

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

УДК 630*232.328.1+630*232.31 (571.51)

ВЕГЕТАТИВНОЕ И СЕМЕННОЕ ПОТОМСТВО РЕДКИХ ФОРМ СОСНЫ СИБИРСКОЙ В КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Г. В. Кузнецова

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: galva@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 19.02.2024 г.

Представлены результаты исследования роста и генеративной структуры у вегетативного и семенного потомства редких форм сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) (кедра сибирского), созданных на территории опытного экспериментального хозяйства «Погорельский бор» в Красноярской лесостепи (Емельяновский район Красноярского края). Материнские деревья вегетативного потомства произрастают в оптимальных условиях для кедра сибирского в низкогорье Западного Саяна, семенного – в предгорье Хамар-Дабана бассейна оз. Байкал. Для редких форм деревьев кедра сибирского помимо двухлетнего семеношения характерно развитие мегастробил в год цветения, на год раньше, чем у типичных форм. По результатам исследования выявлено что вегетативное потомство кедра сибирского наследует однолетний и смешанный типы семеношения материнского дерева (808) саянской популяции; семенное потомство байкальской популяции выделяется по ростовым показателям (повышенным числом семядолей, длиной хвоей, числом латеральных побегов, высотой, приростом), характерным также для материнских деревьев. Выявленные признаки у вегетативного и семенного потомства кедра сибирского редких форм в Красноярской лесостепи характерны для гибридных растений, проявляющихся как гетерозис роста.

Ключевые слова: кедр сибирский, редкие формы, вегетативное потомство, семенное потомство, однолетняя, двухлетняя, смешанное, семеношение, шишка, раметы.

DOI: 10.15372/SJFS20240401

ВВЕДЕНИЕ

Эффективной формой лесного семеноводства является плантационный метод, позволяющий совмещать генетическое и селекционное улучшение древесных растений. Основное направление селекции кедровых сосен – регулярное и обильное семеношение, мощное развитие кроны, быстрота роста, долговечность, размер шишек и число семян в шишке. Наряду с созданием плантаций из деревьев сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) (кедра сибирского) лучших форм целесообразно закладывать и плантации, содержащие коллекции особей вида как

из разных местопроизрастаний их ареала, так и деревьев разных внутривидовых форм. Интересным объектом для селекции и интродукции кедра сибирского, а также для изучения в целом эволюции кедровых сосен являются формы с ускоренным развитием женских шишек. Для рода сосна (*Pinus* L.) характерен двухлетний цикл развития женских шишек, в год цветения развивается только озимь и лишь на второй год происходят оплодотворение семяпочек и рост шишек и семян до их окончательного размера и созревания. Для очень редких форм, обнаруженных в Западном Саяне (Ирошников, 1974), в экологически оптимальных условиях произ-

растания кедра сибирского (низкогорные, травяные и папоротниковые кедровники), а также в Хамар-Дабане (Епова, 1956; Карбаинов, 1982; Ирошников, 1985; Карбаинов, Кузнецова, 2009; Кузнецова, 2019) встречаются деревья с ускоренным (однолетним) и смешанным (одно-, одно-двух-, двухлетним) циклом формирования шишек. У мегастробилы с ускоренным циклом развития, обычно в нижней ее части, происходит разрастание семенных чешуй, оболочки и эндосперма семян в год цветения, т. е. на год раньше, чем у типичных форм. Познание природы этого признака и разведение таких форм прививкой позволят выбрать метод селекции кедра сибирского на однолетнее развитие шишек, получение семян для орехопродуктивных плантаций и плантационных культур.

Выявление и испытание ценных форм – актуальная задача лесной селекции для их сохранения, изучения и использования с целью повышения продуктивности лесных культур. Такая работа должна опираться на эксперименты по испытанию потомства отдельных форм деревьев и насаждений.

Цель настоящего исследования – изучение вегетативного (саянская популяция) и семенного (байкальская популяция) потомств деревьев редких форм кедра сибирского, выявление гетерозисных признаков материнских деревьев у их потомств в новых условиях произрастания, установление причин проявления этих признаков в природных популяциях.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования стали вегетативное и семенное потомство кедра сибирского редких форм, созданных на территории опытного экспериментального хозяйства «Погорельский бор» в Красноярской лесостепи, в 38 км к северу от г. Красноярска. Географические координаты экспериментального участка – 56°22' с. ш., 92°57' в. д.

В 1973–1975 гг. под руководством А.И. Ирошникова была создана плантация прививок редких форм кедра сибирского саянской популяции. Черенки брали с материнских деревьев с ускоренным и нормальным типом формирования женских шишек, произрастающих в экологически оптимальных для кедра сибирского условиях (низкогорные, высокотравно-папоротниковые припоселковые кедровники) на высоте 350–400 м н. у. м. в возрасте 90–100 лет в Запад-

ном Саяне (Ермаковский район Красноярского края) (рис. 1).

Данные исследования проводили на прививках, выполненных черенками с маточного дерева 808 с ускоренным однолетним и смешанным (одно-, одно-двух и двухлетним) циклом формирования шишек. Для маточного дерева 808 характерна большая изменчивость в развитии шишек от однолетнего, смешанного до нормального двухлетнего цикла развития.

Для дерева 808 свойственен также промежуточный тип развития шишек, когда разрастание семенных чешуй до нормального размера, характерного для двухлетних шишек, захватывает только нижнюю часть шишки (Ирошников, 1974). На разросшихся в год цветения семенных чешуях семена в последующий вегетационный период не развиваются, оставаясь мелкими и пустыми. Не разросшиеся в год цветения семенные чешуи в верхней части мегастробила (у смешанного цикла развития шишек) на следующий год нормально развиваются и дают полноценные семена. В редкие годы все семенные чешуи и сама шишка в год цветения сильно разрастаются, достигая почти нормального размера, свойственного двухлетнему развитию. Однако семена в таких однолетних шишках остаются недоразвитыми, без эндосперма и зародыша, и сама шишка опадает в осенне-зимний период (рис. 1).

Для контроля были взяты прививки, выполненные черенками с материнских деревьев кедра сибирского с нормальным двухлетним развитием шишек этой же саянской популяции (деревья 145 и 257), возраст деревьев 250 и 240 лет. Прививки выполнены на подвоях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). За прививками вели фенологические наблюдения, включающие изучение динамики и сезонного прироста побегов, сроков и разрастания семенных чешуй и шишек в год цветения и на втором году формирования шишек (у смешанного и нормального цикла развития шишек), а также различных морфологических признаков деревьев (число и размеры латеральных почек и побегов, длина хвои, охвоенность побегов различных лет и др.). Для проведения исследований использовали вегетативное потомство редкой формы дерева 808 (7 шт. рамет) и контрольных деревьев саянской популяции дерева 145 (7 шт. рамет) и дерева 257 (6 шт. рамет).

Для семенного потомства редких форм со смешанным типом семеношения (одно- и двухлетним) и потомства контрольных деревьев



Рис. 1. Шишки и семена особей кедра сибирского с двухлетним типичным (а) и однолетним (б) циклами семеношения.

типичных форм (с двухлетним циклом формирования шишек) использовали деревья кедра сибирского байкальской популяции (Танхой, Выдрино, Республика Бурятия). Материнские деревья редких форм деревьев кедра сибирского байкальской популяции со смешанным развитием шишек (в дальнейшем будем называть такие деревья аномальными) отличаются от других деревьев в насаждении не только аномальным типом развития шишек, но и более интенсивным ростом центрального и латерального побегов, мощным формированием кроны, длинной хвоей, интенсивным охвоением побегов (рис. 2).

Данные признаки редких форм кедра сибирского байкальской популяции характерны и для деревьев редких форм саянской популяции (Карбаинов, Кузнецова, 2009). Возраст материнских деревьев редких и нормальных форм, с которых собраны семена в Талнахском лесничестве, – 100 лет и в Выдринском – 40 лет.

Семена с редких форм кедра сибирского и с контрольных деревьев были собраны в 2009 г.,

стратифицированы и посеяны в 2010 и 2011 гг. в питомнике опытного экспериментального хозяйства «Погорельский бор» Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. В трехлетнем возрасте сеянцы деревьев байкальской популяции были пересажены на лесокультурную площадь территории экспериментального хозяйства «Погорельский бор».

Исследования проводили у 10 деревьев семенного потомства редких форм кедра сибирского и 10 деревьев потомства контрольных деревьев байкальской популяции.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вегетативное потомство. На прививках, выполненных черенками с дерева 808 в Красноярской лесостепи, шишки, по нашим наблюдениям, развивались в основном по нормальному двухлетнему циклу и только в отдельные годы – по смешанному. Аномальные шишки с уско-



Рис. 2. Шишки кедра сибирского байкальской популяции с одно- и двухлетним развитием с аномального дерева (а) и с обычного, озимь с нормальными чешуями (б), 2010 г.

ренным развитием у прививок были обнаружены в возрасте 10 лет в середине июля в 1985 г. Далее наблюдения проводились с 1987 по 2004 г. (в 2004 г. вегетативное потомство редких форм



Рис. 3. Однолетние шишки с разросшимися семенными чешуями у вегетативного потомства дерева 808.

деревьев было уничтожено пожаром). Выявлено, что для рамет с маточного дерева 808 характерно также развитие однолетнего цикла формирования шишек в год опыления, когда они имели 28–35 % (от всей шишки) разросшихся нижних семенных чешуй (рис. 3).

В однолетних шишках семенные чешуи и семена в них не достигают характерных размеров для двухлетней шишки. К концу сезонного роста размер однолетних шишек чуть больше озими типичных форм кедра сибирского (табл. 1).

Зародыши у семян в однолетних шишках не обнаружены. Зародышевый канал, как показали данные рентгенологического анализа, оказывался пустым. Семена на следующий год не развивались, оставаясь мелкими и пустыми. На прививках также были отмечены однолетние шишки, у которых все семенные чешуи и сама шишка в год цветения сильно разрастаются, достигая почти нормального размера, свойственного двухлетнему развитию: длина 44 мм (от 41 до 50 мм), ширина 33 мм (от 25 до 36 мм). Однако семена в таких однолетних шишках оставались недоразвитыми, без эндосперма и зародыша, и такая шишка опадает в осенне-зимний период (рис. 4)

Таблица 1. Вегетативные и генеративные показатели у клонов кедра сибирского с различным типом развития шишек

Номер дерева	Цикл семеношения	Среднее число латеральных побегов на стволе, шт.	Средняя длина центральной почки побегов первого порядка	Средний размер однолетней шишки и озики в конце сезонного роста	
				длина	ширина
мм					
145	Двухлетний	6.4 ± 0.8	9.2 ± 0.8	25.0 ± 2.05	24.6 ± 3.30
257	»	8.0 ± 1.7	12.2 ± 1.2	22.0 ± 1.15	16.5 ± 0.65
808	Однолетний, смешанный, двухлетний	9.3 ± 0.8	14.0 ± 1.8	29.0 ± 4.80	26.1 ± 5.15

Результаты исследований показали, что прививки с маточного дерева 808 с ускоренным типом формирования шишек отличаются от прививок с нормальным двухлетним циклом развития шишек той же низкогорной популяции более высокими показателями роста, мощным формированием кроны и ассимиляционного аппарата.

У них наблюдается большое число латеральных побегов (9.3 шт.) в мутовке и формирование крупных почек на них длиной от 12 до 20 мм (табл. 1).

Для прививок дерева 808 характерен интенсивный сезонный прирост как центрального побега, так и побегов боковых первого и последующих порядков ветвления, что позволяет деревьям создать мощную хорошо развитую крону

с длинной хвоей, функционирующей 3–4 года (табл. 2).

Как маточное дерево 808, так и прививки с него отличаются от других прививок на плантации мощным охвоением (более 50 хвоинок на 1 см длины побега). Длина хвои маточного дерева 140–160 мм, прививок с него – 135–155 мм, что на 25–37 % больше, чем у других клонов на этой плантации (табл. 2).

Семенное потомство. В первый год роста (2011 г.) у всходов семенного потомства от аномальных и типичных форм деревьев кедра сибирского проводили учет всхожести, состояния и числа семядолей. Выявлено, что всходы потомства сеянцев с деревьев с аномальным развитием отличались по числу сформировавшихся



Рис. 4. Однолетняя шишка у прививок кедра сибирского саянской популяции (дерево 808).

Таблица 2. Сезонный прирост и длина хвои вегетативного потомства кедра сибирского с различным типом развития шишек

Номер дерева	Цикл семеношения	Средний за 5 лет сезонный прирост побегов, см		Длина хвои, мм	
		осевой	боковой первого порядка	средняя длина за 3 года	lim
145	Двухлетний	29.1 ± 2.1	13.2 ± 1.7	102	92–119
257	»	35.5 ± 6.8	18.6 ± 2.7	113	105–125
808	Однолетний, смешанный, двухлетний	37.5 ± 9.5	26.2 ± 2.9	141	135–155

ся вегетативных почек и семядолей. У сеянцев с аномальных деревьев количество семядолей было в среднем 12–13 шт. (максимально 15 шт.), у контроля – в основном 11 шт. Уже в четырехлетнем возрасте потомство с аномальных деревьев байкальской популяции отличалось усиленным ростом, интенсивным ежегодным приростом, повышенным числом заложённых латеральных побегов и более длинной хвоей по сравнению с контролем (Кузнецова, 2019). В 2019 г. высота саженцев с аномальных форм деревьев составляла в среднем 62 см (от 49 до 79 см) с приростами, в среднем 14 см, высота контрольных саженцев – в среднем 40 см (от 24 до 56 см) и с небольшими приростами – в среднем 7 см.

В 2023 г. проведены замеры ростовых показателей у 13-летнего семенного потомства с аномальных деревьев кедра сибирского и их контроля байкальской популяции. Для сравнения фенотипических показателей также было замерено семенное потомство кедра сибирского саянской популяции с нормальным двухлетним циклом семеношения (табл. 3).

Проведенный сравнительный анализ ростовых показателей семенного потомства байкальской и саянской популяций выявил, что по

высоте выделяется семенное потомство с аномальных 100-летних деревьев кедра сибирского (Танхой), средняя высота 162 см, максимальная – 232 см (табл. 3).

Не уступает по высоте семенное потомство с 40-летнего аномального дерева (Выдрино) – средняя высота 160 см (максимальная – 194 см).

Семенное потомство деревьев с нормальным типом семеношения из оптимальных условий произрастания кедра сибирского (Западный Саян) уступает по росту (высоте) семенному потомству аномальных деревьев байкальской популяции, но превышает по этим показателям контрольные деревья байкальской популяции (табл. 3). Для семенного потомства аномальных деревьев характерен ежегодный интенсивный прирост в среднем до 35 см (максимальный 50 см), и вторичный прирост центрального побега с активным ростом почек и длинной свисающей хвоей (рис. 5).

Проведенные исследования показали, что 13-летнее семенное потомство кедра сибирского с аномальных деревьев байкальской популяции по сравнению с потомством контрольным и саянской популяции на протяжении всего периода роста выделяется гетерозисными признаками (большим числом семядолей у сеянцев, интен-

Таблица 3. Семенное потомство аномальных и контрольных деревьев (возраст 13 лет)

Цикл семеношения	Высота		Прирост		Диаметр		Число почек на центральном побеге, шт.
	$X \pm m$, см	V , %	$X \pm m$, см	V , %	$X \pm m$, см	V , %	
<i>Республика Бурятия, Танхой</i>							
Смешанный контроль Двухлетний	161.90 ± 14.20	36	29.70 ± 2.81	39	2.29 ± 0.31	55	5.01 ± 0.41
	107.17 ± 7.38	25	24.25 ± 2.18	31	1.70 ± 0.10	12	5.17 ± 0.62
<i>Республика Бурятия, Выдрино</i>							
Смешанный контроль Двухлетний	159.60 ± 8.42	22	35.60 ± 1.90	22	2.0 ± 0.15	30	6.20 ± 0.49
	100.60 ± 6.20	19	28.30 ± 1.90	20	2.06 ± 0.15	24	5.80 ± 0.45
<i>Западный Саян, Кулумыс</i>							
Двухлетний	128.31 ± 13.07	37	32.23 ± 2.90	33	2.0 ± 0.08	37	6.55 ± 0.62



Рис. 5. Семенное потомство редких форм кедр сибирского байкальской популяции.

сивным приростом, большей высотой, длинной хвоей и большим числом заложения латеральных побегов), характерных и для материнских аномальных деревьев байкальской популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ роста и развития вегетативного и семенного потомства редких форм кедр сибирского, созданных в Красноярской лесостепи, показал, что они отличаются на плантации более интенсивным ростом центрального и латеральных побегов, мощным формированием кроны, длинной хвоей, интенсивным охвоением побегов, вторичным приростом, разрастанием шишек и их семенных чешуй в год цветения частично или полностью. Все эти признаки гетерозисного роста характерны и для материнских деревьев редких форм саянской и байкальской популяций. Это свидетельствует о том, что данный тип редких форм (аномальных) деревьев кедр сибирского может относиться как к му-

тантам и гибридам (Ирошников, 1985, 2001), так и к эволюционно продвинутым деревьям (Минина, Ларионова 1976, 1979; Третьякова, 1990). Так как деревья кедр сибирского редких форм произрастают с представителями реликтового неморального комплекса в районе рефугиума древней третичной флоры, это дает основание считать редкие формы кедр неморальным реликтом (Епова, 1956; Малышев, 1960; Карбаинов, 1982; Кузнецова, Карбаинов, 2012; Nazimova et al., 2014; Кузнецова, 2019). Не исключается, что возникновение новых редких форм деревьев в популяциях является их приспособлением к изменяющимся условиям климата, потеплению, резким сменам температур (Knott et al., 2023). Для познания природы данных утверждений необходимы дальнейшие селекционно-генетические исследования.

Исследования проведены в рамках базового проекта ФИЦ КНЦ СО РАН FWES-2024-0028, №124012900557-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Епова Н. А. Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана // Изв. биол.-геогр. НИИ Иркут. гос. ун-та. 1956. Т. 16. Вып. 1–4. С. 26–61.
- Ирошников А. И. Полиморфизм популяций кедров сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1974. С. 73–103.
- Ирошников А. И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедров сибирского // Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. С. 8–40.
- Ирошников А. И., Твеленев М. В. Изучение генофонда, интродукции и селекции кедровых сосен // Лесоведение. 2001. № 4. С. 62–68.
- Карбаинов Ю. М. Реликтовая популяция кедров сибирского на юго-восточном побережье оз. Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. Иркутск, 1982. Ч. 4. С. 22.
- Кузнецова Г. В., Кузнецова Г. В. Реликтовая популяция хвойных в байкальском заповеднике // Состояние и перспективы изучения охраняемых природных комплексов Прибайкалья: Материалы науч. конф., посвящ. 40-летию Байкал. гос. природ. биосфер. заповед. Иркутск: Репроцентр А1, 2009. С. 84–89.
- Кузнецова Г. В. Семенное потомство редких форм кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) байкальской популяции // Роль научно-исследовательской работы в управлении и развитии ООПТ: Материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 50-летию со дня образования Байкал. гос. природ. биосфер. заповед., пос. Танхой, 14–15 октября 2019 г. Иркутск: Ин-т геогр. им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2019. С. 148–150.
- Кузнецова Г. В., Карбаинов Ю. М. Редкие формы кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в местах рефугиума древней третичной флоры // Хвойные бореал. зоны. 2012. Т. 30. № 1–2. С. 102–105.
- Мальшев Л. И. О редких растениях Восточных Саян // Ботанические материалы Гербария Ботанического института АН СССР. М.; Л., 1960. Т. 20. С. 405–408.
- Минина Е. Г., Ларионова Н. А. Аномалия женских шишек сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) как возможная форма апомиксиса // Докл. АН СССР. 1976. Т. 227. № 5. С. 1261–1263.
- Минина Е. Г., Ларионова Н. А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука, 1979. 215 с.
- Третьякова И. Н. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. 155 с.
- Knott J. A., Liang L., Dukes J. S., Swihart R. K., Fei S. Phenological response to climate variation in a northern red oak plantation: Links to survival and productivity // Ecology. 2023. V. 104. Iss. 3. Article e3940. 14 p.
- Nazimova D. I., Danilina D. M., Stepanov N. V. Biodiversity of rain-barrier forest ecosystems of the Sayan Mountains // Bot. Pacif. 2014. V. 3. Iss. 1. P. 39–41.

VEGETATIVE AND SEED PROGENY OF RARE FORMS OF THE SIBERIAN STONE PINE IN KRASNOYARSK FOREST-STEPPE

G. V. Kuznetsova

V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch,
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

E-mail: galva@ksc.krasn.ru

The results of a study of the biology of the development of vegetative and seed progeny of rare forms of the Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour), created under new testing conditions in the experimental forestry “Pogorelsky Bor” in the Krasnoyarsk forest-steppe, are presented. Mother trees of vegetative offspring grow in optimal conditions in the low mountains of the Western Sayan, and seed trees in the foothills of Khamar-Daban and the Lake Baikal basin. Rare forms of the Siberian stone pine trees are characterized, in addition to the two-year seeding period, by the development of megastrobiles in the year of flowering, a year earlier than in typical forms. According to the results of the study, it was revealed that the vegetative offspring of the Siberian stone pine inherits the annual and mixed type of seed production of the mother tree (808) of the Sayan population; The seed offspring of the Baikal population are distinguished by growth indicators (increased number of cotyledons, long needles, number of lateral shoots, height, growth), which are also characteristic of mother trees. All identified signs of vegetative and seed progeny of the Siberian stone pine rare forms created in the Krasnoyarsk forest-steppe are characteristic of hybrid plants, manifested as growth heterosis.

Keywords: *Siberian stone pine, rare forms, vegetative progeny, seed progeny, annual, biennial, mixed, seed bearing, female cone, ramets*

How to cite: Kuznetsova G. V. Vegetative and seed progeny of rare forms of the Siberian stone pine in Krasnoyarsk Forest-Steppe // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 3–10 (in Russian with English abstract and references).