первого пятилетия после вступления рамет в репродуктивный этап развития.

– Селекционную оценку клонам следует давать по таким интегральным показателям, как число полнозернистых семян и масса полнозернистых семян с одной раметы.

– Селекционная оценка клонов на плантациях 1 поколения должна иметь комплексный характер, т. е. учитывать их габитуальные и репродуктивные параметры. Однако поскольку отбор обильно цветущих высокоурожайных клонов автоматически не означает отбор медленно-растущих, то на данном этапе приоритет следует отдать признакам урожайности.

Таблица 13. Селекционная оценка клонов по урожайности

Клон	Высота, м (27 лет)	Женское «цвете- ние», балл 1984–1992	Мужское «цвете- ние», балл 1984–1992	Число полно- зер. семян в пшicke 1979–1992	Масса 1 семени, мг 1979–1992	Плодоно- шение, балл	Число шишек на 1 рамете	Число полнозер- нистых семян	Масса семян, г	Урожай по числу семян с клона	Урожай по массе семян с клона, г
2 Олонец	990	4,5	1,2	23,5	5,2	4,3	544	12767	66,1	370249	1916
3 Олонец	1110	3,0	1,9	21,0	6,4	3,2	329	6886	44,2	199696	1283
4 Олонец	982	3,8	2,6	22,2	5,2	3,8	445	9871	51,0	286255	1479
5 Олонец	880	3,3	2,6	20,0	5,4	3,4	374	7494	40,7	217312	1180
6 Олонец	942	3,6	3,0	17,3	5,9	3,6	412	7118	41,7	206419	1208
7 Олонец	986	2,1	1,6	20,1	5,0	2,4	206	4150	20,8	120358	604
8 Олонец	1120	2,1	2,0	7,2	5,6	2,5	212	1533	8,6	44446	250
9 Олонец	1130	2,4	3,5	12,9	5,8	2,7	247	3188	18,5	92444	535
3 Кивач	1067	2,6	1,1	14,1	5,1	2,9	277	3916	20,0	113565	579
7 Кивач	1070	3,1	1,9	22,7	5,7	3,3	346	7831	44,7	227112	1295
10 Кивач	1050	3,6	2,5	12,2	6,2	3,7	419	5094	31,7	147714	920
12 Кивач	1046	3,2	1,5	11,6	6,2	3,3	355	4118	25,3	119420	734
14 Кивач	1130	2,7	3,0	20,4	6,6	2,9	283	5777	38,0	167539	1102
15 Кивач	1160	2,4	1,9	13,4	5,3	2,7	253	3405	17,9	98737	519
18 Кивач	1120	3,5	1,0	18,2	5,7	3,6	398	7249	41,2	210230	1194
Среднее	1052,2	3,1	2,1	17,1	5,7	3,2	340,0	6026,4	34,0	2621498	14799
Лучшие 50% клонов по урожайности											
2 Олонец	990	4,5	1,2	23,5	5,2	4,3	544	12767	66,1	702196	3633
4 Олонец	982	3,8	2,6	22,2	5,2	3,8	445	9871	51,0	542898	2805
5 Олонец	880	3,3	2,6	20,0	5,4	3,4	374	7494	40,7	412143	2237
6 Олонец	942	3,6	3,0	17,3	5,9	3,6	412	7118	41,7	391485	2291
7 Кивач	1070	3,1	1,9	22,7	5,7	3,3	346	7831	44,7	430730	2456
10 Кивач	1050	3,6	2,5	12,2	6,2	3,7	419	5094	31,7	280147	1745
12 Кивач	1046	3,2	1,5	11,6	6,2	3,3	355	4118	25,3	226487	1393
18 Кивач	1120	3,5	1,0	18,2	5,7	3,6	398	7249	41,2	398712	2265
Среднее	1010,0	3,6	2,0	18,4	5,7	3,6	411,6	7692,7	42,8	3384799	18825
%	-4,0	16,8	-2,5	7,8	0,0	12,6	21,1	27,6	25,8	29,1	27,2

Некоторая парадоксальность ситуации в селекционном семеноводстве сосны заключается в том, что генетически улучшенные семена с плантаций рассматриваются как первый шаг к созданию быстрорастущих искусственных насаждений. При этом высокорослые клоны на самих плантациях создают проблемы со сбором шишек. В идеале селекционеры хотели бы иметь что-то вроде низкоштамбовой семенной плантации, потомство же которой было бы быстрорастущим. В следующей главе мы рассмотрим некоторые подходы к решению этой проблемы.

Глава 4. ФОРМЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КЛОНОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА КЛОНОВЫХ ЛЕСОСЕМЕННЫХ ПЛАНТАЦИЯХ

Многолетние систематические наблюдения, как показано в главе 3, дали богатый материал для анализа, но на опытном участке был представлен ограниченный набор клонов. Поэтому в 2000–2004 годах в исследования были включены также клоны, произрастающие на полях производственной ЛСП Олонецкого лесхоза. Внутри клонových популяций С. А. Петров (1987) выделил четыре категории изменчивости количественных признаков: внутрираметную, междоветковую, внутрикловую и междоветковую (внутригрупповую или индивидуальную). Поскольку в схему нашего опыта входили клоны сосны, представляющие различные лесосеменные районы Карелии, была учтена и пятая форма изменчивости – междоветковая (междоветковая). Перечисленные формы изменчивости играют важную роль в селекции растений. В связи с этим была поставлена задача изучения основных закономерностей варьирования признаков вегетативных и генеративных органов клонов сосны обыкновенной в пределах данных форм изменчивости. Планировалось использовать полученные данные в качестве теоретической основы для разработки методики составления морфологического портрета клона, а также критериев селекционной оценки и отбора лучших клонов.

Для фенотипического анализа нами было отобрано 39 изначально хорошо отмаркированных клонových потомств, которые были сгруппированы в 8 условных «популяций», представляющих южную (Лахденпохья, Олонец, Прионежье, Кивач), среднюю (Ругозеро) и северную (Юшкозеро, Калевала, Кестеньга) Карелию и Московскую область. Чтобы репрезентативность генотипов в выборке и рамет у сравниваемых клонов и популяций были одинаковы, в каждую группу было включено по 5 клонов и 5 рамет в каждом клоне. Только популяция «Москва» имела в своем составе 4 клона. Местная популяция «Олонец» была представлена дважды (2·5 клонов) на двух участках ЛСП разного возраста. Модельные деревья отмечались масляной краской горизонтальной чертой на высоте 1,3 м с указанием номера клона и раметы. Сбор шишек проводился с южной стороны кроны. Внутрираметное варьирование признаков оценивалось у шишек, собранных в пределах каждой раметы, междоветковое – между

средними значениями признаков у рамет каждого клона; для оценки внутриклонового варьирования признаков варианты рамет каждого клона объединялись в один статистический ряд. Кроме сбора шишек, производились обмер и описание морфологических признаков отобранных деревьев.

Для характеристики разнообразия клонов на ЛСП учитывались следующие 27 показателей:

- высота, диаметр и сбежистость ствола;
- окраска и структура коры;
- диаметр, форма и архитектура кроны;
- толщина, длина ветвей и угол ветвления;
- длина, ширина, масса шишки;
- количество парастих и семенных чешуй;
- длина, ширина, толщина щитка апофиза;
- масса 1000 шт., количество полнозернистых семян в шишке;
- длина, ширина и цвет крылаток, цвет кожуры семени;
- обилие мужского и женского «цветения».

Замерялись высота раметы, диаметр на высоте груди, диаметр кроны вдоль и поперек ряда, толщина трех ветвей у их основания на высоте 2,2 м. Поскольку возраст клонов колебался от 21 до 27 лет, то для сравнительного анализа использовались величины среднего прироста соответствующих показателей. Глазомерно по категориям оценивались сбеж ствола, окраска коры, структура коры, форма кроны, архитектура кроны, длина ветвей, толщина ветвей, угол ветвления. Отдельно с каждой из 5 рамет каждого клона собирался образец здоровых, нормально развитых шишек в количестве 30 шт. с раметы. В ходе дальнейшего анализа определялись длина, ширина, воздушно-сухая масса шишек, количество семенных чешуй, количество полнозернистых семян в шишке, длина, ширина и толщина апофиза, масса 1000 шт. семян, размеры и цвет крылаток, цвет семени. На отобранных клонах проводились фенологические наблюдения, определялась интенсивность мужского и женского «цветения» и плодоношения по баллам. По регрессионным моделям для каждого клона определялись показатели урожайности и семенной продуктивности: количество шишек на дерево и количество полнозернистых семян на дерево.

Для измеренных количественных признаков рассчитывался стандартный набор показателей описательной статистики, в том числе среднее, ошибка среднего и коэффициент вариации. Оценку уровней варьирования проводили по эмпирической шкале Мамаева (1973). Внутри- и межпопуляционные различия оценивались в одно- и двухфакторных дисперсионных комплексах. При этом доля в общей дисперсии признака, обусловленная межклоновыми различиями, оценивалась как коэффициент наследуемости признака H^2 в широком смысле. Для качественных и количественных признаков применялось

числовое кодирование в номинальных и порядковых шкалах. Визуальная оценка мужского и женского «цветения» проводилась по шестибалльной шкале, предложенной Г. М. Козубовым (1974), с некоторой ее корректировкой применительно к объекту (приложение 3).

Как уже упоминалось выше, лесосеменные плантации изначально рекомендовалось закладывать в лесорастительных условиях, наиболее благоприятных для прохождения репродуктивных процессов у прививок и вызревания семян. Особенно актуальным это положение оказалось для регионов Европейского Севера, в частности Карелии, имеющей протяженность в меридиональном направлении свыше 700 км ($60^{\circ}40'$ – $66^{\circ}40'$ с. ш.). Поэтому все плантации в республике были заложены в Южнокарельском лесосеменном районе, в зоне устойчивого вызревания семян. Для клонового потомства плюсовых деревьев, произрастающего в подзоне северной тайги, это означало перенос на $2-6^{\circ}$ в южном направлении в почвенно-климатические условия, существенно более благоприятные по сравнению с исходными. Абсолютные биометрические показатели исследованных клонов приведены в приложении 4. Поскольку клоны на участках производственной ЛСП на момент исследований имели различный возраст (от 21 до 27 лет), на рисунках 12 и 13 для удобства сравнения одноименных

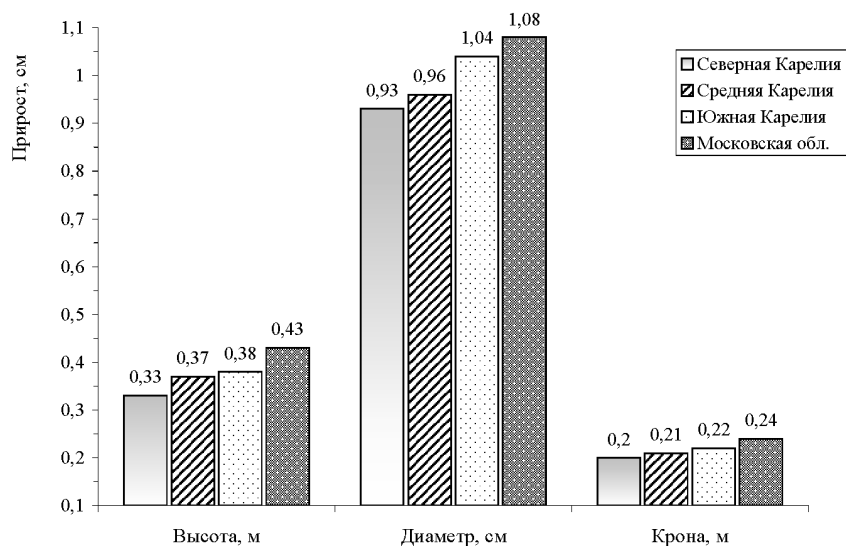


Рис. 12. Средний прирост по основным параметрам географических прививок сосны (2001 год)

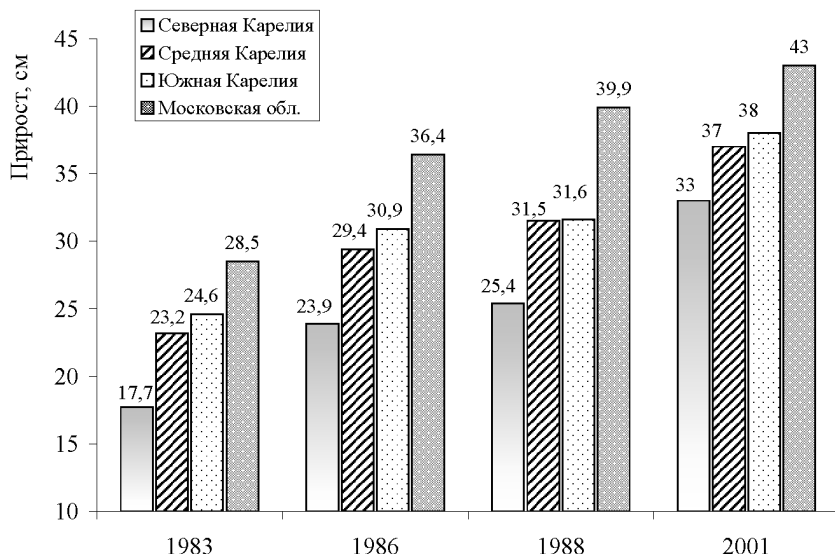


Рис. 13. Средний прирост в высоту географических прививок сосны

признаков дан средний прирост по высоте, диаметру ствола на высоте груди и кроны. Как следует из названных рисунков, наблюдается достаточно выраженная, клинальная по характеру изменчивость скорости роста у клонов различного географического происхождения. Северные клоны росли медленнее остальных, и это соотношение устойчиво сохранялось в первое 25-летие с момента посадки (рис. 13). По всей видимости, сказанное будет справедливо и в будущем.

Анализ качественных признаков показал, что по структуре и цвету коры изменчивость в данном возрасте минимальна (приложение 5). Структура коры почти у всех клонов оценивалась как пластинчатая, цвет – оранжевый или серовато-оранжевый. У большинства клонов ствол средне и сильносбежистый. Только 2 клона (27 и 28 Лахденпохья), 5% от общего числа, имели сравнительно слабосбежистые стволы. Замечено, что чем крупнее деревья, тем более сбежистым глазомерно оценивается ствол. По форме кроны преобладали клоны с яйцевидной (69% от общего количества) и широко-яйцевидной (28%) кроной. Сравнительно широкую крону обычно имеют быстрорастущие мощные деревья. Только один клон (27 Лахденпохья) из 39 имел узко-яйцевидную крону. У большинства деревьев крона оценивалась как редкая или ажурная, что вполне характерно для сосны обыкновенной. Клоны с густой кроной встречались

редко (13 и 14 Олонец). Ветви большинства клонов по длине определялись как средние и длинные, а по толщине – средние и толстые. Кроме того, при составлении морфопортретов достаточно легко выделялись клоны, для которых характерна многоствольность, т. е. тенденция к образованию двух, трех и более стволов, близких по диаметру. Четко выраженная ранняя многоствольность была отмечена только для одного клона (14 Олонец), еще 9 клонов характеризовались раздвоением ствола. На общем фоне рассматриваемых групп клонов представители популяций «Лахденпохья» и «Ругозеро» отличались сравнительной тонковетвистостью. Что касается глазомерной оценки угла ветвления, то 31% клонов имели угол ветвления 45–50°, 49% – 50–70° и 20% – 70–90°. Таким образом, клоны с острым углом ветвления, т. е. некоторой пирамидальностью кроны, находятся в меньшинстве. Из изученных потомств можно выделить клон 27 Лахденпохья, который имел сравнительно тонкие, короткие ветви, растущие под углом 45–50°, узко-яйцевидную крону средней густоты и слабосбежистый ствол. При этом по показателям роста он не являлся отстающим, равно как и по обилию мужского и женского «цветения».

Из 12 габитуальных признаков измерялись в масштабе и имели непрерывный тип варьирования только четыре (высота дерева, диаметр ствола на уровне груди, диаметр ветвей на высоте 2,2 м, диаметр кроны вдоль и поперек ряда). Остальные оценивались глазомерно по балльной системе. Дополнительно к габитуальным признакам глазомерно оценивались обилие цветения по 6-балльной шкале. Следует помнить, что глазомерная оценка качественных признаков по градациям является не абсолютной, а подсознательно выстраиваемой наблюдателем относительно того диапазона изменчивости, который наблюдается в данных условиях.

При количестве пар значений $n = 39$, $P = 0,05$ пороговое значение статистически достоверного коэффициента корреляции $r = 0,32$. В табл. 14 приведены статистически достоверные коэффициенты корреляции основных габитуальных признаков с остальными параметрами клона и его семенного потомства. Из данных таблицы следует, что в общем случае, чем выше дерево, тем больше у него диаметр, тем шире крона и тем толще и длиннее ветви. Крона таких деревьев описывается как широко-яйцевидная, ажурная, ствол – как сильносбежистый. Стоит отметить связь высоты и диаметра с обилием микростробилов ($r = 0,40; 0,51$). По женскому цветению картина противоположная – умеренная отрицательная связь ($r = -0,36...-0,49$) высоты, диаметров ствола, ветвей и кроны с обилием макростробилов и числом полнозернистых семян в шишке. В главе 3 для 15 клонов из одного лесосеменного района коэффициент корреляции высоты и диаметра ствола клона с обилием женского «цветения» составил

$r = -0,46$. Там он был статистически не достоверен. Исследования с привлечением большего числа клонов статистически подтвердили ранее выявленные закономерности, согласно которым рослые клоны не занимают лидирующих позиций по обилию женского «цветения» и числу полнозернистых семян, но в то же время имеют склонность к обильному мужскому «цветению». Связь высоты и диаметра клона с параметрами семенного потомства будет обсуждаться в главе 5.

Таблица 14. Корреляция габитуальных признаков клонов сосны

Признак	Коррелирующий признак	r
Прирост в высоту	Среднее число верхушечных почек сеянца	0,34
	Обилие женского «цветения»	-0,36
	Диаметр у корневой шейки сеянца	0,38
	Обилие мужского «цветения»	0,40
	Доля сеянцев с треххвойными брахибластами	0,46
	Прирост по диаметру ствола	0,64
	Прирост по диаметру кроны	0,66
	Длина ветвей	0,39
Прирост ствола по диаметру	Обилие женского «цветения»	-0,40
	Число полнозернистых семян в шишке	-0,44
	Прирост ветвей по диаметру	0,49
	Обилие мужского «цветения»	0,51
	Толщина ветвей	0,69
Прирост ветвей по диаметру	Прирост по диаметру кроны	0,70
	Прирост кроны по диаметру	0,39
	Число полнозернистых семян в шишке	-0,43
	Форма кроны	0,45
	Обилие женского «цветения»	-0,49
	Толщина ветвей	0,57
	Длина ветвей	0,63
	Обилие мужского «цветения»	0,32
Прирост кроны по диаметру	Диаметр у корневой шейки сеянца	0,33
	Длина ветвей	0,42
	Обилие женского «цветения»	-0,45
	Толщина ветвей	0,54
	Форма кроны	0,56
Сбег ствола	Обилие женского «цветения»	-0,35
	Архитектоника кроны	0,35
	Длина ветвей	0,40
Форма кроны	Форма кроны	0,52
	Обилие женского «цветения»	-0,38
Длина ветвей	Толщина ветвей	0,54
	Длина ветвей	0,63
Толщина ветвей	Толщина ветвей	0,56
Толщина ветвей	Обилие мужского «цветения»	0,38
	Число полнозернистых семян в шишке	-0,35

Обращает на себя внимание средняя величина корреляционных связей. Это свидетельствует в пользу того, что изученные параметры не жестко привязаны друг к другу и соответственно в такой клоновой популяции селекционер имеет потенциальную возможность отобрать клоны с выгодным для него сочетанием параметров вегетативного роста и семенной продуктивности. Весьма ценным было бы, например, обнаружить среди клоновых потомств быстрорастущие узкокonnéнные формы с тонкими ветвями и хорошим плодоношением. На лесосеменных плантациях были бы удобны в работе клоны среднерослые, обильно плодоносящие, с компактной кроной. При этом желательно, чтобы их семенное потомство в культурах медленнорастущим не являлось.

На популяционном уровне (табл. 15) четко просматривается, что группа северных клонов является самой медленнорастущей с наименьшим диаметром кроны, при этом балл ее женского «цветения» выше среднего. Очень перспективной выглядит популяция «Лихденпохья», клоны которой, как уже говорилось выше, имеют сравнительно стройный слабосбежистый ствол, яйцевидную крону средней густоты, с ветвями средней длины и толщины, растущими под острым углом, и в то же время по обилию мужского и женского «цветения» она также выше среднего по опыту.

Таблица 15. Параметры вегетативной сферы по формам изменчивости

Популяции	Широта происх., град. с.ш.	Сумма эффект. температур, +5°	Прирост в высоту, м	Прирост по диа- метру, см	Прирост по диа- метру кроны, м	Прирост по диа- метру ветвей, см	Обилие «цветения», балл	
							Макро- строб.	Микро- строб.
Север	64	1450	0,33	0,93	0,20	3,1	2,7	2,4
Ругозеро	63	1550	0,37	0,96	0,21	2,6	2,3	2,0
Кивач	61,7	1850	0,41	1,00	0,23	2,6	2,2	3,0
Прионежье	61,6	1850	0,36	1,06	0,21	3,0	2,4	3,1
Олонец (1)	61	1850	0,39	0,95	0,22	2,6	2,4	3,3
Олонец (2)	61	1850	0,39	1,08	0,24	2,6	2,8	3,5
Лихденпохья	61,2	1900	0,39	0,99	0,22	2,3	3,0	2,8
Москва	55	2700	0,44	1,08	0,24	2,9	2,0	2,8
Общее среднее			0,39	1,01	0,22	2,7	2,5	2,9
Показатель силы влияния (η^2) в дисперсионном комплексе								
Групп клонов			0,52	0,13	0,09	0,25	0,28	0,26
Клонов			0,47	0,49	0,45	0,43	0,72	0,74
Коэффициент вариации по формам изменчивости (C_v , %)								
Внутриклоновая			2,6	3,7	5,0	5,4	64	9,9
Межклоновая			6,3	8,6	11,5	11,9	17,2	25,0
Межпопуляционная			8,1	5,6	6,6	9,1	13,0	17,1

При количестве пар $n = 8$ и $P = 0,05$ статистически достоверный коэффициент корреляции равен 0,69. Выявлена сильная отрицательная корреляция между шириной происхождения клона и тремя основными биометрическими параметрами – ростом в высоту ($r = -0,85$), диаметром ствола ($-0,66$) и диаметром кроны ($r = -0,73$). Точно такая же обратная закономерность определена в отношении суммы эффективных температур. Для обилия женского «цветения» получены коэффициенты корреляции 0,49 и $-0,48$, но они в данном случае не достоверны. Для того чтобы отвергнуть нулевую гипотезу, не хватает объема выборки. Однако если сравнить крайние позиции – популяции «Север» и «Москва», то общая тенденция очевидна. Южные клоны имеют более слабое женское и более интенсивное мужское «цветение».

По формам изменчивости необходимо отметить, что в целом наблюдается нормальное (обычное) соотношение уровней изменчивости: наименьший – внутриклоновый; затем следует – межпопуляционный; основная часть разнообразия приходится на межклоновый уровень (табл. 15). Средний прирост в высоту оказался единственным из изученных показателей, где показатель влияния популяций в дисперсионном комплексе (0,52) выше доли влияния клонов (0,47). Соответственно и межпопуляционный коэффициент вариации (8,1%) выше межклонового (6,3%). Это свидетельствует о значительности межгрупповых различий, которые не должны быть упущены в селекционной работе. Параметры вегетативного роста находятся под существенным генотипическим контролем (0,43–0,49), следовательно, в выровненных условиях с высокой степенью надежности могут быть выделены быстро- и медленнорастущие клоны с различной густотой и шириной кроны и т. д. Однако уровень этого контроля существенно ниже, чем в генеративной сфере. Указанные величины вычислялись отдельно в дисперсионных комплексах для 5 клонов каждой популяции и затем усреднялись.

В приложении 6 приведены данные по параметрам генеративных органов (шишек и семян) в разрезе клонов и их групп (популяций). Как следует из таблицы данного приложения, у изученных клонов основные размерно-весовые параметры шишек имели следующие характеристики: средняя воздушно-сухая масса – 5,9 г (lim 3,8–9,2); длина – 42,4 мм (lim 34,8–50,7); ширина – 22,2 мм (lim 19,4–24,9). Отсюда можно рассчитать усредненную форму, равную 1,91, т. е. отношение длины к ширине составляет приблизительно 1 : 2. Таким образом, в каждой популяции можно выделить клоны с крупными шишками (массой ≥ 6 г). Таких клонов насчитывается 17 шт. – 43,6% от общего числа. С мелкими шишками (масса ≤ 5 г) имеем всего 8 клонов (20,5%). В группе «Север» таких нет

вообще. В принципе, с эволюционной точки зрения мелкошишечные формы популяции не выгодны. Мелкие шишки, как правило, плохо раскрываются и вклад таких особей в общий репродуктивный потенциал популяции незначителен.

Вес шишки варьирует на порядок выше, чем отдельно взятые длина и ширина (коэффициент вариации на межклоновом уровне) (табл. 16). Длина и ширина щитка апофиза в целом варьируют на уровне соответствующих параметров шишки, при этом изменчивость толщины апофиза на порядок выше. Это в свою очередь обеспечивает соответствующее разнообразие по такому качественному признаку, как форма апофиза. Формы *reflexa* (крючковатой) не было определено ни для одного клона. Форму *plana* (плоскую) имели 16 клонов (41%), форму *gibba* (выпуклую) – 23 клона (59%). Таким образом, выпуклая форма является наиболее типичной. В одной шишке в среднем насчитывалось 15 полнозернистых семян ($\text{lim } 5\text{--}27$) с массой одного семени, равной 6,31 мг ($\text{lim } 4,97\text{--}8,56$). Доли цветосеменных рас распределились следующим образом: серых – 5 (13%); черных – 26 (67%); пестрых – 5 (13%); коричневых – 3 (7%). Семена черного цвета у сосны явно преобладают.

На индивидуальном уровне могут быть выделены клоны с мелкими и крупными шишками, с различным числом полнозернистых семян в них, с тяжелыми (крупными) и легкими (мелкими) семенами. При этом коэффициент вариации описанных выше признаков неодинаков. Длина и ширина шишки, длина и ширина апофиза, количество семенных чешуй варьируют на низком уровне (табл. 16). Варьирование толщины апофиза, веса шишки и количества полнозернистых семян в ней на порядок выше (средний уровень). Размерно-весовые параметры шишки тесно взаимосвязаны (табл. 17). В общем случае, чем больше длина шишки, тем больше ее масса, ширина, длина крылаток, длина и ширина апофиза. Длина шишки, ее ширина и масса слабо, но достоверно коррелируют с количеством полнозернистых семян ($r = 0,31\text{--}0,38$) и массой 1000 шт. семян ($r = 0,41$). Последние же два параметра между собой практически не связаны ($r = -0,24$). Уместно вспомнить, что в главе 3 уже обсуждался вопрос о том, что развитие шишки зависит от успешности процессов опыления, оплодотворения и вызревания семян. Перечисленные коэффициенты корреляции это подтверждают. На межгрупповом уровне обращают на себя внимание крупные размеры шишек северных клонов (табл. 16). То же можно сказать и о размерах щитка апофиза. В отношении толщины и формы апофиза имеем обратную закономерность. У северных клонов он самый плоский.

Таблица 16. Параметры генеративной сферы по формам изменчивости

Группы клонов	Широта происх. с. ш.	Сумма эффект. темп. +5 °С	Кол-во осадков, мм	Кол-во полн. сем./шиш.	Кол-во шиш. на дереве	Кол-во полн. сем./дер.	Длина шишки, мм	Ширина шишки, мм	Масса шиш., г	Кол-во семенных чешуй, шт.	Длина апофиза, мм	Ширина апофиза, мм	Толщина апофиза, мм
Север	64	1450	150	15	293	4145	45,4	22,7	6,9	57	8,3	8,3	2,3
Ругозеро	63	1550	197	17	236	4111	41,3	21,7	5,7	58	8,2	7,9	2,5
Кивач	61,7	1850	212	18	225	4200	42,4	22,2	5,7	55	7,4	7,2	2,4
Прионеж.	61,6	1850	200	11	245	2619	42,7	21,3	5,9	54	8,1	7,6	2,5
Олонец (1)	61	1850	200	16	257	4347	41,6	22	5,5	56	7,9	7,5	2,3
Олонец (2)	61	1850	200	16	298	4884	43,2	22,5	6,1	57	8,1	7,6	2,6
Ладзепнох.	61,2	1900	200	18	326	5850	40,5	22,4	5,9	60	7,7	7,4	2,4
Москва	55	2700	150	10	200	2164	42,4	23	5,8	56	7,9	7,7	2,5
Общее среднее				15	260	4040	42,4	22,2	5,9	57	8,0	7,7	2,4
Показатель силы влияния (η^2) в дисперсионном комплексе													
Групп клонов				0,28	0,29	0,32	0,14	0,11	0,14	0,07	0,15	0,27	0,03
Клонов				0,72	0,71	0,68	0,86	0,89	0,86	0,93	0,85	0,73	0,97
Коэффициент вариации по формам изменчивости (Cv, %)													
Внутрираметная				–	–	–	8,6	7,7	20,5	9,9	9,5	8,3	15,9
Межраметная				–	–	–	3,5	3	8,2	–	–	–	–
Внутриклоновая				9,2	8	13,4	9,3	8,2	21,9	9,9	9,5	8,3	15,9
Межклоновая				35,3	23	63,5	12,4	10,6	20,1	11,2	8,7	7,1	23,4
Межгрупповая				20,2	16,3	29,1	3,5	2,4	7,2	3,2	3,8	4,3	3,8

Таблица 17. Корреляция параметров шишек и семян*

Показатели	Обилие «цветения» 2003 г.		Масса шишки, г	Длина шишки, мм	Ширина шишки, мм	Кол-во полнозер. семян, шт.
	Мужское	Женское				
Обилие «цветения» микростр.	1	—	—	—	—	—
Обилие «цветения» макростр.	–0,06	1	—	—	—	—
Воздушно-сухая масса шишки, г	–0,01	–0,21	1	—	—	—
Длина шишки, мм	–0,17	–0,15	0,81	1	—	—
Ширина шишки, мм	–0,08	–0,09	0,80	0,57	1	—
Кол-во семенных чешуй, шт.	–0,12	0,00	0,47	0,40	0,54	—
Длина апофиза, мм	–0,11	–0,19	0,53	0,53	0,28	—
Ширина апофиза, мм	0,14	–0,09	0,32	0,15	0,46	—
Форма апофиза, мм	0,14	0,00	0,03	–0,20	0,32	—
Кол-во полнозернистых семян, шт.	–0,24	0,22	0,36	0,31	0,38	1
Масса 1 тысячи семян, г	–0,09	–0,26	0,28	0,41	0,23	–0,24
Длина крылаток, мм	0,02	–0,40	0,62	0,69	0,46	–0,16
Ширина крылаток, мм	0,18	–0,36	0,21	0,22	0,27	–0,05
Цвет крылаток, мм	–0,05	0,04	0,09	0,09	0,08	0,49

* Примечание. n = 39; P = 0,05; $r_{\text{крит.}}$ = 0,32.

По количеству полнозернистых семян и массе 1000 шт. выделяется группа клонов «Москва», где количество полнозернистых семян наименьшее, а масса наибольшая (приложение 5). На межпопуляционном уровне не прослеживается корреляции между широтой происхождения клона, суммой эффективных температур и размерно-весовыми параметрами шишки. Как было показано выше, по габитуальным признакам ситуация была другая. Можно сделать вывод, что при перенесении черенков плюсовых деревьев с севера Карелии в ее южную часть феноритм роста клонов сохраняется. Северные клоны растут медленнее местных и имеют более узкую крону. По параметрам репродуктивной сферы ситуация диаметрально противоположная. Северные клоны не уступают местным олонекским клонам по обилию цветения и плодоношения, имеют крупные тяжелые шишки и семена. В то же время, по многочисленным литературным данным, хорошо известно, что в северной подзоне тайги в естественных насаждениях сосны шишки и семена мелкие. В отношении их размеров и массы наблюдается клиальная изменчивость по градиенту широты.

Просмотр коэффициентов вариации по формам изменчивости показывает, что в целом наблюдается обычное для хвойных видов соотношение этих величин: межрамная изменчивость – наименьшая; внутрирамная – на уровне внутриклоновой; межклоновая – больше чем внутриклоновая и больше чем межпопуляционная. Иными словами – основная доля внутри-

видового разнообразия приходится на внутривидовой уровень. Наблюдается сравнительно высокая межклоновая изменчивость по толщине апофиза, массе шишки и количеству полнозернистых семян (табл. 16). Все параметры строго контролируются генотипом. При этом доля влияния клонов (генотипа) для параметров генеративной сферы в 1,5 раза выше, чем для габитуальных признаков.

На клоновых ЛСП как главных объектах постоянной лесосеменной базы центральным вопросом всегда будет селекция на семенную продуктивность. Именно ее показатели определяют экономическую эффективность плантаций. Очевидно, что урожай шишек по массе, объему и даже количеству лишь косвенно отражает семенную продуктивность клона или плантации. Самым точным показателем в этом аспекте все-таки следует считать общее количество полнозернистых семян, заготовленных с рамы (клона) или единицы площади плантации. Это интегральный показатель, зависящий практически в равной степени от двух переменных: количества шишек на раме и количества полнозернистых семян в шишке. Количество шишек естественно связано с обилием женского (главным образом) «цветения» и собственно плодоношения. Разработанные на основе многолетних наблюдений за популяцией Олонец (1) регрессионные модели, которые обсуждались в главе 3, позволяют переходить от оценок обилия женского «цветения» в баллах к показателям обилия плодоношения и, в конце концов, к количеству шишек на раме. Данные по семенной продуктивности клонов, приведенные в приложении 5 и табл. 16, рассчитаны на их основе.

Как уже упоминалось выше, показатели вегетативного роста имеют умеренную отрицательную корреляцию с обилием женского «цветения». Мощные деревья с толстыми ветвями первого порядка, ажурной раскидистой кроной не являются рекордсменами по семенной продуктивности. При селекции в этом направлении возможен отбор среднерослых, обильно цветущих клонов с нетолстыми сучьями и средней по ширине кроной. Это удобно для ведения семенного хозяйства, так как высокие деревья создают дополнительные проблемы со сбором шишек. Размерно-весовые параметры шишек имеют слабую положительную корреляцию с количеством полнозернистых семян и массой 1000 шт. Очень важным моментом является то, что нет корреляции между обилием цветения (плодоношения), с одной стороны, и размерами шишки, количеством полнозернистых семян в ней и массой семени, с другой. Все указанные признаки наследуются независимо друг от друга. Поэтому необходимо в первую очередь ориентироваться на такой интегральный показатель как оценка клона по числу полнозернистых семян на раму. Возможен и целесообразен отбор на популяционном уровне. Данные табл. 16 свидетельствуют,

что семенная продуктивность популяции «Москва» заметно ниже, чем у остальных. Выделяется группа «Лахденпохья», которая на 17% превосходит Олонец (2) и в 2,5 раза группу «Москва». По всей видимости, в ближайшей перспективе самый рациональный подход заключается в концентрации на вновь создаваемых полях лесосеменных плантаций в Южнокарельском семенном районе лучших северных (из Северокарельского лесосеменного подрайона) и местных (из того же семенного района) клонов из лучших популяций. Значительные межклоновые различия маскируют межгрупповую составляющую, хотя в ряде случаев она проявляется. Чем больше клонов будет входить в состав анализируемых групп, тем объективней будет оценка межгрупповых различий.

Основная тяжесть отбора на семенную продуктивность, несомненно, приходится на внутрипопуляционный уровень. Высокий уровень коэффициента вариации параметра «количество полнозернистых семян на дерево», равный 63,5%, на индивидуальном уровне свидетельствует о значительном потенциале селекции (табл. 16). Обильно цветущий и плодоносящий клон с повышенным количеством крупных полнозернистых семян в шишке представляет собой уникальный генотип, подлежащий отбору и размножению вегетативным путем. Практически в пределах каждой из изученных популяций можно отобрать такие хорошо плодоносящие клоны, которые будут превосходить слабоплодоносящие в разы, и за счет этого существенно поднять семенную продуктивность ЛСП. Например, если отобрать из обследованных 39 клонов 10 лучших (26%), т. е. приблизительно четверть, то можно увеличить среднюю продуктивность с 4150 до 6502 шт. полнозернистых семян на дерево. Это означает увеличение семенной продуктивности на 57%, т. е. более чем в 1,5 раза. По массе имеем увеличение урожая с 8,9 до 13,9 кг (56%). Для создания 50-клоновой плантации второго порядка необходимо было бы обследовать и дать селекционную оценку не менее чем 200 клонам на ЛСП первого порядка и в клоновых архивах.

На лесосеменных плантациях существует специфическая проблема «засоренности». Это означает, что даже при наличии точной схемы и бирок на всех деревьях некоторые раметы в силу различных обстоятельств отнесены к данному клону ошибочно. Описанные в данной главе закономерности, касающиеся доли влияния генотипа на наблюдаемое разнообразие признаков габитуса, а также шишек и семян, соотношение величин коэффициентов вариации одного и того же признака на уровне различных форм изменчивости теоретически обосновывают возможность создавать достаточно полные и точные морфопортреты клонов. Используя их, во многих случаях можно решать вопрос о принадлежности спорной раметы к тому или иному клону.

Глава 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И БИОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Как было отмечено во введении, производство посевного или посадочного материала с наследственно обусловленным быстрым ростом, устойчивого к вредителям и болезням и т. п. для целей искусственного лесовосстановления, и есть главная цель лесного селекционного семеноводства. Отбор элиты или, другими словами, генетическая оценка плюсовых деревьев, а точнее их клонов, которые являются источником данного материала, должна осуществляться по специальной методике в испытательных культурах в течение сравнительно длительного периода. Поскольку в лесной селекции и семеноводстве преодоление фактора времени было и остается насущной задачей, то соответственно всегда существовала потребность в разработке и совершенствовании методов так называемой ранней диагностики. Под ранней диагностикой наследственных свойств понимается научно обоснованное прогнозирование будущих параметров взрослой особи на основе ранее выявленных для данного вида статистически достоверных корреляций морфо-биологических признаков семян и сеянцев с ростом этих же растений в последующие годы (Попов, Файзулин, 2001). Как показано в главах 3 и 4, нами были составлены подробные морфологические портреты 39 клонов сосны различного географического происхождения. Затем предпринималась попытка провести оценку полусибовых семей вышеупомянутых хорошо изученных клонов, используя ряд методик, например, разработанный СевНИИЛХ (Попов, Жариков, 1973, 1977) метод, основанный на таком раннедиагностическом признаке как число семядолей. Данный метод основан на закономерностях расщепления потомства отдельных деревьев и популяций сосны по числу семядолей у всходов (семян) и роста этого потомства в течение первых 10 лет жизни растений. Как отмечают авторы, интенсивность роста деревьев сосны возрастает от 4- к 8-семядольной линии, при этом лучшей энергией роста обладают деревья 6–8-семядольных линий. В 20–29-летнем возрасте они превосходят деревья 4–5-семядольных линий по объему ствола на 12–38%. В пединституте Южно-Сахалинска были разработаны схемы селекции сосны и ели по признаку количества семядолей для выращивания

устойчивых и продуктивных насаждений с заданными параметрами качества (Ковалев и др., 1992). Этот же признак учитывался у семян сосны Банкса при изучении ее ландшафтной генетической структуры в Мексике (Saenz-Rijero, Guries, 2002). Перспективность признака семядолности для ранней диагностики энергии роста семян сосны разного географического происхождения подчеркивалась в публикации Е. Г. Орленко, З. С. Поджаровой (1980). В то же время в ряде работ высказывалось мнение, что однолетние всходы сосны с повышенным количеством семядолей не имеют преимуществ в росте в сравнении с остальными (Статкус, 1985). Исследованиями, проведенными Паалем в Эстонии, было показано, что число семядолей неприменимо при идентификации клонов сосны. У ели этот признак также не имел раннедиагностического значения (Пааль, 1989). По данным исследований, проведенных в Австрии, число семядолей у всходов ели не может служить определяющим признаком для установления генотипа клонов или насаждений (Pelecanos, 1988).

В нашем эксперименте изучались одно- и двухлетние семена сосны, выращенные в условиях контролируемой среды (в теплице) по ранее разработанной технологии (Мордась, 1983). Опытные посевы были произведены весной 2002 года. Как уже описывалось в главе 4, 39 клоновых потомств были сгруппированы в 8 условных «популяций», представляющих разные лесосеменные районы Карелии, а также Московскую область, где, как известно, находится физико-географический оптимум сосны обыкновенной. Всего было заложено 40 вариантов площадью по 2 м² каждый. Контролем служил образец семян общего сбора с ЛСП Олонецкого лесоза.

В однолетних посевах определяли грунтовую всхожесть семян, как отношение числа высеянных семян к числу появившихся всходов в 10-кратной повторности. Количество семядолей подсчитывалось у 30–50 всходов в каждом варианте. В конце второго вегетационного периода из каждого варианта были отобраны образцы семян в количестве 100 шт. для последующего анализа. В лабораторных условиях определяли следующие количественные и качественные признаки:

- высоту надземной части;
- диаметр у корневой шейки;
- количество верхушечных почек;
- количество боковых побегов;
- длину максимально бокового побега;
- длину хвои;
- наличие треххвойных брахибластов;
- абсолютно сухую массу хвои;
- абсолютно сухую массу стволиков.

Полученные данные обрабатывались общепринятыми методами математической статистики с определением основных характеристик изменчивости количественных признаков, а также дисперсионным и корреляционным анализами.

Опыт показал, что полусибовое потомство клонов различного происхождения по числу семядолей различалось незначительно (табл. 18). Судя по среднегрупповым данным, все они имели потенциальную возможность быстрого роста, так как суммарная доля 6–8-семядольных линий в подавляющем большинстве групп превышала 80%. Однако встречались клоны, в потомстве которых эта доля составляла 90% и более при коэффициенте вариации ниже среднего по группе. Этот момент, в принципе, может быть использован в качестве одного из дополнительных критериев при селекционно-генетической оценке плюсовых деревьев или их клонов. Следует также отметить и тот факт, что количество наиболее перспективных 7–8-семядольных особей среди всех полусибовых потомств не превышало 30%, а основная масса всходов (около 60%) относилась к 6-семядольной линии (рис. 14).

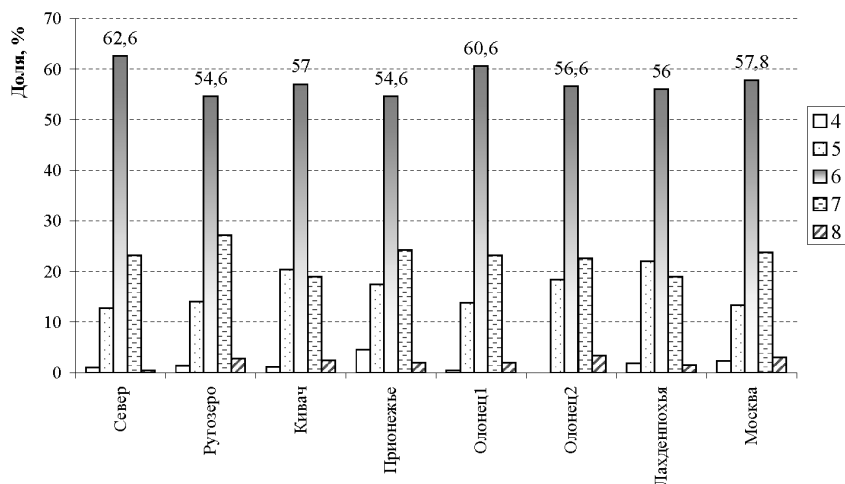


Рис. 14. Распределение сеянцев (%) по количеству семядолей в популяциях

Низкий уровень коэффициента вариации данного признака свидетельствует о том, что он достаточно консервативен и как видовой признак жестко генетически контролируется. В нашем случае из 39 вариантов только 6, у которых среднее число семядолей было 6,4 и более, имели с контролем статистически достоверную разность. Здесь и далее по тексту статистическая достоверность дана по уровню значимости $P = 0,05$. Среднее

число семядолей полусибовых потомств никак не было связано с ранжированием материнских клонов по высоте. При сравнении на уровне популяций (групп) ни одна из них не имела достоверной разности с контролем. Важно и то, что среднегрупповые величины по числу семядолей также никак не отражали ранжирование этих групп клонов по скорости роста, установленного на основе длительных наблюдений. На основании многолетних данных известно, что по отношению ко всем карельским московские клоны являются более быстрорастущими, а по числу семядолей они ничем не выделяются. То же самое справедливо и в отношении клонов группы «Север», хотя они растут медленнее всех. Полусибовое потомство клонов популяции «Ругозеро» в испытательных культурах существенно уступает потомству клонов популяции «Олонец 1» по росту в высоту, а по среднему числу семядолей между ними разницы не было. В целом просматривается явная выравненность многих изученных показателей у полусибового потомства, что, по всей видимости, является результатом перекрестного опыления в пределах ЛСП.

Таблица 18. Изменчивость числа семядолей и всхожести семян в потомствах клонов сосны различного происхождения (сбор шишек – 2001 г., посев – 2002 г.)

Шифр клона	Масса 1000 шт. семян, г	Средняя грунт. всхо- жесть, %	Число семядолей, шт.			Суммарная доля 6,7,8-се- мядольных растений, %
			$\bar{X} \pm m_x^*$	P, %	Cv, %	
Контроль	5,90	51,6	5,93±0,11	1,8	9,8	87
Северокарельский лесосеменной подрайон (64°30'–66°40' с. ш.)						
674Юшкозеро	6,52	43,2	6,10±0,10	1,64	9,0	90
676Юшкозеро	5,38	68,9	6,12±0,11	1,79	12,6	78
669Калевала	6,35	46,3	5,97±0,10	1,70	9,3	83
216Кестеньга	7,37	51,4	6,23±0,11	1,83	10,0	90
217Кестеньга	6,83	49,0	6,17±0,13	2,07	11,3	90
Север	6,49	51,9	6,12±0,05	0,83	10,8	86
Центральнокарельский лесосеменной подрайон (63°00'–64°30' с. ш.)						
1Ругозеро	6,60	25,3	6,60±0,40	2,1	11,7	93
3Ругозеро	5,37	59,6	6,23±0,10	1,7	9,1	97
7Ругозеро	6,02	51,8	6,17±0,14	2,3	12,4	80
20Ругозеро	6,05	31,8	6,13±0,12	2	11,1	83
22Ругозеро	5,52	54,2	5,67±0,12	2,1	11,7	70
Ругозеро	5,91	45,3	6,16±0,06	1,0	12,1	85
Южнокарельский лесосеменной район (63°00'–60°40' с. ш.)						
7Кивач	6,91	57,8	6,15±0,10	1,6	11,7	72
10Кивач	6,52	35,4	6,08±0,10	1,6	11,0	84
14Кивач	7,08	64,0	6,62±0,11	1,6	11,4	98
15Кивач	4,97	61,0	5,82±0,09	1,5	10,8	70
18Кивач	5,93	72,8	5,70±0,09	1,6	11,3	68
Кивач	6,28	58,2	6,01±0,05	0,8	12,5	78

Продолжение табл. 18

Шифр клона	Масса 1000 шт. семян, г	Средняя грунт. всхо- жесть, %	Число семядолей, шт.			Суммарная доля 6,7,8-се- мядольных растений, %
			$\bar{X} \pm m_x^*$	P, %	Cv, %	
644Прионежье	7,79	44,3	6,58±0,08	1,2	8,2	100
649Прионежье	6,86	51,8	6,03±0,12	2,0	11,1	83
582Петрозаводск	6,40	67,0	6,00±0,11	1,8	12,6	78
584Петрозаводск	5,69	47,9	5,93±0,18	3,0	16,5	73
132Шуйско- Виданский	6,27	60,0	5,87±0,12	2,1	11,6	70
Прионежье	6,60	55,0	6,13±0,06	0,9	12,5	81
2Олонец	5,89	69,6	6,02±0,10	1,6	11,2	79
3Олонец	7,72	66,3	6,46±0,10	1,5	10,9	94
5Олонец	5,89	56,6	6,14±0,12	1,9	13,3	82
8Олонец	5,56	37,6	6,10±0,08	1,3	9,5	88
9Олонец	6,25	22,4	5,90±0,08	1,3	6,9	86
Олонец (1)	6,26	51,5	6,15±0,05	0,7	11,2	86
10Олонец	6,42	52,2	6,20±0,10	1,6	8,9	93
12Олонец	5,22	59,0	5,80±0,11	1,9	10,2	73
13Олонец	6,86	55,2	5,97±0,14	2,3	12,8	73
14Олонец	7,63	50,0	6,73±0,14	2,0	11,0	97
17Олонец	5,06	42,0	5,90±0,10	1,7	9,3	80
Олонец (2)	6,24	51,7	6,12±0,06	1,0	11,7	82
27Ладенпохья	5,93	32,4	5,93±0,13	2,1	11,7	73
28Ладенпохья	5,38	51,8	5,70±0,14	2,4	13,2	64
36Ладенпохья	5,65	55,8	6,23±0,11	1,8	9,6	90
45Ладенпохья	5,88	32,0	5,80±0,14	2,4	13,1	67
51Ладенпохья	5,02	65,6	6,10±0,13	2,1	11,7	87
Ладенпохья	5,57	47,5	5,93±0,06	1,0	12,1	76
Центральный (Московский) лесосеменной район						
1Москва	7,26	46,8	6,08±0,10	1,6	11,3	86
2Москва	7,54	35,5	6,00±0,11	1,8	10,0	83
3Москва	8,56	54,6	6,45±0,13	2,1	11,3	93
4Москва	5,96	58,8	5,80±0,16	2,7	14,9	76
Москва	7,33	51,3	6,09±0,06	1,0	12,1	85

Примечание. $\bar{X} \pm m_x$ – среднее и его ошибка, P, % – точность определения среднего, Cv, % – коэффициент вариации.

Исходя из данных табл. 19, уровни изменчивости двухлетних сеянцев сосны по высоте и диаметру во всех вариантах оцениваются как повышенные ($C = 21 - 30\%$), а по длине хвои в большинстве случаев как средние ($C = 13 - 20\%$).

Из 39 испытанных потомств – 19, из 8 популяций – 5 (со средней высотой 15,0 см и более), т. е. примерно половина статистически достоверно превосходили контроль по высоте. В число десяти самых быстрорастущих потомств вошли представители всех изучаемых популяций кроме «Ругозеро». Полусибовое потомство разных лет репродукции большинства клонов (табл. 19) неоднократно высевалось в теплице Олонецкого лесхоза.

Таблица 19. Изменчивость биометрических показателей двухлетних тепличных сеянцев сосны, выращенных из семян разного происхождения

Вариант	Густота, шт. / м ²	Высота, см		Диаметр, мм		Длина хвои в подпочечной зоне, см	
		$\bar{X} \pm m_x$	Cv, %	$\bar{X} \pm m_x$	Cv, %	$\bar{X} \pm m_x$	Cv, %
Контроль	516	13,8±0,5	34,3	2,29±0,09	38,73	9,5±0,2	26,1
Северокарельский лесосеменной подрайон (64 °30'–66 °40' с. ш.)							
674Юшкозеро	432	15,7±0,4	26,6	2,2±0,07	29,6	9,4±0,2	16,8
676Юшкозеро	686	19,0±0,4	22,0	2,5±0,07	29,7	9,3±0,2	19,0
669Калевала	463	13,6±0,3	24,7	2,0±0,06	29,6	9,9±0,2	20,2
216Кестеньга	520	14,1±0,4	23,8	2,0±0,06	28,2	9,2±0,2	19,0
217Кестеньга	490	14,1±0,3	22,7	2,1±0,05	22,4	8,7±0,2	19,8
Север	518	15,3±0,4	24,0	2,2±0,06	27,1	9,3±0,2	18,9
Центральнокарельский лесосеменной подрайон (63 °00'–64 °30' с. ш.)							
1Ругозеро	550	14,2±0,4	27,5	2,1±0,07	32,3	9,6±0,2	21,5
3Ругозеро	596	14,5±0,4	26,3	2,4±0,07	30,4	9,5±0,2	20,0
7Ругозеро	518	14,4±0,4	25,7	2,3±0,07	29,2	10,1±0,2	18,5
20Ругозеро	560	14,1±0,4	28,0	2,2±0,07	30,0	9,7±0,2	22,0
22Ругозеро	542	13,9±0,4	29,0	2,1±0,08	36,4	9,6±0,3	25,4
Ругозеро	553	14,3±0,4	27,0	2,2±0,07	31,97	9,7±0,2	21,3
Южнокарельский лесосеменной район (63 °00'–60 °40' с. ш.)							
7Кивач	578	14,8±0,4	30,1	2,31±0,07	30,2	10,1±0,2	15,9
10Кивач	534	15,3±0,5	28,6	2,56±0,09	35,0	9,9±0,2	18,4
14Кивач	640	15,6±0,4	27,0	2,18±0,07	34,1	8,5±0,2	24,1
15Кивач	610	14,9±0,4	25,9	2,06±0,05	23,0	9,2±0,2	18,2
18Кивач	726	16,0±0,3	19,1	2,31±0,06	23,9	9,3±0,2	18,9
Кивач	618	15,3±0,4	26,1	2,30±0,07	29,2	9,4±0,2	19,1
644Прионежье	565	14,0±0,3	23,1	2,2±0,05	27,1	10,0±0,2	18,0
649Прионежье	518	15,0±0,4	26,2	2,3±0,06	28,4	10,0±0,2	21,4
582Петрозаводск	670	13,1±0,2	17,3	2,0±0,05	25,3	10,5±0,2	15,5
584Петрозаводск	476	15,2±0,4	24,0	2,3±0,06	25,0	8,4±0,2	19,4
132Шуйско-Виданский	600	13,7±0,3	22,8	2,1±0,06	27,4	9,9±0,1	13,8
Прионежье	566	14,3±0,3	22,6	2,2±0,06	26,5	9,7±0,2	17,5
2Олонец	696	15,0±0,4	24,3	2,2±0,06	27,71	10,0±0,2	17,4
3Олонец	663	15,5±0,4	27,5	2,5±0,07	29,63	10,7±0,2	19,9
5Олонец	586	16,6±0,4	24,5	2,4±0,07	27,51	9,3±0,2	21,9
8Олонец	376	17,1±0,5	29,2	2,9±0,08	26,42	8,7±0,2	21,3
9Олонец	579	16,3±0,5	26,5	2,4±0,07	27,8	9,6±0,2	21,0
Олонец (1)	580	16,0±0,4	26,4	2,50±0,07	27,82	9,7±0,2	20,1
10Олонец	582	12,8±0,3	25,6	2,2±0,06	26,4	9,1±0,2	18,2
12Олонец	567	13,2±0,3	26,2	2,2±0,07	27,3	9,4±0,2	19,5
13Олонец	523	11,3±0,3	24,7	2,0±0,07	25,9	10,4±0,2	20,8
14Олонец	621	15,6±0,4	28,9	2,3±0,07	24,9	8,7±0,2	21,0
17Олонец	650	13,2±0,3	28,5	2,2±0,08	28,9	9,4±0,2	21,2
Олонец (2)	587	13,2±0,3	26,8	2,2±0,07	26,7	9,4±0,2	20,1
27Ладенпохья	324	14,9±0,4	23,6	2,25±0,07	28,5	9,3±0,2	16,2
28Ладенпохья	516	14,6±0,4	27,3	2,23±0,07	32,87	10,4±0,2	20,1
36Ладенпохья	558	14,1±0,3	22,6	2,20±0,05	24,74	10,7±0,2	19,9
45Ладенпохья	320	15,5±0,4	25,8	2,62±0,06	22,37	9,0±0,2	17,5

Вариант	Густота, шт. / м ²	Высота, см		Диаметр, мм		Длина хвои в подпочечной зоне, см	
		$\bar{X} \pm m_x$	Cv, %	$\bar{X} \pm m_x$	Cv, %	$\bar{X} \pm m_x$	Cv, %
51 Лахденпохья	656	20,4±0,5	23,3	2,48±0,07	28,32	9,6±0,2	19,9
Лахденпохья	475	15,9±0,4	24,5	2,36±0,07	27,36	9,8±0,2	18,7
Южнокар. р-он		15,4±0,2	28,7	2,33±0,03	31,2	9,6±0,1	23,1
Центральный (Московский) лесосеменной район							
1 Москва	576	19,0±0,5	26,5	2,5±0,07	31,0	9,4±0,2	20,0
2 Москва	560	19,1±0,7	32,0	2,6±0,08	30,0	9,5±0,2	19,8
3 Москва	546	20,0±0,5	25,3	2,5±0,07	29,36	9,9±0,2	19,5
24 Москва	588	18,2±0,6	32,3	2,6±0,08	31,29	9,1±0,2	20,1
Москва	568	19,1±0,6	28,8	2,6±0,08	30,32	9,5±0,2	19,8

Посев 2002 года в целом подтвердил ранее отмеченные закономерности. Потомство московских клонов всегда было самым высокорослым. Потомство ругозерской популяции и на этапе питомника, и в испытательных культурах статистически существенно уступало популяциям Южнокарельского семенного района. Замечено, что у полусибирского потомства северных клонов не проявляется закономерность сравнительно медленного роста северных экотипов при перемещении их к югу, столь характерная для вегетативного потомства. Никакой связи между количеством семядолей и биометрическими показателями двухлетних сеянцев сосны не было выявлено. Отмечена только средней тесноты корреляция ($r = 0,60$) среднего числа семядолей с массой 1000 шт. семян. Таким образом, раннедиагностическое значение числа семядолей на данном экспериментальном материале не подтверждается.

Повышенный уровень изменчивости по высоте и диаметру предполагает возможность разделения сеянцев на фракции по крупности и одновременно по биомассе, так как линейные параметры (высота, диаметр) тесно коррелируют с биомассой надземной части (табл. 20).

Таблица 20. Биомасса надземной части двухлетних тепличных сеянцев сосны в абсолютно сухом состоянии в зависимости от исходной высоты

Класс высоты, см	Масса 100 сеянцев, %			H, см	D, мм	D ² H, см	Доля класса, %
	Хвоя	Ствол	Отношение хвоя/ствол				
4–7	67,8	32,2	2,1/1	6,3	1,3	0,12	1,90
7–10	68,4	31,6	2,2/1	9,3	1,6	0,24	11,80
10–13	67,3	32,7	2,1/1	12,1	1,9	0,47	22,07
13–16	68,7	31,3	2,2/1	15,0	2,3	0,82	28,34
16–19	64	36	1,8/1	17,8	2,6	1,28	17,98
19–22	60,6	39,4	1,5/1	20,6	2,9	1,85	12,59
22–25	60,0	40,0	1,5/1	23,9	3,4	2,79	3,30
25–28	60,6	39,4	1,5/1	26,8	3,5	3,40	1,44
28–31	60,4	39,6	1,5/1	30,0	3,7	4,25	0,39
31–34	57,6	42,4	1,4/1	33,4	4,1	5,84	0,16
34–37	54,2	45,8	1,2/1	35,0	3,6	4,54	0,03

Важнейшими показателями, характеризующими степень развития сеянцев, являются их высота, диаметр у корневой шейки и биомасса. Весьма эффективным для отбора деревьев-лидеров Е. Л. Маслаков (1997) считает производный показатель D^2H (диаметр в квадрате, умноженный на высоту). Чем мельче сеянцы, тем большую часть их биомассы составляет ассимилирующий орган – хвоя (табл. 3). В изменении этого показателя по классам высоты в нашем примере просматриваются качественные скачки, позволяющие разделить растения на три группы: I – сеянцы высотой 4–16 см; II – 16–31 см; III – 31–37 см. С этой группировкой хорошо увязываются такие параметры, как диаметр и D^2H . Отбраковка группы I оставила бы в нашем распоряжении около 36% наиболее гармонично развитых сеянцев. Такая дифференциация двухлетних сеянцев по биометрическим показателям в загущенных посевах естественно является некоторым итогом конкурентных отношений на грядке, где распределение важнейших экологических факторов (влаги и питательных веществ) не идеально равномерно. Однако есть все основания предположить, что основной вклад в результат этого внутривидового соревнования делается наследственностью. Поэтому, как отмечал Е. Л. Маслаков (1997), сортировка сеянцев перед посадкой на лесокультурную площадь по категориям крупности может быть одним из эффективных методов ранней диагностики посадочного материала по скорости роста. Справедливости ради надо отметить, что размеры вклада генотипа в наблюдаемое фенотипическое разнообразие на клонowych ЛСП с использованием статистических процедур не представляет собой сложности, во всех иных случаях возникают серьезные проблемы.

Среди других признаков, характеризующих качество посадочного материала, учитывались длина главного корня, количество верхушечных почек и боковых побегов, длина максимального бокового побега, наличие треххвойных брахибластов (табл. 21). Данные о длине главного корня характеризовали, главным образом, глубину копки сеянцев, которая для всех вариантов была примерно одинаковой – около 18 см. Усредненные показатели количества верхушечных почек колебались в узких пределах – от 2,7 до 3,5 шт. Среди рассматриваемых групп заметно выделялись потомства популяций «Лахденпохья», «Москва» и «Олонек 1» как по среднему количеству почек, так и по количеству сеянцев с шестью и семью почками. Это создает им после пересадки преимущество по числу ветвей в первой мутовке и охвоенности. Количество сеянцев с боковыми побегами и их размеры в целом характеризуют степень развития вегетативных органов сеянцев до посадки в школьное отделение или на лесокультурную площадь. Этому показателю всегда придавалось существенное значение в качестве предпосылки хорошей приживаемости и сохранности культур. Здесь следует выделить потомство клонов 676 Юшкозеро,

3 и 7 Ругозеро, 10 и 18 Кивач, 649 Прионежье, 5, 8 и 14 Олонец, 27 и 45 Лахденпохья, 3 и 24 Москва, как имеющее долю сеянцев с боковыми побегами, равную 50% и выше. Только в их потомстве встречались сеянцы с пятью–восемью побегами. Дополнительно к методу ранней диагностики по числу семядолей, при оценке потомства плюсовых деревьев был использован признак треххвойности. Он также считается признаком ранней диагностики для отбора семенных деревьев на продуктивность потомства. Полагают, что деревья с устойчивым признаком треххвойности растут быстрее остальных (Попов, Файзулин, 2001).

Таблица 21. Биометрические показатели двухлетних тепличных сеянцев сосны, выращенных из семян разного происхождения

Клон	Высота, см	Диаметр, мм	Длина главного корня, см	Кол-во верхушечных почек, шт.	Кол-во боковых побегов, шт.	Средняя максимальная длина бок. побега, см	Длина хвоя в подпочечной зоне, см	Доля сеянцев с треххвойными пучками, %
Контроль	13,8	2,29	19,1	2,9	0,9	6,1	9,5	9,0
Северокарельский лесосеменной подрайон (64 °30'–66 °40')								
674Юшкозеро	15,7	2,2	16,4	2,9	0,3	5,6	9,4	1
676Юшкозеро	19,0	2,5	18,8	3,1	1,7	4,5	9,3	6
669Калевала	13,9	2,0	19,3	2,8	0,2	5,6	9,9	4
216Кестеньга	14,0	2,0	18,0	2,7	0,4	5,7	9,2	2
217Кестеньга	14,1	2,1	18,6	2,7	0,6	5,9	8,7	1
Север	15,7	2,2	18,3	2,8	0,6	5,5	9,3	3,0
Центральнокарельский лесосеменной подрайон (63 °00'–64 °30')								
1Ругозеро	14,3	2,3	17,5	3,0	1,2	4,8	9,7	4
3Ругозеро	14,5	2,41	18,2	3,2	1,7	4,1	9,5	3
7Ругозеро	14,4	2,33	17,0	3,0	1,0	5,4	10,1	9
20Ругозеро	14,2	2,3	17,0	3,0	1,2	4,8	9,7	4
22Ругозеро	13,9	2,08	16,9	2,9	1,0	4,9	9,6	1
Ругозеро	14,3	2,3	17,4	3,0	1,2	4,8	9,7	4,3
Южнокарельский лесосеменной район (63 °00'–60 °40')								
7Кивач	14,8	2,31	17,2	3,0	0,6	5,7	10,1	7
10Кивач	15,3	2,56	18,4	3,0	1,0	7,2	9,9	2
14Кивач	15,6	2,18	17,3	2,6	0,5	6,7	8,5	3
15Кивач	14,9	2,16	18,3	2,8	0,5	6,2	9,2	13
18Кивач	16,0	2,31	18,7	3,2	1,4	3,4	9,3	6
Кивач	15,3	2,3	18,0	2,9	0,8	5,8	9,4	6,2
644Прионежье	14,0	2,2	18,0	2,8	0,5	5,2	9,7	6
649Прионежье	15,0	2,3	18,5	2,9	1,2	4,5	10,0	7
582Петрозаводск	13,1	2,0	18,5	2,6	0,4	5,4	10,5	8
584Петрозаводск	15,2	2,3	18,6	3,0	0,3	5,2	8,4	5
132Шуйско-Виданский	13,7	2,1	16,2	2,9	0,2	5,6	9,9	2

Продолжение табл. 21

Прионежье	14,3	2,2	17,9	2,8	0,5	5,2	9,7	5,5
2Олонец	15,0	2,2	19,4	3,0	1,0	3,1	10,0	10
3Олонец	15,4	2,5	17,7	3,0	0,4	4,8	10,7	10
5Олонец	16,6	2,4	16,9	2,8	1,9	3,9	9,3	8
8Олонец	17,1	2,9	17,8	3,4	2,3	5,1	8,7	18
9Олонец	16,0	2,5	18,2	3,0	1,5	4,3	9,8	12
Олонец (1)	16,0	2,5	18,0	3,0	1,4	4,2	9,7	11,5
10Олонец	12,8	2,2	19,3	2,8	0,4	5,4	9,1	1
12Олонец	13,1	2,2	18,0	2,9	0,7	5,4	9,4	3
13Олонец	11,3	2,02	16,1	3,0	0,4	4,3	10,4	4
14Олонец	15,6	2,3	17,8	2,8	1,2	6,5	8,7	5
17Олонец	13,3	2,3	17,9	2,9	0,6	5,5	9,2	3
Олонец (2)	13,2	2,2	17,7	2,8	0,6	5,4	9,4	3,3
27Ладенпохья	14,9	2,25	18,0	3,2	1,7	4,8	9,3	5
28Ладенпохья	14,6	2,23	16,5	3,1	0,5	5,8	10,4	1
36Ладенпохья	14,1	2,20	17,4	3,4	0,4	4,8	10,7	10
45Ладенпохья	15,5	2,62	17,5	3,5	2,0	4,9	9,0	21
51Ладенпохья	20,4	2,48	18,1	3,2	0,6	8,3	9,6	1
Ладенпохья	15,9	2,4	17,5	3,3	1,0	5,7	9,8	7,6
Южнокар. р-он	14,9	2,3	17,8	3,0	0,9	5,3	9,6	7,4
Центральный (Московский) лесосеменной район								
1Москва	19,0	2,5	17,8	3,3	1,9	5,4	9,4	27
2Москва	19,1	2,6	18,0	3,4	2,0	5,5	9,5	28
3Москва	20,0	2,5	17,0	3,4	1,5	6,0	9,9	39
24Москва	18,2	2,6	18,8	3,4	2,5	5,1	9,1	17
Москва	19,1	2,6	17,9	3,4	2,0	5,5	9,5	28

В табл. 22 приводится перечень биометрических показателей и морфологических признаков, теснота связи между которыми оценивается как статистически достоверная ($r_{\text{крит.}} = 0,32$ при $n = 38$ и $P = 0,05$). Не всем перечисленным в названной таблице корреляционным коэффициентам можно легко дать рациональную биологическую трактовку. В частности, это касается слабых и умеренных по тесноте отрицательных корреляций высоты, диаметра, количества верхушечных почек и побегов сеянцев с массой и длиной шишки. Такие вещи должны быть проверены на более широком статистическом материале. Очень важной с точки зрения селекции является связь между биометрическими показателями сеянцев и долей особей с треххвойными пучками, которая была средней по тесноте ($r = 0,52 \dots 0,63$). Надо отметить, что среди трех признаков сеянцев, достоверно коррелирующих с приростом материнского клона в высоту (табл. 14), признак треххвойности имел наибольшую тесноту связи ($r = 0,46$).

В целом, оценивая результаты раннедиагностических тестов на этапе выращивания селекционного посадочного материала сосны, нужно отметить следующее.

Таблица 22. Корреляция биометрических показателей и морфологических признаков сеянцев

Признак	Коррелирующий признак	r
Высота сеянцев, см	Биомасса хвоинок+стволиков, г	1,00
	Диаметр у корневой шейки, мм	0,73
	Кол-во боковых побегов, шт.	0,58
	Наличие треххвойных пучков, %	0,52
	Кол-во верхушечных почек, шт.	0,51
	Длина шишки	-0,39
	Архитектоника кроны	0,35
	Масса шишки	-0,32
Диаметр у корневой шейки, мм	Кол-во боковых побегов, шт.	0,76
	Кол-во верхушечных почек, шт.	0,72
	Биомасса хвоинок+стволиков, г	0,72
	Длина шишки, г	-0,65
	Наличие треххвойных пучков, %	0,63
	Масса шишки	-0,47
	Средний прирост клона в высоту, см	0,38
	Прирост кроны клона по диаметру, см	0,33
Количество верхушечных почек, шт.	Количество боковых побегов, шт	0,65
	Наличие треххвойных пучков, %	0,62
	Длина шишки	-0,60
	Биомасса хвоинок+стволиков, г	0,51
	Масса шишки	-0,37
	Средний прирост клона в высоту	0,34
Количество боковых побегов, шт.	Наличие треххвойных пучков, %	0,63
	Биомасса хвоинок+стволиков, г	0,57
	Длина шишки	-0,56
	Угол ветвления клона	-0,49
	Масса шишки	-0,47
Наличие треххвойных пучков, %	Биомасса хвоинок+стволиков, г	0,52
	Средний прирост клона в высоту	0,46
	Обилие женского цветения	-0,33
Количество семядолей, шт.	Доля 6–9 семядолей, %	0,85
	Масса 1 тыс. семян, г	0,60
Доля 6–9 семядолей, %	Масса 1 тыс. семян, г	0,50

Просматривается выравнивание изучаемого потомства по среднему числу семядолей. Ни один из вариантов не отклоняется существенно от контроля. Популяции «Север» и «Москва» совершенно не отличаются по данному параметру. Наблюдается только средней тесноты ($r = 0,60$) положительная связь между массой тысячи семян и средним количеством семядолей. В литературе часто упоминается тот факт, что крупность семян положительно сказывается на размерах сеянцев и имеет некоторый эффект в первые годы роста на лесокультурной площади, но в дальнейшем, однако, различия сглаживаются. Кстати сказать, в нашем опыте значимой корреляции этого признака с размерами сеянцев выявлено не

было. Напрашивается вывод, что тест по семядолям вряд ли перспективен в селекционной работе с сосной на уровне индивидуального отбора.

Закономерность сравнительно медленного роста северных происхождений при перемещении их к югу, выявленная наблюдениями за вегетативным потомством (клонами), в их семенном потомстве (двухлетние сеянцы) не подтверждается. Тем не менее, если рассмотреть крайние варианты, то сеянцы московских клонов были самыми высокорослыми и имели наибольший процент особей с признаком треххвойности. У популяции «Север» этот параметр находился в минимуме.

Весьма примечателен тот факт, что выявлена достоверная положительная корреляция (0,52–0,63) между основными биометрическими показателями варианта, прямо характеризующими размеры и степень развития сеянцев с долей особей с треххвойными пучками. Также важна положительная связь между долями таких особей в потомстве и скоростью роста материнского клона ($r = 0,46$). Несомненно, что данный раннедиагностический признак заслуживает дальнейшей всесторонней проверки на более широком материале.

Глава 6. МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ КЛОНОВ СОСНЫ

Испытание плюсовых деревьев и их клонов по семенному потомству является ключевым этапом системы плюсовой селекции. Именно по результатам этой оценки должна осуществляться закладка лесосеменных плантаций повышенной генетической ценности. Согласно «Указаниям по лесному семеноводству в Российской Федерации» (2000) возраст предварительного отбора в испытательных культурах должен быть не менее 20 лет. В селекционных программах по сосне обыкновенной в Финляндии и Швеции этот показатель равен 8–15 годам. Понятно, что это значительные сроки, тем более что речь идет именно о предварительной оценке. Не удивительно, когда предпринимаются попытки экспериментально обосновать возможность сокращения срока оценки до 10 и менее лет (Федорков, 2005). Однако здесь существует множество серьезных проблем. Во-первых, испытание семенного потомства самих плюсовых деревьев, растущих в природе (*in situ*), и их клонов, произрастающих на ЛСП (*ex situ*) – не есть равнозначные мероприятия. Состав опылителей и ряд других факторов в этих случаях будут сильно различаться, и это естественно повлияет на генетическую и генотипическую структуру семенного потомства. Получается, что если стоит задача дать оценку именно клонам, то необходимо сначала вырастить их до возраста устойчивого плодоношения, а это около 10 лет, собрать шишки, получить всхожие семена, и уже только затем приступить к закладке испытательных культур. Во-вторых, быстрый рост в первые годы после посадки еще не гарантирует хороших показателей сохранности и устойчивости на более длительную перспективу. Чем жестче условия внешней среды, тем актуальнее этот момент. Если сами плантации и производство посадочного материала сосредоточены в основном на юге Карелии, а культуры планируются к созданию в северной ее части, то возникает вопрос – каковы гарантии того, что со временем не возникнут проблемы с общей устойчивостью к вредителям, болезням и неблагоприятным абиотическим факторам? В-третьих, в регионе может вообще не оказаться испытательных культур, которые полностью отвечали бы всем ныне существующим методическим требованиям по их закладке (количество повторностей и т. д.).

Проводить длительные испытания семенного потомства множества клонов, безусловно, необходимо. Однако сегодня в Карелии налицо явный дефицит такого рода информации, с одной стороны, а с другой, на плантациях 1-го порядка уже представлены сотни клонов плюсовых деревьев, отобранных по фенотипу. По нашему глубокому убеждению, новые плантации, возможно, не 2-го, а так называемого 1,5-го порядка, или отдельные поля на уже существующих объектах следует создавать путем перепрививки клонов, отобранных с использованием комплексной методики селекционно-генетической оценки. В этом случае приоритет в оценке клона следует отдавать признакам семенной продуктивности, но с обязательным учетом параметров вегетативного роста, габитуальных и морфологических особенностей как самого клона, так и его семенного потомства. Как было показано в главе 5, под семенным потомством в данном случае подразумеваются двухлетние тепличные сеянцы, выращиваемые специально для целей оценки.

Методика селекционно-генетической оценки клонов, которой посвящена данная глава, базируется на закономерностях, изложенных в главах 3–5. Суть содержания этих глав можно подытожить следующим образом.

Статистическим анализом на основе многолетних данных показана высокая доля влияния генотипа клона на основные параметры вегетативного роста и репродуктивной сферы. За счет этого, возможно, сравнительно рано давать прогнозные оценки изучаемым клонам в отношении их будущего роста и плодоношения. Уверенно ранжировать клоны по скорости роста можно уже после пяти вегетационных сезонов с момента посадки, а по обилию женского цветения на основании учетных данных за первое пятилетие с момента появления макростробилов.

Выявлены высокая доля влияния погодных условий на динамику мужского и женского цветения и другие показатели структуры урожая. Это позволяет разрабатывать новые и совершенствовать уже существующие метеорологические методы прогноза урожая.

При перенесении черенков плюсовых деревьев с севера Карелии в ее южную часть северные клоны растут медленнее местных и имеют более узкую крону. Только за счет выращивания северных клонов в 25-летнем возрасте средняя высота плантации может быть уменьшена примерно на 17,0%. По параметрам репродуктивной сферы клоны из северной подзоны тайги не уступают местным, обильно цветут, плодоносят, имеют крупные шишки и семена.

Отмечена слабая и умеренная отрицательная корреляция показателей вегетативного роста клона с обилием женского «цветения» и обратная по

знаку связь с обилием мужского «цветения». Не выявлены корреляции между обилием женского «цветения» и плодоношения, с одной стороны, и размерами шишки, количеством полнозернистых семян в ней и массой семени, с другой. Все перечисленные признаки наследуются независимо друг от друга. Это заставляет при селекционной оценке ориентироваться на интегральные показатели семенной продуктивности клона, каким может служить среднее число полнозернистых семян на рамету.

Ряд признаков двухлетних тепличных сеянцев (полусибового потомства), такие, как диаметр у корневой шейки, число верхушечных почек и доля особей с треххвойными пучками, имеют достоверную положительную корреляцию со средним приростом клона в высоту и между собой. Это позволяет использовать их в комплексной селекционной оценке клонов.

На плантациях первого порядка наблюдается значительное разнообразие клонов по параметрам вегетативного роста и генеративной сферы, что вкупе со всем вышесказанным создает большие возможности для селекции.

В селекционной работе огромное значение имеет также характер распределения признака в популяции, где осуществляется отбор. Большинство признаков живых организмов на популяционном уровне распределяются по нормальному закону. Если методами биометрии показано, что эмпирическое распределение признаков, по которым осуществляется отбор, близко к нормальному, то математические законы данного распределения становятся мощным инструментом прогнозных расчетов.

В табл. 23 и рисунках 15, 16 приведены оценочные параметры распределения ряда признаков для 39 клонов сосны, подробно описанных в главе 4.

Таблица 23. Оценка нормальности распределения ряда признаков клонов сосны

Показатель	$\bar{X}$	σ	As	m_{As}	Ex	m_{ex}	t_{As}	t_{Ex}	λ
Прирост в высоту, см	0,38	0,04	-0,953	0,378	1,0192	0,74	-2,52	1,38	0,32
Женское «цветение», балл	2,5	0,56	-0,451	0,378	0,0554	0,74	-1,19	0,07	0,66
Число шишек на дереве	264,0	72,37	-0,284	0,378	-0,1394	0,74	-0,75	-0,19	0,27
Число полнозернистых семян в шишке, шт.	15,4	5,43	-0,145	0,378	-0,1008	0,74	-0,38	-0,14	0,29
Число полнозернистых семян на дереве, шт.	4150,3	1909,71	0,150	0,378	-0,1623	0,74	0,40	-0,22	0,31

Примечание. $\bar{X}$ – среднее арифметическое; σ – среднее квадратическое отклонение; As – показатель асимметрии, m_{As} – его ошибка; Ex – показатель эксцесса, m_{ex} – его ошибка; t_{As} , t_{Ex} – оценки асимметрии и эксцесса ($As/m_{As} \leq 3$); λ – критерий Колмогорова-Смирнова (1,36–1,63–1,95).

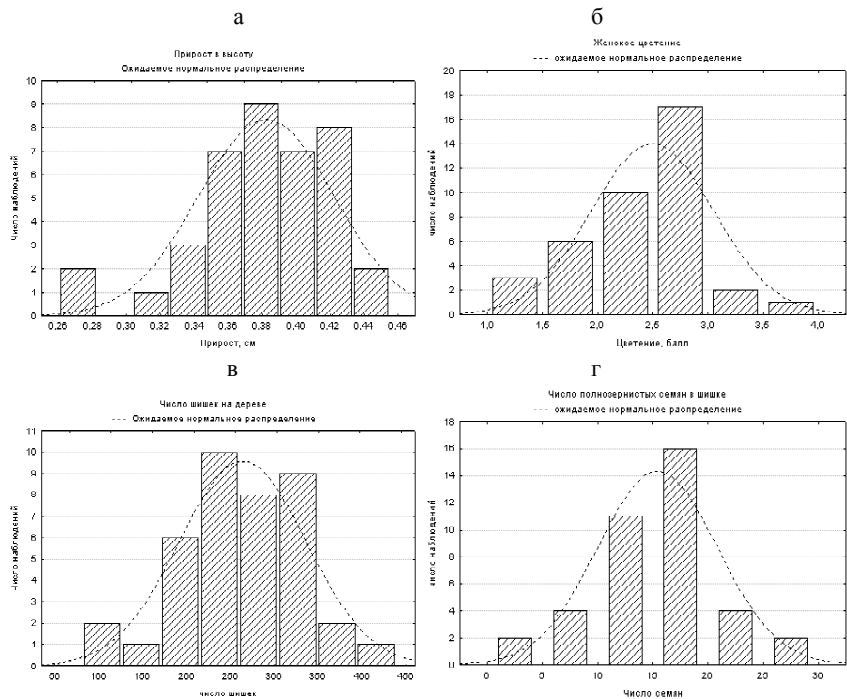


Рис. 15. Гистограммы распределения изучаемых признаков

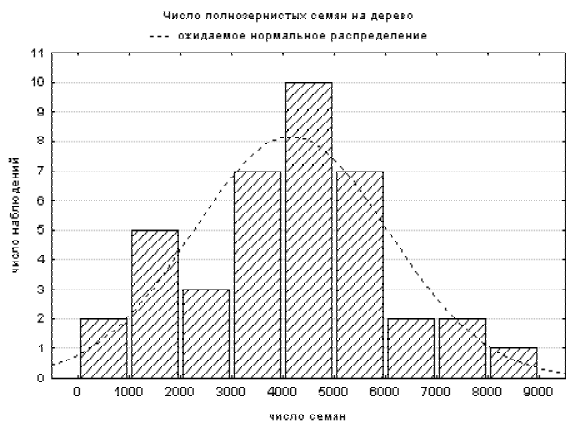


Рис. 16. Гистограмма распределения признака «число полнозернистых семян на дереве»

Данные табл. 23 и рисунков 15, 16 позволяют сделать вывод о том, что, несмотря на наличие небольшой асимметрии, эмпирическое распределение названных признаков является частным случаем нормального. Поэтому можно воспользоваться закономерностями последнего в форме трех функций нормированного отклонения. Первая функция уже была нами использована для расчета теоретических частот при проверке эмпирических рядов распределений на нормальность. Использование второй и третьей функции продемонстрируем на следующем примере. Как показано в табл. 23, набор из 39 клонов имеет в среднем $\bar{X} = 4150$ шт. полнозернистых семян на рамету и $\sigma = 1910$. Предположим, решено отобрать для дальнейшего размножения клоны, дающие 5000 и более семян на рамету, т. е. нами устанавливается стандарт отбора, который больше среднего на $5000 - 4150 = 850$ шт., или на $850 : 1910 = 0,445$ сигмы. Это нормированное отклонение стандарта. При $x = 0,445$ табличное значение второй функции (доли особей, у которых значение признака больше средней, но не больше стандарта) составляет $\varphi(x) = 0,174$. Всего имеем 0,5 (50%) клонов с числом семян больше среднего, из них 17,4% не соответствуют стандарту, а $50 - 17,4 = 32,6\%$ удовлетворяют нашим требованиям. Таким образом, интенсивность нашего отбора составляет примерно 1/3 лучших по семенной продуктивности клонов. Третья функция нормированного отклонения демонстрирует, на сколько сигм от общей средней отстоит средняя отсекаемой части.

$$F(x) = \frac{f(x)}{0.5 \pm \varphi(x)} = \frac{0.361}{0.5 - 0.174} = 1.1074 \quad (0.1)$$

где $f(x) = 0,361$ – первая функция; $\varphi(x) = 0,174$ – вторая функция.

Искомая средняя для лучшей селектируемой части составит $\bar{X}_q = \bar{X}_0 + F(x) \cdot \sigma = 4150 + 1,1074 \cdot 1910 = 6265$ шт. полнозернистых семян на рамету.

Таким образом, в соответствии с заданной интенсивностью отбора мы должны были бы отобрать 32,6% клонов или 12,7 шт. Реально в нашем списке клонов с числом семян на рамету, равным 5000 шт. и более, оказалось 12 шт. Эффект нашего отбора показан в табл. 24.

Жирным шрифтом в табл. 24 выделены отобранные клоны и приведены средние по совокупностям. Очевидно, что величины приростов в высоту и по диаметру изменились в меньшую сторону незначительно, а по остальным параметрам произошло увеличение. Существенно (на 50–51%) выросли показатели урожайности. Фактическое среднее число полнозернистых семян на рамету отклонилось от расчетного на 0,14%. Если

Таблица 24. Прогнозируемый эффект отбора лучших по семенной продуктивности клонов

Клон	Вегетативный рост		Семенная продуктивность						Доля сеянцев с 3-хв. пуч.
	высота прир., м	диаметр прир., см	2003 мак-ростр.	2004 плодон.	кол-во шишек	кол-во полн. сем. в шишке	кол-во полн. сем./де-рево	масса полн. сем./де-рево	
2Олонец	0,37	0,81	3,2	3,4	358	19,3	6894	40,6	10
3Олонец	0,41	1,04	2,2	2,5	223	19,2	4273	33,0	10
5Олонец	0,33	0,75	2,6	2,9	275	18,0	4950	29,2	8
8Олонец	0,41	0,98	2,6	2,9	275	12,8	3534	19,6	18
9Олонец	0,42	1,16	2	2,4	198	12,1	2398	15,0	12
7Кивач	0,40	0,98	2,2	2,5	223	18,2	4061	28,1	7
10Кивач	0,39	1,02	1,8	2,2	173	11,2	1943	12,7	2
14Кивач	0,42	0,91	2	2,4	198	26,7	5281	37,4	3
15Кивач	0,43	1,14	2	2,4	198	17,1	3389	16,8	13
18Кивач	0,41	0,97	3	3,2	330	19,5	6440	38,2	6
1Москва	0,42	1,12	1,2	1,6	104	5,9	612	4,4	27
2Москва	0,44	1,16	2	2,4	198	4,8	949	7,2	28
3Москва	0,44	0,94	2,4	2,7	249	23,1	5751	49,2	39
24Москва	0,43	1,11	2,4	2,7	249	7,8	1942	11,6	17
27Лахденп.	0,39	0,93	3	3,2	330	12,8	4225	25,1	5
28Лахденп.	0,39	1,07	2,4	2,7	249	13	3236	17,4	1
36Лахденпox.	0,37	0,92	3	3,2	330	26,5	8747	49,4	10
45Лахденпox.	0,40	1,08	2,8	3,0	303	16,7	5052	29,7	21
51Лахденпox.	0,40	0,98	3,6	3,7	416	18,6	7731	38,8	1
10Олонец	0,41	1,00	3	3,2	330	21,5	7097	45,6	1
12Олонец	0,38	1,03	2,8	3,0	303	12,7	3842	20,1	3
13Олонец	0,37	1,15	3	3,2	330	15,1	4984	34,2	4
14Олонец	0,38	1,15	2,4	2,7	249	19,8	4929	37,6	5
17Олонец	0,43	1,10	3	3,2	330	12,8	4225	21,4	3
644Прион.	0,37	1,16	2,8	3,0	303	3,5	1059	8,2	6
649Прион.	0,37	1,04	2,6	2,9	275	10,6	2920	20,0	7
582Петр.	0,37	1,02	2	2,4	198	17,8	3519	22,5	8
584Петр.	0,34	1,03	2,2	2,5	223	9	2007	11,4	5
132Ш.-В.	0,37	1,03	2,2	2,5	223	16	3568	22,4	2
1Ругозеро	0,41	1,01	1,5	1,9	137	9,4	1292	8,5	4
3Ругозеро	0,32	0,95	2,2	2,5	223	18,5	4126	22,2	3
7Ругозеро	0,35	0,86	2,4	2,7	249	22,1	5502	33,1	9
20Ругозеро	0,37	0,92	2,7	3,0	289	20,2	5836	35,3	4
22Ругозеро	0,40	1,08	2,6	2,9	275	16,8	4628	25,5	1
674Юшк.	0,36	0,97	3	3,2	330	13,5	4456	29,1	1
676Юшк.	0,33	0,98	3	3,2	330	17,4	5743	30,9	6
669Калев.	0,39	1,09	1,2	1,6	104	17,1	1772	11,3	4
216Кест.	0,27	0,76	3,4	3,5	387	13,5	5220	38,5	2
217Кест.	0,28	0,85	3	3,2	330	11,3	3730	25,5	1
Общее среднее	0,382	1,01	2,50	2,78	263,99	15,43	4150,32	25,81	8,13
Среднее выборки	0,378	0,93	2,88	3,09	313,98	20,42	6274,43	38,66	9,33
Разница, %	-1,1	-7,9	15,1	11,3	18,9	32,3	51,2	49,8	14,8

судить по величине среднего прироста в высоту и по диаметру, то отбора в пользу медленнорастущих клонов практически не произошло. В то же время есть положительный сдвиг не только по параметрам семенной продуктивности, но даже по такому признаку как доля семян с 3-хвойными брахибластами в потомстве. Для того чтобы смоделировать вышеописанное селекционное мероприятие, нам потребовалась информация, которая была собрана по методике, представленной в главе 4. Для создания нового поля или плантации с повышенным репродуктивным потенциалом по 50-клоновой схеме смешения потребовалось бы иметь такую информацию примерно по 160 клонам. Следует оговориться, что описание 39 клонов, приведенное в главе 4, было очень детальным и в определенной степени избыточным с точки зрения производственных задач. Ниже приводится программа составления морфопортретов клонов сосны обыкновенной и их селекционно-генетической оценки, уточненная по итогам проведенных исследований (приложение 7).

На лесосеменных плантациях 1 порядка актуальными являются три задачи:

- выявление ошибок в маркировке клонов и соответственно уточнение схем посадки;
- селекционно-генетическая оценка клонов по габитуальным признакам и семенной продуктивности;
- накопление фактических данных по семенной продуктивности полей ЛСП с учетом их возраста и в перерасчете на единицу площади.

Оптимальной следует считать такую методику и организацию работы специалистов лесхозов и селекционно-семеноводческих центров на ЛСП, которые вели бы к достижению всех трех целей одновременно. Как известно, у сосны обыкновенной с момента заложения примордиев микро- и макростробилов до созревания семян в шишках проходит три вегетационных сезона. Сравнительно урожайным на ЛСП сосны является примерно каждый третий год. Поэтому для выполнения всех мероприятий в полном объеме и получения надежных результатов требуется не менее трех лет.

В зимний период для исследуемого участка (поля) плантации по имеющейся документации определяется фактический клоновый состав. Общее количество вовлекаемых в оценку клонов должно быть таково, чтобы при заданной интенсивности отбора (1/3 лучших от общего числа) сделать возможным закладку нового объекта в соответствии с принятой схемой смешения. Клоны должны быть представлены не менее чем пятью ракетами. Весной первого года до начала цветения на обследуемом участке, согласно имеющейся схеме, для каждого из клонов подбирается

пять нормально развитых рамет, которые отмечаются в натуре (краской, этикетками и т. п.). Затем дается оценка обилия мужского и женского «цветения» по баллам. Отмечается цвет пыльников (приложение, 3 группа признаков). Составляется морфопортрет клона по глазомерно оцениваемым габитуальным признакам (приложение 7, 2 группа признаков). На основании балльных оценок обилия цветения прогнозируется балл плодоношения. Осенью того же года замеряются высота, диаметр на высоте груди и ширина кроны в двух взаимно перпендикулярных направлениях (приложение 7, 1 группа признаков). Одновременно с замерами ведется глазомерный учет плодоношения по баллам с использованием той же шкалы, что и для оценки обилия женского «цветения». Все перечисленные признаки определяются по каждой из 5 рамет каждого клона. Если уже на этом этапе в процессе обследования участка в составе того или иного клона встретились раметы, визуально отличающиеся от остальных, они берутся на особый учет и в состав 5 модельных рамет не включаются. Если в текущем году урожай шишек достаточен, то с каждой раметы с южной стороны в средней части кроны отдельно собирается по 10 хорошо развитых шишек, без всяких признаков повреждения. Образцы шишек не смешиваются. Всего на клон получается общий образец в 50 шишек. Образцы шишек с каждой из 5 рамет обрабатываются отдельно с определением соответствующих показателей (приложение 7, 4 группа признаков). В пределах одного клона должен быть один цвет семян и крылаток. На внутриклоновом уровне (между раметами) изменчивость должна быть минимальна, и тем более между средними по всем параметрам не должно быть статистически достоверной разницы. Для каждого клона изготавливается макет, представляющий собой лист картона или другого плотного материала, на котором закреплены пакетики, где хранятся семена с крылатками по раметам и образец типичной раскрытой шишки. Если в процессе обработки шишек сомнений в принадлежности рамет к одному клону не возникло, то для характеристики клона ряды данных объединяются.

На основании всей информации по признакам вегетативного роста шишек и семян составляется общая характеристика клона. Отобранные раметы дополнительно фиксируются в натуре и считаются эталонными.

На второй год работы по учету цветения и плодоношения повторяются. До начала вегетационного сезона на основании метеоданных за прошлый год строится прогноз обилия цветения, который в дальнейшем проверяется по материалам весеннего учета мужского и женского «цветения». Так же, как и в первый год на основании балльных оценок обилия цветения прогнозируется балл плодоношения. Осенью проводится учет обилия плодоношения и оценивается точность прогноза, сделанного в

первый год. На третий год все действия по учету цветения и плодоношения вновь повторяются. В описываемый трехлетний период, в один из сезонов, в котором по данным учета можно ожидать хороший урожай, производится сплошной сбор шишек с модельных деревьев, по 3 дерева на каждую градацию шкалы обилия плодоношения (1–5 баллов, 0 – плодоношения нет). Рассчитывается регрессионное уравнение для перехода от балльной оценки обилия плодоношения к оценке по количеству шишек. Путем умножения количества шишек на число полнотелых семян в шишке рассчитывается семенная продуктивность клона как количество полнотелых семян на дерево. Поскольку селекционная оценка будет даваться клонам различного возраста, то данные по учету цветения и плодоношения следует группировать таким образом, чтобы в последующем создать шкалы прогноза урожая для полей 10–15–20-летнего возраста и старше.

Образцы семян для каждого клона, полученные при обработке 50 шт. шишек, высеваются в теплице, где выращиваются в течение двух вегетационных сезонов. В конце второго года выращивания в каждом варианте берется образец в количестве 100 семян для определения ряда показателей (приложение 7, 5 группа признаков).

В результате проделанной работы становится доступной исчерпывающая информация в отношении набора клонов, произрастающих на данном участке ЛСП. На основании ее возможна их объективная селекционно-генетическая оценка по вегетативному росту, репродуктивной деятельности (в динамике за три года) и даже в определенной степени по параметрам семенного потомства. На основании данных по отдельным клонам и доли их участия в общем числе растущих на поле рамет рассчитывается семенная продуктивность плантации в пересчете на гектар. Последняя находится в сильной зависимости от клонного состава.

В случае возникновения сомнений в отношении происхождения каких-либо из рамет, последовательность действий должна быть следующей. Данная рамета сравнивается по габитуальным признакам с ближайшими окружающими ее клонами. С нее собирается образец шишек в количестве не более 10 шт. После высушивания шишки и семена с крылатками сравнивают с образцами, имеющимися в картотеке. На основании сходства и различия по комплексу признаков принимается решение об отнесении данной раметы к одному из имеющихся клонных потомств.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали значительное фено- и генотипическое разнообразие клонов сосны обыкновенной, собранных на плантациях первого порядка. Это значит, что массовый отбор по фенотипу лучших особей в естественных насаждениях сыграл свою положительную роль и на лесосеменных плантациях существует большой потенциал для селекционной работы. Многолетние наблюдения за динамикой цветения и плодоношения позволили рассчитать регрессионные модели для прогнозирования будущего урожая и наглядно показать внутреннюю противоречивость влияния одних и тех же экологических факторов на различные параметры генеративной сферы. Что хорошо для параметров урожая текущего года, то может быть не очень благоприятно для урожая будущего. Факторы, благоприятствующие обилию женского «цветения», в отношении мужского «цветения» имеют обратное действие. За счет этого возникает периодичность репродуктивной активности, что дает возможность организму перераспределять свои ресурсы то в пользу собственного существования, то в пользу будущих поколений.

Осуществление селекционно-генетической оценки клонов по предложенной программе позволило бы внести существенный вклад в решение насущных теоретических и практических вопросов. Необходимо проводить отбор лучших клонов для ЛСП повышенной генетической ценности, разрабатывать и уточнять шкалы оценки урожая для клонов различного возраста, накапливать дополнительный фактический материал по внутривидовой изменчивости и т. д. Без этого прогресс в области селекционного семеноводства хвойных пород и конкретно сосны обыкновенной невозможен, поэтому следует приступить к решению этих задач в производственных масштабах немедленно.

ЛИТЕРАТУРА

Авров Ф. Д. Эколого-генетические основы устойчивости популяций и плантационного выращивания лиственницы в Сибири. Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Красноярск, 1998. 37 с.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. М., 1978. 190 с.

Богомаз А. П., Мордась А. А. Выращивание селекционного посадочного материала в базисных питомниках Карелии. Практические рекомендации. Л., 1977. 28 с.

Булыгин Н. Е. Дендрология. М., 1985. 280 с.

Вересин М. М., Ефимов Ю. П., Арефьев Ю. Ф. Справочник по лесному селекционному семеноводству. М., 1985. 245 с.

Волков А. Д., Щербакова М. А. Сроки сбора, хранения и переработки шишек сосны и ели на севере европейской части РСФСР: Практические рекомендации. Петрозаводск, 1981. 11 с.

Гиргидов Д. Я. Семеноводство сосны на селекционной основе. М., 1976. 64 с.

Гиргидов Д. Я., Долголиков В. И. Отбор плюсовых маточных деревьев и вегетативное размножение хвойных пород при создании лесосеменных плантаций. Л., 1962. 32 с.

Долголиков В. И., Мордась А. А., Богомаз А. П. и др. Создание семенных плантаций северных экотипов сосны: Методические рекомендации. Л., 1986. 19 с.

Драгавцев В. А. Современные системы селекции растений // Разработка основ селекции древесных растений. Тез. докл. Рига, 1981. С. 70–73.

Ильинов А. А., Раевский Б. В. Внутривидовое разнообразие сосны и ели // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск, 2003. 262 с.

Ковалев Л. С., Ковалев М. С., Рябова Г. Б. Адаптация разносемядольных растений сосны и ели к внешним условиям среды. Южно-Сахалинск, 1992. С. 26. Деп. в ВИНТИ 17.03.92, № 895–В92.

Козубов Г. М. Биология плодоношения хвойных на севере. Л., 1974. 136 с.

Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород в СССР. М., 1982. 368 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М., 1973. 284 с.

Маслаков Е. Л. Ранняя диагностика быстрорастущих деревьев сосны и ели в питомниках и культурах // Лесохозяйственная информация. 1997. № 2. С. 14.

Методические указания по лесному семеноводству на Европейском Севере / Сост.: В. И. Ермаков, М. А. Щербакова, Е. М. Марьин и др. Петрозаводск, 1985. 56 с.

Мордаь А. А. Выращивание сеянцев хвойных пород в теплицах с полиэтиленовым покрытием. Методические рекомендации. Л., 1983. 34 с.

Мордаь А. А., Богомаз А. П. Лесосеменные плантации хвойных пород на севере Европейской части РСФСР. Методические рекомендации. Л., 1984. 39 с.

Мордаь А. А., Раевский Б. В. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной на Европейском Севере: Методические рекомендации. Петрозаводск, 1999. 47 с.

Орленко Е. Г., Поджарова З. С. Ранняя диагностика энергии роста сеянцев сосны обыкновенной разного географического происхождения // Лесоведение и лесное хозяйство. 1980. № 15. С. 39–43.

Пааль Х. П. Число семян сосны и ели // Лесоводственные исслед. Таллин, 1989. № 23. С. 39–51.

Петров С. А. Система плюсовой селекции // Разработка основ систем селекции древесных пород // Тез. докл. Ч. 1 / С. А. Петров. Рига, 1981. С. 103–105.

Петров С. А. Изменчивость размеров и формы шишек в клоновой популяции сосны обыкновенной // Селекция и семеноводство хвойных: сб. науч. тр. Воронеж, 1987. С. 34–40.

Попов В. Я., Жариков В. М. Методы отбора и ранней диагностики наследственных свойств плюсовых деревьев сосны и ели (Методические рекомендации). АИЛИХ. Архангельск, 1973. 40 с.

Попов В. Я., Жариков В. М. Рекомендации по созданию постоянных лесосеменных участков сосны на селекционной основе (для опытно-производственной проверки). АИЛИХ. Архангельск, 1977. 12 с.

Попов В. Я., Файзулин Д. Х. Отбор элитных деревьев сосны обыкновенной. Архангельск, 2001. 24 с.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., 1964. 192 с.

Проказин Е. П. Новые методы семеноводства сосны. М., 1962. 44 с.

Райт Дж. В. Введение в лесную генетику. М., 1978. 470 с.

Статкус В. Анализ однолетнего потомства различных форм сосны обыкновенной // Охрана и рациональное использование генофонда древесных пород и недревесной растительности леса. Каунас, 1985. Т. 1. С. 75–78.

Тарakanов В. В., Демиденко В. П., Ишутин Я. Н., Бушков Н. Т. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. Новосибирск, 2001. 229 с.

Технологические карты на выращивание посадочного материала хвойных пород в крупных постоянных питомниках северо-запада таежной зоны СССР: практическое руководство для открытого грунта. Сост.: А. И. Стратонович, А. П. Яковлев, О. Я. Ткаченко и др. Л., 1974. 64 с.

Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации. М., 2000. 197 с.

Федорков А. Л. Возраст оценки потомств в испытательных культурах плюсовых деревьев сосны. Вестник ИБ КНЦ Уро РАН. 2005. С. 19–20.

Ямбаев Ю. А., Тренин В. В., Шигапов З. Х. и др. Генетическая изменчивость и дифференциация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) на территории Карелии // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 25–32.

Dietrichson J. A summary of studies on genetic variation in forest trees grown in Scandinavia // Reports of the Norwegian Forest Research Institute. 1971. N 110. P. 27–59.

Pelecanos Vasilios. Признаки семян и число семядолей у всходов ели на черном профиле «Зееталер Альпен» // FBVA-Ber. 1988. № 28. С. 159–162.

Saenz-Rjmero C., Guries R. P. Landscape genetic structure of *Pinus banksiana*: Seedling traits // *Silvae genet.* 2002. Vol. 51, N 1. P. 26–35.

Strand L. Pollen dispersal // *Silvae Genetica.* 1957. N 6. P. 129–136.

Wright S. Isolation by distance under diverse systems of mating // *Genetics.* 1946. N 31. P. 39–59.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1. Динамика агрохимических свойств почвы на участке испытания клонов сосны (средние данные из 10 повторностей)

Глубина взятия образца, см	Дата (1985)	рН	Гумус, %	NH ₄	NO ₃	P ₂ O ₅	K ₂ O
				мг на 100 г почвы			
0–10	21 мая	4,5	1,4	66,4	15,2	11,8	3,3
10–20		4,6	1,3	62,2	12,8	9,5	3,8
0–10	21 июня	4,7	1,5	50,1	5,2	10,6	2,9
10–20		4,7	1,6	53,8	4,5	11,2	2,4
0–10	25 августа	4,5	1,9	21,7	3,8	9,2	1,7
10–20		4,6	1,7	25,0	3,9	9,4	1,6
0–10	25 сентября	4,9	1,1	69,4	следы	8,8	2,1
10–20		4,8	1,0	75,9	следы	8,8	1,5

Приложение 2. Таксационная характеристика плосовых деревьев сосны обыкновенной

Номер плосово- вого дерева	Место- нахождение	Квартал (выдел)	Состав	Описание участка				Характеристика плосового дерева			Превышение высоты пл.дер. над Нер.		
				Сред. высота, м	Бони- тет	Тип леса	Пол- нота	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр на Н = 1,3 м, см	м	%	
Олонешский лесхоз													
2Олонец	Выдлицкое л-во	182(37)	10С+Е	14,0	III	брусничн.	0,8	60	22,0	20	8,0	57,1	
3Олонец	то же	тог же		14,0	III	брусничн.	0,8	66	20,0	24	6,0	42,9	
4Олонец	Коткозерское л-во	81(23)	8Е2Б	15,0	IV	черничн.	0,6	90	25,5	34	10,5	70,0	
5Олонец	то же	81(23)	8Е2Б	15,0	IV	черничн.	0,6	90	22,0	28	7,0	46,7	
6Олонец	то же	81(23)	8Е2Б	15,0	IV	черничн.	0,6	90	22	22	7,0	46,7	
7Олонец	то же	82(39)	4Е2С4Б	15,0	III	черничн.	0,6	140	22	34	7,0	46,7	
8Олонец	то же	82(39)	4Е2С4Б	15,0	III	черничн.	0,6	60	21,5	26	6,5	43,3	
9Олонец	то же	82(39)	4Е2С4Б	15,0	III	черничн.	0,6	70	24,0	24	9,0	60,0	
Заповедник «Кивач»													
3Кивач	Заповед. «Кивач»	20	6Е4С	21	II	черничн.	0,8	136	27	33	6,0	28,6	
7Кивач	то же	33(27)	8С2БедЕ	21	III	черничн.	1,0	100	29,0	28	8,0	38,1	
10Кивач	то же	33(27)	8С2БедЕ	21	III	черничн.	1,0	90	27,0	32	6,0	28,7	
12Кивач	то же	20	7С3Б+Ос	22,0	II	разнотр.- черничн.	0,8	141	26,5	36	4,5	20,5	
14Кивач	то же	20	7С3Б+Ос	22,0	II	разнотр.- черничн.	0,8	136	26,5	34	4,5	20,5	
15Кивач	то же	20	7С3Б+Ос	23,0	II	разнотр.- черничн.	0,8	131	27,0	24-26	4,0	17,4	
18Кивач	то же	20	8С1Е1Б	21,0	II	разнотр.- черничн.	0,8	142	28,0	36	7,0	33,3	

Приложение 3. Градации и индексы глазомерно оцениваемых фенотипических признаков

Признак	Градации и индексы глазомерной оценки
Сбег ствола	1 – слабый, 2 – средний, 3 – сильный
Окраска коры	1 – серовато-оранжевая, 2 – оранжевая
Структура коры	1 – пластинчатая, 2 – крупнопластинчатая
Форма кроны	1 – узко-яйцевидная, 2 – яйцевидная, 3 – широко-яйцевидная
Архитектоника кроны	1 – густая, 2 – средняя, 3 – редкая, 4 – ажурная
Длина ветвей	1 – короткие, 2 – средние, 3 – длинные
Толщина ветвей	1 – тонкие, 2 – средние, 3 – толстые
Угол ветвления	1 – 45–50°, 2 – 50–70°, 3 – 70–90°
Форма апофиза шишки	1 – плоский, 2 – выпуклый, 3 – крючковатый
Цвет крылатки семени	1 – беловатая; 2 – желтовато-белая; 3 – светло-коричневая; 4 – коричневая;
Цвет семян	1 – серые, 2 – белые, 3 – черные, 4 – пестрые, 5 – коричневые

Шкала оценки обилия мужских и женских стробилов у сосны обыкновенной (Козубов, 1974)

Микростробилы		Макростробилы	
Балл	Положение в кроне	Балл	Положение в кроне
5	Обильно по всей кроне	5	Обильно по всей кроне
4	По всей кроне умеренно	4	По всей кроне умеренно
3	Обильно, но преимущественно в нижней части кроны	3	Обильно, но преимущественно в верхней части кроны
2	В нижней части кроны, умеренно	2	В верхней части кроны, умеренно
1	Редко на отдельных ветвях в нижней части кроны	1	Очень редко на отдельных ветвях в верхней части кроны
0	Отсутствуют полностью	0	Отсутствуют полностью

Шкала оценки обилия мужских и женских стробилов у сосны (Козубов, 1974), откорректированная применительно к лесосеменным плантациям

Микростробилы		Макростробилы	
Балл	Положение в кроне	Балл	Положение в кроне
5	Очень обильно по всей кроне, за исключением верхней одно- и двухлетней мутовок	5	Очень обильно по всей кроне
4	Обильно, но преимущественно в нижней половине кроны	4	Обильно, но преимущественно в верхней половине кроны
3	Умеренно и преимущественно в нижней половине кроны	3	Умеренно и преимущественно в верхней половине кроны
2	Слабо и только в нижней части кроны	2	Слабо и только в верхней части кроны
1	Единично на отдельных ветвях в нижней части кроны	1	Единично на отдельных ветвях и только в верхней части кроны
0	Отсутствуют полностью	0	Отсутствуют полностью

Приложение 4. Биометрические показатели клонов сосны на ЛСП Олонейского лесхоза. Замеры 2001 г.

Вариант	Высота, см		Диаметр дерева на Н = 1,3 мм, см		Диаметр ветвей на Н = 2,2 м, мм		Диаметр кроны вдоль ряда, м		Диаметр кроны поперек ряда, м	
	X ± m	C, %	X ± m	C, %	X ± m	C, %	X ± m	C, %	X ± m	C, %
Средняя Карелия, возраст 25 лет										
1Ругозеро	10,2 ± 0,3	6,7	20,2 ± 0,8	7,4	51,4 ± 1,4	3,7	5,9 ± 0,3	9,4	5,6 ± 0,2	5,3
3Ругозеро	8,0 ± 0,2	5,6	19,0 ± 1,1	11,4	48,2 ± 1,1	4,7	4,7 ± 0,4	18,7	5,1 ± 0,3	11,7
7Ругозеро	8,7 ± 0,5	11,8	17,2 ± 0,9	12,1	33,7 ± 1,2	8,2	5,4 ± 0,4	18,5	5,1 ± 0,4	16,7
22Ругозеро	9,3 ± 0,5	8,8	18,4 ± 1,4	12,8	43,2 ± 0,8	2,8	4,9 ± 0,7	24,7	5,0 ± 0,8	27,1
22Ругозеро	9,9 ± 0,2	5,3	21,6 ± 0,7	7,3	43,5 ± 2,2	2,9	6,1 ± 0,3	11,0	5,5 ± 0,2	8,7
Ругозеро	9,2 ± 0,2	11,5	19,3 ± 0,5	12,3	44,0 ± 2,1	19,7	5,4 ± 0,2	17,6	5,3 ± 0,2	13,7
Южная Карелия, возраст 25 лет										
10Олонец	10,2 ± 0,3	6,7	19,9 ± 1,0	10,9	34,4 ± 4,0	25,7	5,6 ± 0,3	15,4	5,7 ± 0,3	12,1
12Олонец	9,4 ± 0,3	7,1	20,5 ± 0,8	8,4	48,2 ± 1,6	5,8	6,5 ± 0,4	14,6	6,9 ± 0,6	19,4
13Олонец	9,2 ± 0,2	3,6	22,9 ± 0,9	8,7	38,9 ± 0,8	4,5	5,1 ± 0,4	4,5	5,2 ± 0,2	7,9
14Олонец	9,6 ± 0,2	5,6	23,0 ± 0,6	5,7	55,0 ± 2,8	11,2	6,7 ± 0,7	11,4	7,2 ± 0,2	7,0
17Олонец	10,8 ± 0,4	8,8	22,0 ± 0,8	7,8	44,8 ± 2,4	11,9	5,8 ± 0,3	10,9	5,6 ± 0,1	5,3
Олонец (2)	9,8 ± 0,3	8,6	21,6 ± 0,4	9,7	44,2 ± 1,9	20,9	6,0 ± 0,2	15,0	6,1 ± 0,1	17,1
27Ладденпохья	9,7 ± 0,4	9,2	18,5 ± 1,2	15,1	33,3 ± 4,2	25,5	4,4 ± 0,4	22,4	4,9 ± 0,3	15,6
28Ладденпохья	9,7 ± 0,2	4,7	21,3 ± 0,7	7,4	43,4 ± 1,6	7,2	6,4 ± 0,2	8,9	6,1 ± 0,3	10,0
36Ладденпохья	9,2 ± 0,2	3,9	18,3 ± 0,7	8,2	38,4 ± 1,8	10,5	4,9 ± 0,2	7,8	5,0 ± 0,3	13,6
45Ладденпохья	10,1 ± 0,1	2,8	21,5 ± 0,7	7,4	43,7 ± 2,4	12,4	5,9 ± 0,1	1,8	5,4 ± 0,2	8,6
51Ладденпохья	10,1 ± 0,2	4,5	19,6 ± 0,6	6,7	39,9 ± 2,6	14,6	6,3 ± 0,2	7,9	6,1 ± 0,2	8,8
Ладденпохья	9,7 ± 0,4	6,0	19,8 ± 0,4	10,9	39,8 ± 2,1	26,4	5,6 ± 0,2	17,5	5,5 ± 0,2	14,1
Московская область, возраст 25 лет										
1Москва	10,6 ± 0,3	7,2	22,4 ± 1,0	8,7	50,3 ± 4,0	28,2	6,2 ± 0,4	12,7	6,2 ± 0,6	20,9
2Москва	11,1 ± 0,2	9,2	23,2 ± 0,8	15,3	51,1 ± 1,6	27,2	6,3 ± 0,5	18,9	6,6 ± 0,6	18,5
3Москва	10,9 ± 0,2	5,1	18,7 ± 0,9	8,0	—	—	4,8 ± 0,2	11,4	5,0 ± 0,4	19,0
24Москва	10,7 ± 0,4	3,0	22,2 ± 0,6	9,1	44,2 ± 2,8	11,2	6,3 ± 0,3	10,8	6,9 ± 0,3	9,1
Москва	10,8 ± 0,2	6,9	21,6 ± 0,6	13,0	48,5 ± 3,9	23,6	5,9 ± 0,2	17,2	6,2 ± 0,2	13,7

Южная Карелия, возраст 27 лет										
7Кивач	10,7 ± 0,1	2,3	21,6 ± 0,7	7,4	51,6 ± 3,9	17,1	6,1 ± 0,2	7,4	6,7 ± 0,6	18,8
10Кивач	10,5 ± 0,2	3,4	22,4 ± 0,7	6,3	50,6 ± 1,8	7,3	6,3 ± 0,3	9,8	6,6 ± 0,3	8,9
14Кивач	11,3 ± 0,2	2,6	20,0 ± 0,5	5,6	46,7 ± 2,5	12,2	5,5 ± 0,2	6,3	6,1 ± 0,3	10,8
15Кивач	11,6 ± 0,4	7,2	25,0 ± 0,6	5,0	57,3 ± 4,7	18,4	6,8 ± 0,1	2,8	6,6 ± 0,2	5,7
18Кивач	11,2 ± 0,2	3,8	21,4 ± 0,6	6,4	44,8 ± 3,7	18,3	6,1 ± 0,2	5,7	5,7 ± 0,2	9,5
Кивач	11,1 ± 0,1	5,3	22,1 ± 0,4	8,4	50,2 ± 1,7	16,7	6,2 ± 0,3	7,5	6,3 ± 0,2	12,4
Южная Карелия, возраст 27 лет										
2Олонец	9,9 ± 0,2	5,7	17,8 ± 0,2	2,7	43,3 ± 2,9	14,9	4,7 ± 0,2	8,6	4,7 ± 0,3	14,3
3Олонец	11,1 ± 0,4	7,1	22,9 ± 0,5	5,0	53,9 ± 2,2	8,9	6,6 ± 0,4	12,7	5,8 ± 0,3	11,0
5Олонец	8,8 ± 0,3	8,5	16,6 ± 0,7	9,1	41,6 ± 1,3	6,9	5,0 ± 0,2	8,0	5,8 ± 0,3	11,0
8Олонец	11,2 ± 0,1	2,6	21,5 ± 0,3	3,1	51,1 ± 2,0	9,0	5,7 ± 0,1	3,2	6,9 ± 0,4	14,3
9Олонец	11,3 ± 0,2	4,6	25,6 ± 0,5	4,4	61,0 ± 2,3	8,4	6,9 ± 0,3	8,4	7,7 ± 0,3	9,4
Олонец (1)	10,5 ± 0,2	11,0	20,9 ± 0,7	16,9	50,2 ± 2,6	27,3	5,8 ± 0,2	17,5	6,2 ± 0,4	31,6
Северная Карелия, возраст 21 год										
216Кестеньга	5,7 ± 0,1	2,2	12,1 ± 0,6	10,5	32,8 ± 1,3	7,8	3,5 ± 0,3	14,5	3,3 ± 0,2	11,0
217Кестеньга	5,8 ± 0,2	9,4	13,6 ± 0,8	12,3	41,1 ± 2,5	13,5	4,0 ± 0,2	11,4	4,2 ± 0,2	11,1
674Ошкозеро	7,5 ± 0,1	3,1	15,5 ± 0,4	5,4	41,6 ± 2,4	12,7	4,5 ± 0,2	11,5	4,6 ± 0,2	8,0
676Ошкозеро	7,0 ± 0,2	7,7	15,7 ± 1,0	13,6	36,7 ± 4,2	25,4	4,4 ± 0,2	11,1	3,9 ± 0,4	22,7
669Калевала	8,1 ± 0,0	0,9	17,4 ± 0,3	4,2	43,1 ± 1,6	8,3	4,8 ± 0,5	21,4	5,4 ± 0,1	4,1
Север	6,8 ± 0,2	15,0	14,9 ± 0,5	28,3	39,1 ± 1,3	16,5	4,2 ± 0,1	17,3	4,2 ± 0,2	19,5
Южная Карелия, возраст 21 год										
582Петрозав.	7,8 ± 0,2	6,2	16,3 ± 0,4	5,1	43,8 ± 1,5	7,9	4,8 ± 0,3	11,8	4,8 ± 0,2	7,7
584Петрозав.	7,1 ± 0,2	4,7	16,5 ± 0,6	6,7	36,7 ± 2,3	12,4	4,5 ± 0,3	12,4	4,6 ± 0,2	8,4
132Шуйско-В.	7,7 ± 0,1	3,0	16,4 ± 0,6	8,2	36,6 ± 1,4	8,7	4,3 ± 0,2	13,0	4,2 ± 0,2	12,1
644Прионежье	7,8 ± 0,3	8,6	18,6 ± 0,4	4,3	41,4 ± 1,3	7,1	4,5 ± 0,1	5,8	4,2 ± 0,2	8,3
649Прионежье	7,7 ± 0,1	4,2	16,6 ± 0,5	6,9	37,3 ± 2,1	12,4	4,1 ± 0,3	16,1	3,8 ± 0,3	17,2
Прионежье	7,6 ± 0,1	6,2	16,9 ± 0,3	7,8	39,1 ± 0,9	11,8	4,4 ± 0,2	12,6	4,3 ± 0,1	12,6

Приложение 5. Морфологическое описание клонов сосны обыкновенной на ЛСП Олонецкого лесхоза

Вариант	Сбегистость ствола	Кора		Крона		Ветви		Приме- чение
		Окраска	Структура	Форма	Густота	Длина	Толщина ветвления, г	
Северокарельский лесосеменной подрайон (64 °30'–66 °40'), «Север»								
216Кестеньга	среднесбегистый	серовато-оранж.	пластинч.	яйцевидная	редкая	средн.	средн.	70–90
217Кестеньга	среднесбегистый	оранжевая	пластинч.	широко-яйцев.	ажурная	длин.	средн.	50–60(70)
674Ошкозеро	среднесбегистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	ажурная	длин.	толст.	50–60
676Ошкозеро	среднесбегистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	ажурная	средн.	средн.	45–50
669Калева	сильносбегистый	серовато-оранж.	пластинч.	широко-яйцев.	редкая	длин.	толст.	50–70
Центральнокарельский лесосеменной подрайон (63 °00'–64 °30'), «Ругозеро»								
1Ругозеро	не определ.	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	ажурная	средн.	средн.	70–80
3Ругозеро	сильносбегистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	средн.	средн.	средн.	40–50
7Ругозеро	сильносбегистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	ажурная	средн.	тонк.	60–70(90)
20Ругозеро	среднесбегистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	средн.	средн.	средн.	45–60(90)
22Ругозеро	не определ.	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	ажурная	средн.	средн.	50–70
Южнокарельский лесосеменной район (63 °00'–60 °40'), «Кивач»								
7Кивач	среднесбегистый	серовато-оранж.	пластинч.	яйцевидная	ажурная	средн.	средн.	70–90, 50–70
10Кивач	сильносбегистый	серовато-оранж.	пластинч.	широко-яйцев.	ажурная	длин.	средн.	50–70
14Кивач	сильносбегистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	ажурная	средн.	средн.	50–70
15Кивач	сильносбегистый	оранжевая	пластинч.	широко-яйцев.	ажурная	длин.	средн.	45–50
18Кивач	среднесбегистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	ажурная	средн.	средн.	70–90
«Прионежье»								
582Петр.	среднесбегистый	серовато-оранж.	пластинч.	яйцевидная	редкая	длин.	средн.	45–50
584Петр.	среднесбегистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	средн.	длин.	средн.	60–75
132Ш.-В.	среднесбегистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	ажурная	средн.	средн.	45–50, 60–60
644Прион.	среднесбегистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	средн.	длин.	толст.	60–75
649Прион.	сильносбегистый	серовато-оранж.	пластинч.	яйцевидная	средн.	длин.	средн.	45–50

«Олонец (1)»									
10Олонец	среднесбежистый	оранжевая	крупнопласт.	яйцевидная	средн.	средн.	средн.	60–80	
12Олонец	среднесбежистый	серовато-оранж.	пластинч.	широко-ййцев.	редкая	длин.	толст.	45–80	
13Олонец	среднесбежистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	густая	средн.	толст.	70–90	
14Олонец	многоств.	оранжевая	пластинч.	широко-ййцев.	густая	длин.	толст.	45–90	многоств.
17Олонец	среднесбежистый	серовато-оранж.	пластинч.	яйцевидная	редкая	длин.	толст.	60–70	
«Олонец (2)»									
20Олонец	среднесбежистый	серовато-оранж.	пластинч.	яйцевидная	средн.	средн.	тонк.	45–50	
30Олонец	сильносбежистый	оранжевая	пластинч.	широко-ййцев.	ажурная	длин.	толст.	50–70(90)	двойч.
50Олонец	среднесбежистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	средн.	средн.	тонк.	45–50	двойч.
80Олонец	среднесбежистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	средн.	длин.	средн.	45–50	
90Олонец	сильносбежистый	оранжевая	пластинч.	широко-ййцев.	средн.	длин.	толст.	45–50	двойч.
«Ляхденпохъя»									
27Ляхденп.	слабосбежистый	оранжевая	пластинч.	узко-ййцев.	средн.	коротк.	тонк.	45–60	двойч.
28Ляхденп.	не опр.	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	средн.	средн.	средн.	50–70	
36Ляхденп.	среднесбежистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	средн.	средн.	средн.	70–80	
45Ляхденп.	среднесбежистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	средн.	средн.	средн.	50–70	
51Ляхденп.	среднесбежистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	ажурная	длин.	средн.	80–90	
Центральный (Московский) лесосеменной район, «Москва»									
1Москва	среднесбежистый	серовато-оранж.	пластинч.	широко-ййцев.	ажурная	средн.	толст.	45–60, 50–70	двойч.
2Москва	среднесбежистый	серовато-оранж.	пластинч.	яйцевидная	ажурная	средн.	средн.	45–60, 50–70	
3Москва	среднесбежистый	оранжевая	пластинч.	яйцевидная	не опр.	средн.	средн.	45–60, 50–70	
24Москва	сильносбежистый	оранжевая	пластинч.	широко-ййцев.	ажурная	длин.	толст.	45–60	

Приложение 6. Параметры генеративной сферы клонов с Олонецкой ЛСП

Клон	Шишка		Кол-во семенных чешуй, шт.	Апофиз			Кол-во семян в 1 шишке		Масса 1 тысячи семян, г	Крылатка			Плодоношение 2004, балл	Кол-во шишек на 1 дереве	Кол-во полнозерных семян на дереве, шт.			
	возд.-сух. масса, г	дли-на, мм		ши-рина, мм	тол-щина, мм	форм-ма	полно-зер-нист. шт.	пус-тых шт.		дли-на, мм	ши-рина, мм	ши-рин-на, мм				Цвет семян		
674Юшк.	6,6	42,5	21,6	56	8,7	8,6	2,2	1	14	5	6,52	15,8	6,4	3	4	3,2	330	4456
676Юшк.	6,2	39,5	23,6	53	7,7	8	2,6	2	17	7	5,38	15,6	5,8	3	4	3,2	330	5743
669Калев.	9,2	50,7	24,5	62	8,9	8,6	3,1	1	17	9	6,35	20,3	6,1	3	3	1,6	104	1772
216Кест.	6,7	48,6	22,1	55	8,3	8,1	1,7	1	14	5	7,37	18,3	6,2	3	3	3,5	387	5220
217Кест.	5,6	45,5	21,5	59	7,9	8,2	1,8	1	11	7	6,83	17,5	5,4	3	3	3,2	330	3730
Север	6,86	45,36	22,66	57	8,3	8,3	2,28	1,2	15	7	6,49	17,5	5,98	3	3,4	2,9	296	4184
1Ругозеро	6,8	45,7	23,1	54	9,2	9	2,8	2	9	8	6,60	19,7	6,6	3	1	1,9	137	1292
3Ругозеро	4	36	19,7	50	8,1	7,6	2,7	2	19	4	5,37	15,7	5,7	4	3	2,5	223	4126
7Ругозеро	5,9	43,9	21,7	62	8,6	7,8	1,8	1	22	6	6,02	19,2	5,7	4	3	2,7	249	5502
20Ругозеро	5,7	40,1	22,2	73	7,3	6,9	2,4	2	20	9	6,05	16,7	5,1	3	5	3,0	289	5836
22Ругозеро	6,0	40,8	21,6	50	7,7	8	2,7	2	17	9	5,52	17,4	6,2	1	3	2,9	275	4628
Ругозеро	5,68	41,3	21,66	58	8,18	7,86	2,48	1,8	17	7	5,91	17,7	5,86	3	3	2,60	235	4277
7Кивач	6,2	42,3	23,3	56	7,2	7,5	2,2	1	18	4	6,91	18,4	6,4	3	3	2,5	223	4061
10Кивач	4,7	36,4	21,9	54	6,8	6,7	2,8	2	11	6	6,52	16,2	5,8	4	4	2,2	173	1943
14Кивач	6,6	47,0	22,6	56	7,2	7,5	2,3	1	27	5	7,08	17,6	6,6	3	3	2,4	198	5281
15Кивач	4,9	42,9	19,9	52	7,9	7,3	1,9	1	17	9	4,97	17,0	6	4	4	2,4	198	3389
18Кивач	5,8	43,3	23,3	58	7,8	7,1	3	2	20	3	5,93	18,7	6,1	3	1	3,2	330	6440
Кивач	5,7	42,4	22,2	55	7,38	7,22	2,44	1,4	19	5	6,28	17,6	6,18	3,4	3	2,54	224	4223
644Прион.	5,1	41,5	20,8	48	7,8	6,9	2,3	2	4	3	7,79	17,3	6	1	3	3,0	303	1059
649Прион.	4,7	39,8	19,8	51	8,1	7,4	2,8	1	11	5	6,86	15,8	5,6	3	3	2,9	275	2920
582Петр.	8,7	49,1	24	63	8,7	8,3	3	2	18	7	6,40	19,6	5,6	3	3	2,4	198	3519
584Петр.	4,8	39,4	20,2	50	8	7,5	1,9	1	9	10	5,69	16,4	5,5	3	3	2,5	223	2007
132Ш.-В.	6,2	43,5	21,9	60	7,7	8	2,3	2	16	5	6,27	16,7	5,5	3	5	2,5	223	3568

Припонежъе	5,9	42,66	21,34	54	8,06	7,62	2,46	1,6	11	6	6,60	17,2	5,64	2,6	3,4	2,68	244	2615
2Олонец	4,7	40,7	20,4	50	7,2	7,1	2	1	19	6	5,89	14,8	5,6	3	3	3,4	338	6894
3Олонец	6,7	46,5	23,1	59	8,5	7,3	2,5	2	19	4	7,72	18,9	6,4	4	3	2,5	223	4273
5Олонец	5,7	45,4	23,4	63	8,8	7,6	2,9	2	18	8	5,89	18,5	6,2	3	3	2,9	275	4950
8Олонец	4,9	34,8	21,5	47	7,2	7,4	2,3	2	13	8	5,56	14,5	5,9	4	1	2,9	275	3534
9Олонец	5,6	40,6	21,8	61	7,1	7,9	1,8	1	12	7	6,25	17,0	6,2	4	3	2,4	198	2398
Олонец(1)	5,506	41,6	22,0	56	7,76	7,46	2,3	1,6	16	7	6,26	16,7	6,06	3,6	2,6	2,81	266	4410
10Олонец	6,8	44,2	24,5	54	8,2	8,5	3,6	2	22	8	6,42	16,0	6,5	3	3	3,2	330	7097
12Олонец	5,6	43,8	21,9	54	7,9	7	2,9	2	13	10	5,22	16,3	5,2	3	3	3,0	303	3842
13Олонец	6,4	43,9	23,4	66	8	7,6	2,1	1	15	10	6,86	18,6	6,9	4	3	3,2	330	4984
14Олонец	6,4	44,1	21,8	62	8,5	8,6	1,9	1	20	5	7,63	19,4	6,9	4	3	2,7	249	4929
17Олонец	5,4	39,9	21,1	48	7,8	6,5	2,3	2	13	10	5,06	18,0	5,5	3	3	3,2	330	4225
Олонец(2)	6,12	43,18	22,54	57	8,08	7,64	2,56	1,6	16	9	6,24	17,7	6,2	3,4	3,0	3,07	308	5015
27Ляхденп.	5,4	40,5	21,3	61	7,3	7,4	2,2	1	13	11	5,93	15,6	6	2	1	3,2	330	4225
28Ляхденп.	5,7	40	21,2	50	8,1	8	2,7	2	13	11	5,38	18,2	6,3	1	3	2,7	249	3236
36Ляхденп.	7,2	45	24,9	73	6,7	6,8	2,5	2	27	7	5,65	17,8	5,5	3	3	3,2	330	8747
45Ляхденп.	6,1	38	22,7	63	7,3	7,3	1,9	2	17	7	5,88	17,0	5,8	3	1	3,0	303	5052
51Ляхденп.	5,2	39	22	54	8,9	7,6	2,9	2	19	9	5,02	16,3	5,5	3	3	3,7	416	7731
Ляхденп.ох.	5,92	40,5	22,42	60	7,66	7,42	2,44	1,8	18	9	5,57	17,0	5,82	2,4	2,2	3,16	325	5798
1Москва	5,6	41	22,7	54	7,9	8,2	2,5	2	6	9	7,26	18,0	7,1	1	3	1,6	104	612
2Москва	5,9	42,2	23,2	60	7,2	7,7	2	2	5	9	7,54	17,1	6,9	1	3	2,4	198	949
3Москва	7,7	48,8	26,6	54	10,1	8,1	3,7	2	23	6	8,56	19,0	7,1	3	4	2,7	249	5751
24Москва	3,8	37,2	19,4	57	6,4	6,8	1,6	1	8	4	5,96	17,4	6,2	1	5	2,7	249	1942
Москва	5,75	42,3	22,975	56	7,9	7,7	2,45	1,75	10	7	7,33	17,9	6,825	1,5	3,75	2,39	205	2313

Приложение 7. Набор признаков, используемых в селекционно-генетической оценке клонов сосны

Группы признаков	№ п/п	Признаки	Един. измерения	Градации глазомерной оценки
1. Измеряемые признаки вегетативного роста	1	Высота	м	Измеряемый
	2	Диаметр на 1,3 м	см	Измеряемый
	3	Диаметр кроны	м	Измеряемый
2. Габитуальные признаки, оцениваемые глазомерно	4	Сбег ствола		1 – слабо-; 2 – средне-; 3 – сильно-сбежистый; 4 – раздвоение; 5 – многоствольность
	5	Окраска коры		1 – серовато-оранжевая; 2 – оранжевая
	6	Структура коры		1 – пластинчатая; 2 – крупнопластинчатая
	7	Форма кроны		1 – узко-яйцевидная; 2 – яйцевидная; 3 – широко-яйцевидная
	8	Архитектоника кроны		1 – густая; 2 – средней густоты; 3 – редкая; 4 – ажурная
	9	Длина ветвей		1 – короткие; 2 – средней длины; 3 – длинные
	10	Толщина ветвей		1 – тонкие; 2 – средней толщины; 3 – толстые
	11	Угол ветвления		1–45–50°; 2–50–70°; 3–70–90°
3. Обилие цветения и плодоношения	12	Микростробилы	Балл	Приложение 3; формы: 1 – желто-пыльниковая; 2 – красно-пыльниковая
	13	Макростробилы	Балл	Приложение 3
	14	Шишки	Балл	Приложение 3
4. Параметры шишки и семян	15	Сырая масса	г	Измеряемый
	16	Длина	мм	Измеряемый
	17	Ширина	мм	Измеряемый
	18	Форма апофиза		1 – плоский; 2 – выпуклый; 3 – крючковатый
	19	Количество полнозернистых семян в 1 шишке	шт.	Измеряемый
	20	Количество пустых семян в 1 шишке	шт.	Измеряемый
	21	Масса полнозернистых семян в 1 шишке	мг	Измеряемый
	22	Масса одного полнозернистого семени	мг	Измеряемый
	23	Цвет крылатки		1 – беловатая; 2 – желтовато-белая; 3 – светло-коричневая; 4 – коричневая
	24	Цвет семени		Приложение 3

5. Параметры двухлетних тепличных сеянцев	25	Грунтовая всхожесть, 1-й год	%	Измеряемый
	26	Густота стояния, 2-й год	шт./м ²	Измеряемый
	27	Длина надзем- ной части	см	Измеряемый
	28	Диаметр у корневой шейки	мм	Измеряемый
	29	Количество верхушечных почек	шт.	Измеряемый
	30	Доля особей с треххвойными пучками	%	Измеряемый

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Из истории селекционного семеноводства хвойных в Карелии	5
Глава 2. Внутривидовое разнообразие сосны обыкновенной. Отбор исходного материала. Методы селекции	8
Глава 3. Динамика вегетативного роста и репродуктивных процессов клонов сосны обыкновенной.....	14
Глава 4. Формы внутривидовой изменчивости клонов сосны обыкновенной на клоновых лесосеменных плантациях	41
Глава 5. Изменчивость морфологических признаков и биометрических показателей сеянцев сосны обыкновенной	54
Глава 6. Методические основы селекционно-генетической оценки клонов сосны	66
Заключение.....	75
Литература.....	76
Приложения.....	79

Б. В. Раевский, А. А. Мордась

**СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА КЛОНОВ
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ЛЕСОСЕМЕННЫХ
ПЛАНТАЦИЯХ ПЕРВОГО ПОРЯДКА**

Учебно-методическое пособие

*Печатается по решению Ученого совета Института леса
Карельского научного центра РАН*

Редактор М. А. Радостина
Оригинал-макет Т. Н. Люрина

Серия ИД. Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99 г. Сдано в печать 24.10.06.
Формат 60x84¹/₁₆. Гарнитура Times. Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 5,36. Усл. печ. л. 5,35. Тираж 200. Изд. № 51. Заказ 616

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50