

ЦВЕТОСЕМЕННЫЕ РАСЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЮЖНОЙ СИБИРИ И МОНГОЛИИ

Т.Н. Новикова¹, Л.И. Милютин¹, С. Жамъянсурен²

¹ Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28, e-mail: nota@ksc.krasn.ru, milyutin@ksc.krasn.ru

² Институт общей и экспериментальной биологии Академии наук Монголии,
210361, Улан-Батор, ул. Жукова, 77, Монголия, e-mail: jonon111@yahoo.com

Приведены материалы о встречаемости деревьев с разным цветом семян в популяциях сосны обыкновенной в ряде районов Южной Сибири и Монголии. Отмечено, что в последние годы интерес к цветосеменным расам сосны возрос в связи с тем, что выявлены фены окрасочных слоев семян этого вида. Сочетание различных фенов является характерным признаком отдельной особи, маркирующим ее генотип. Сделан вывод о доминировании в популяциях особей с темными семенами, а также о лучшем росте потомства этих особей. Анализируются особенности потомств цветосеменных рас сосны. Отсутствие деревьев со светлыми семенами и соответственно снижение внутривидового разнообразия по цвету семян свойственно популяциям, произрастающим в более жестких условиях. Показатели качества семян (масса 1000 семян, энергия прорастания, всхожесть) у потомств деревьев с разным цветом семян существенно не различались. Потомства деревьев со светлыми семенами менее жизнеспособны и подвержены элиминации на ранних стадиях роста и развития. Выживаемость потомств от семян черного и коричневого цвета в процессе роста в различном возрасте (22, 42, 49 лет) одинакова. В азиатской части ареала сосны (Сибирь, Монголия) особи с темными семенами доминируют и в южных, и в северных районах.

Ключевые слова: цветосеменные расы сосны обыкновенной, состав популяций, потомства деревьев с разным цветом семян, Южная Сибирь, Монголия.

COLOR SEED RACES OF SCOTS PINE IN SOUTH SIBERIA AND MONGOLIA

T.N. Novikova¹, L.I. Milyutin¹, S. Jamiyansuren²

¹ V.N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS,
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28, e-mail: nota@ksc.krasn.ru, milyutin@ksc.krasn.ru

² Institute of General and Experimental Biology, Mongolian Academy of Sciences,
210351, Ulaanbaatar, Zhukov str., 77, Mongolia, e-mail: jonon111@yahoo.com

Materials on portion of Scots pine trees with different color of seeds in the some regions on South Siberia and Mongolia are adduced. It is marked, that interest for color seed vaces at the last years in connection with the fact that phens of the color layers of this species are exposed. Combination of different phens is characteristic feature of separate individual marked her genotype. Peculiarities of the progenies of color seeds races Scots pine are analyzed. A conclusion is drawn on prevalence in the populations of the individuals with dark seeds and best growth of progenies these individuals as well. The absence of trees with light seeds and correspondingly the lowering of intrapopulation diversity on color of seeds are characterized by the populations growing in the more hard conditions. Quantitative indices of seeds (weight of seeds, germination energy, technical germination ability) of progenies trees with different color of seeds aren't differed considerable. The progenies of trees with light seeds are less viable and eliminated in the different stages of growth and development. The survival of the progenies trees with different color of seeds at the age of (22, 42, 49 years) was practical equally. In the Asiatic part of the area Scots pine (Siberia, Mongolia) the individuals with dark seeds prevail and south regions and north regions.

Key words: color-seeds races of Scots pine, structure of populations, peculiarities of progenies trees with different color of seeds, South Siberia, Mongolia.

ВВЕДЕНИЕ

При изучении внутривидового биологического разнообразия сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) большое внимание уделяется формам этого вида, различающимся по окраске семян, так

называемым цветосеменным расам. В.Н. Сукачев (1938) относил эти расы к лузусам, т. е. к внутривидовым формам, не привязанным к определенному ареалу.

Учеными выделено от 4 до 72 вариаций окраски семян (Курдиани, 1908; *Соболев, 1908*, по: Ирошников, 2001; Правдин, 1964; Мамаев, 1972; Коновалов, Пугач, 1978). Краткое обобщение исследований этих форм было сделано Л.Ф. Правдиным (1964). Выделенные С.З. Курдиани (1908) четыре цветосеменные расы, или цветосеменные формы: с черными, коричневыми, пестрыми и оранжевыми семенами в соответствии с правилами ботанической номенклатуры были отмечены П.И. Молотковым и И.Н. Патлаем (Molotkov, Patlai, 1991) как *f. baliosperma* Kurdiani с пестрыми семенами; *f. leucosperma* Kurdiani с желтыми семенами; *f. melanosperma* с черными семенами; *f. phaeosperma* с коричневыми семенами. Впервые такие же латинские названия этим формам дал Д.И. Литвинов (Сукачев, 1938).

Формовое разнообразие сосны по окраске семян изучалось в разных районах ареала (Курдиани, 1908; Горшков, 1966; Мамаев, 1972; Пугач, 1976; Видякин, 2001, 2003; Шутяев, 2007; Голиков, 2011; Рогозин, 2013; и др.), в том числе и в азиатской части России (Грибанов, 1959; Лигачев, 1962; Мишуков, 1974; Кузьмина, 1978; Колегова, 1984; Тараканов, 2003; Новикова, 2007; Милютин и др., 2013). Изучение внутривидового разнообразия сосны по цвету семян проводилось также в Северной Монголии, в Селенгинской провинции монгольскими исследователями (Udval, Batkhuu, 2013). В процессе исследований установлено, что ареал сосны обыкновенной представляют насаждения с различной долей участия темно- и светлоокрашенных семян, при этом в большинстве насаждений преобладают деревья с темноокрашенными семенами. Особенно большое представительство деревьев сосны с

темными семенами свойственно богатым и в достаточной степени увлажненным экотопам. Деревья сосны со светлой окраской семян чаще встречаются в сухих борах лесостепной зоны (южные районы), а также в пессимальных условиях с холодным режимом термики и избыточным увлажнением мест произрастания некоторых насаждений у северной границы ареала (Черепнин, 1964, 1980). Однако многие популяции сосны на территории ее обширного ареала в этом отношении не изучены.

В последние годы интерес к цветосеменным расам сосны возрос в связи с тем, что выявлены фены окрасочных слоев семян этого вида. Сочетание различных фенотипов является характерным признаком отдельной особи, маркирующим ее генотип (Видякин, 2001, 2003). Изучалось также влияние происхождения цветосеменных рас на устойчивость и показатели роста потомств при культивировании в различающихся по влагообеспеченности и трофности местообитаниях. Опыты В.Л. Черепнина (1980) показали, что в сухих условиях Минусинской лесостепи потомство деревьев со светлыми семенами, собранными в условиях недостаточного увлажнения (свежий бор), имели наиболее высокие показатели выживаемости и роста. Однако потомство деревьев с такими же светлыми семенами, но заготовленными во влажном бору, отличалось в сухих условиях неудовлетворительными показателями линейного роста и выживаемости. В тех же сухих условиях потомство деревьев с темными семенами, заготовленными как в свежих, так и во влажных борах, характеризовалось посредственными показателями выживаемости и роста.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Задача настоящей работы – изучить структуру популяций сосны по встречаемости цветосеменных рас в отдельных районах Южной Сибири и Монголии, а также исследовать некоторые биологические и лесоводственные особенности этих рас. В частности, для анализа наследования признаков цветосеменных рас, а также для выявления связи цвета семян с их посевными качествами и ростом потомства в 1961 г. на Погорельском стационаре Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Красноярская лесостепь) были заложены культуры сосны из семян разного цвета.

Одним из объектов наших исследований были популяции сосны обыкновенной в Монголии, на территории горной системы Хэнтэя. Насаждения сосны в центральных и юго-восточных районах Хэнтэя произрастают в разнообразных экологических условиях горного и равнинного рельефа и характеризуются значительными различиями в тепло- и влагообеспеченности. Районы исследова-

ния расположены в переходной зоне от поднятия у оз. Байкал до Монгольской возвышенности и удалены к юго-востоку (48–50° с.ш. и 104–113° в.д.) от столицы Монголии г. Улан-Батора.

Сбор семян осуществляли в лесостепных сосняках разнотравных и разнотравно-осоковых типов леса, а также в сухих борах. Насаждения отличаются невысокими густотой (270–330 шт./га) и сомкнутостью (0.2–0.4), что указывает на жесткие условия произрастания.

Рельеф местности представляет равнину или среднегорье с уклоном на юго-восток, высота над уровнем моря (в. н. у. м.) варьирует от 971 до 1740 м.

Насаждения, произрастающие в среднегорных условиях вблизи Улан-Батора (в. н. у. м. 1267 м) и Биндера (в. н. у. м. 1086 м), характеризуются III–IV классами бонитета, равнинные насаждения бассейнов Селенги и Онона – III классом бонитета. Возраст варьирует от 30 до 120 лет. При

Морфометрические показатели семян, их цвет и доля участия (%) цветосеменных рас в составе популяций сосны в Хэнтэе (Монголия)

Происхождение	N	Масса 1000 шт. семян, г				Доля цветосеменных рас сосны в популяциях, %			Число пол-нозерновых семян в 1 шишке
		черных	коричневых	светлых	средних*	черных	коричневых	светлых	
Биндер	1100	6.9	6.0	7.2	6.7	74	19	7	21.9
Богдо-Ула	527	5.8	4.8	–	5.2	40	60	–	16.8
Нарсанбулат	800	5.5	5.2	–	5.4	68	32	–	16.2
Баян-Ула 1	1150	5.5	5.3	4.6	5.3	37	56	7	22.8
Баян-Ула 2	1150	5.6	5.4	4.0	5.3	37	56	7	22.8
Баян-Адрага 1	1200	7.2	6.6	5.4	6.7	38	53	9	24.3
Баян-Адрага 2	1250	6.5	6.7	7.1	6.7	38	58	4	25.0
Баян-Адрага 3	1150	5.0	4.3	–	4.7	67	33	–	22.9
Баян-Адрага 4	306	5.7	5.5	4.3	5.5	65	29	6	17.2
Булган	660	5.6	5.0	–	5.2	31	69	–	21.6
Хилэнт-Ула	1300	6.4	6.1	–	6.3	73	27	–	26.0
$X \pm m_x$		5.9 ± 0.20	5.5 ± 0.24	5.0	5.6 ± 0.21	49.4 ± 5.2	47.3 ± 4.8	3.3	21.6 ± 1.1
C, %		10.9	14.0	–	12.3	3.4	15.3	–	16.5
P, %		3.2	4.2	–	3.7	10.1	9.8	–	5.0

Примечание. Здесь и далее N – число особей от разных цветосеменных рас; C – коэффициент вариации, %; P – точность опыта.

*Показатели массы семян определялись как средневзвешенные в связи с неодинаковым представительством числа семян от каждой цветосеменной расы. Статистические показатели светлосеменной расы не определялись из-за малого числа популяций, в которых эта раса встречается. Различия между массой 1000 шт. и встречаемостью черных и коричневых семян достоверны (критерии Стьюдента (t) равны 4 и 3 соответственно).

сборе семян сосны в районах исследования они были дифференцированы по цвету на три группы, что обусловлено незначительным разнообразием оттенков во всех популяциях: 1 – черные семена,

2 – коричневые и 3 – светлые. Средняя для насаждения масса семян определялась соответственно доле участия каждой из цветосеменных рас (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В исследуемых насаждениях Северо-Восточной Монголии особи на 91–100 % являются представителями темноссеменной расы. При этом в одних популяциях преобладают семена черной, а в других – коричневой окраски (см. табл. 1). Представительство светлосеменной расы в популяциях незначительно (4.0–9.0 %), а в отдельных популяциях светлые семена отсутствуют. По-видимому, различия во встречаемости цветосеменных рас в основном обусловлены изменчивостью экологических условий. Например, в одном географическом районе (Баян-Адрага 1 и 2) в сухих условиях произрастания (тип леса – сухой бор) встречаемость черноссеменной расы составляет 38 %, а в более влажных условиях (Баян-Адрага 3 и 4, тип леса – осочково-разнотравный) участие этой расы возрастает почти вдвое – 65–67 %. Таким образом, в данном регионе подтверждаются выводы В.Л. Черепнина (1964, 1980) и других исследователей о взаимосвязи цвета семян сосны и степени увлажненности условий произрастания.

Жизнеспособность и энергия прорастания семян в исследуемых популяциях Монголии характеризуются высокими показателями – 83–96 и 78–89 % соответственно. Для сосновых популяций республики присуща значительная вариабельность по массе 1000 шт. семян (4.3–7.1 г). Даже в пределах одного уже упоминавшегося района (Баян-Адрага) масса семян варьирует от 4.7 до 6.7 г, что обусловлено влиянием разнообразных экологических и микроклиматических факторов. Отмечено также, что в сухом бору (Баян-Адрага 1 и 2) масса семян темноссеменной расы составила (6.5–7.2 г), в более влажных условиях (Баян-Адрага 3 и 4) эти показатели (5.0–5.7 г) несколько ниже (см. табл. 1).

При сравнении урожая 2011 г. с показателями предыдущих лет и средними многолетними данными отмечено уменьшение массы семян, что связано, очевидно, с дефицитом осадков в годы формирования и роста генеративных органов. Такая закономерность характерна для насаждений сосны, произрастающих в заповеднике Богдо-Ула, а

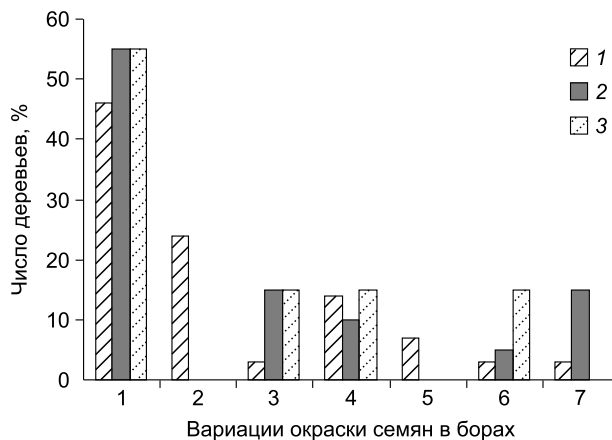
также в районах Баян-Ула и Биндер. Ранг популяций по массе семян сохраняется в засушливые годы, при этом наблюдается варьирование в связи с разновысотностью и трофностью местообитаний. Масса черных семян превышает массу коричневых, а масса светлых семян несколько меньше массы коричневых семян. Исключением являются популяции Баян-Адрага 2 и Биндер, из-за сухости условий произрастания наибольшей массой, как уже отмечалось, характеризуются светлые семена, определенной закономерности в массе коричневых и черных семян не установлено.

Увеличение внутривидового разнообразия в связи с улучшением местообитаний обнаружено и в ряде популяций Селенгинской провинции Монголии: Орос Даван, Лухкам Тобой, Гунн Нуур, Талин Нури, Улан Бургас (Udval, Batkhuu, 2013).

Структура популяций сосны по цвету семян изучалась также Т.Н. Новиковой (Милютин и др., 2013) в трех лесостепных борах Красноярского края: Погорельском, Назаровском и Минусинском. Были выделены семь вариаций окраски семян (см. рисунок).

Установлено, что в изученных популяциях преобладают особи с темноокрашенными семенами. Деревья с серыми и светло-серыми семенами в Погорельском и Назаровском борах встречаются в небольшом количестве, а в Минусинском вообще отсутствуют. Деревья с переходной серо-коричневой окраской семян обнаружены только в Погорельском бору.

Исследования цветосеменных рас сосны проводились и в Красноярской лесостепи, где изучалось влияние окраски семян на признаки и свойства потомств сосны (табл. 2). Детальное описание этого эксперимента опубликовано ранее (Колегова, 1984; Новикова, 2007).



Распределение деревьев по цвету семян в лесостепных борах Средней Сибири: Погорельском (1), Назаровском (2), Минусинском (3).

Вариации окраски семян: 1 – черные и бурые, 2 – темно-серые, 3 – темно-коричневые, 4 – светло-коричневые, 5 – серо-коричневые, 6 – светло-бурые, 7 – серые и светло-серые.

Последние исследования потомств цветосеменных рас сосны показали, что в 49-летнем возрасте сохранность потомств, выращенных из черных семян сосны, составила 26.4 %, из коричневых семян – 27.2 %. Таким образом, элиминация особей среди потомств примерно одинакова и за 7-летний период (от 42 до 49 лет) достигла 4.6–3.8 %.

По мере увеличения сомкнутости древостоя наблюдается возрастание темпов отпада. Так, если за предшествующий 20-летний период ежегодный отпад деревьев составлял соответственно 0.36 и 0.42 % (усредненные данные), то за последующие 7 лет эти показатели увеличились до 0.65 и 0.54 %. Средние диаметры (в 2010 г.) у потомства от черных и коричневых семян были близки между собой – 17.3–17.5 см (табл. 3). Таким образом, по

Таблица 2

Показатели сохранности и роста потомств сосны от цветосеменных рас в разном возрасте

Окраска семян	N	Сохранность, %			D, см ($X \pm m_x$)		H, м* ($X \pm m_x$)	
		22 года	42 года	49 лет	42 года	49 лет	42 года	49 лет
Черная	986	38.3	31.0	26.4	15.8 ± 0.35	17.3 ± 0.34	18.7 ± 0.22	21.6 ± 0.20
Коричневая	616	39.4	31.0	27.2	15.4 ± 0.30	17.5 ± 0.34	18.0 ± 0.19	20.9 ± 0.13
Серая	226	4.8	4.4	–**	18.0	–**	15.8	–**

* Высота из-за большой густоты культур измерялась у 20 деревьев.

** Сохранившиеся потомства деревьев из серых семян были срублены в 2003 г., поэтому в исследованиях 49-летних культур (2010 г.) они не учитывались.

Таблица 3

Распределение потомств сосны по окраске семян и показатели качества семян этих потомств

Окраска семян материнских деревьев	Масса 1000 шт. семян, г	Полнозернистость, %	Жизнеспособность, % (Lim)	Черные семена потомства, %	Коричневые семена потомства, %
Черная	7.1	87.5	61.0–86.0	73.0	27.0
Коричневая	7.3	89.2	40.0–89.2	23.0	77.0

ряду признаков значимых различий между потомствами не обнаружено, что свидетельствует о равных адаптивных свойствах черно- и коричнево-семенной рас сосны.

Различия по диаметру и высоте деревьев с черными и коричневыми семенами во все периоды

измерений были статистически не достоверными, за исключением высот в 49-летнем возрасте, когда критерий Стьюдента (t) был равен 4.2.

Существенных различий в качестве семян потомств разных цветосеменных рас (Новикова, 2007) в наших исследованиях не выявлено (см. табл. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщение полученных материалов о структуре популяций сосны по встречаемости цветосеменных рас в изученных районах (юг Средней Сибири и горные районы Северной Монголии) показало, что в изученных популяциях преобладают особи с темноокрашенными семенами. Не распространяя этот вывод из наших исследований и немногочисленных литературных данных на весь обширный ареал сосны в Южной Сибири и Монголии, считаем, что полученные результаты могут быть основой для дальнейших исследований этого вопроса в других районах ареала сосны.

А.П. Тольский (1950), обобщив исследования цветосеменных рас сосны в европейской части бывшего СССР, сделал вывод о том, что в южных районах преобладают деревья с темной окраской семян, а в северных, наоборот, – со светлой. В сибирской части ареала сосны такая закономерность не отмечена, так как и в северных районах, и в южных выявлено преобладание деревьев сосны с темной окраской семян. Например, в Северо-Восточном Забайкалье (Становое нагорье, Чарская котловина) в популяции сосны доминируют (92 %) деревья с черными и коричневыми семенами (Дво-

рецкий, 1996). Превосходство темноокрашенных семян у северных западно-сибирских климатипов установлено в географических культурах сосны в Новосибирской области (Тараканов, 2003).

Подводя итог исследованиям опытных культур, дифференцированных по цвету семян, следует отметить преимущество в линейном росте потомства деревьев с семенами черного и коричневого цвета. Культуры, выращенные из семян светло-серой окраски, уступают по росту в высоту потомству от темных семян.

Обобщая полученные данные и литературные материалы, можно констатировать, что стабилизирующий отбор оптимизирует состав популяции, сохраняя потомства, наиболее адаптированные к конкретным условиям произрастания. Применительно к объектам наших исследований установлено, что в большинстве изученных районов произрастания сосны в Южной Сибири и Монголии наиболее приспособленной является форма с темноокрашенными семенами.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проекта № 13-04-00495.

ЛИТЕРАТУРА

- Видякин А.И.** Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. 2001. № 3. С. 197–202.
- Видякин А.И.** Выделение фенотипов окраски семян сосны обыкновенной // Лесоведение. 2003. № 2. С. 69–73.
- Голиков А.М.** Эколого-диссимметрический и изоферментный анализ структуры модельных популяций сосны обыкновенной // Там же. 2011. № 5. С. 46–53.
- Горшков А.К.** Сортирование семян по цвету и устойчивость всходов к инфекционному полеганию // Лесоэксплуатация и лесн. хоз-во. 1966. Т. 32. С. 8.
- Грибанов Л.Н.** Семена сосны из ленточных боров Обь-Иртышского междуречья // Тр. КазНИИЛХ. Алма-Ата, 1959. Т. 2.
- Дворецкий Н.И.** Изменчивость сосны обыкновенной в Восточном Забайкалье: Дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1996. 103 с.
- Ирошников А.И.** Использование элементарных признаков в исследованиях изменчивости древесных растений // Лесная генетика и селекция на рубеже тысячелетий: Тез. докл. конф. Воронеж, 2001. С. 17.
- Колегова Н.Ф.** Окраска семян сосны обыкновенной // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. Красноярск, 1984. С. 147–154.
- Коновалов Н.А., Пугач Е.А.** Основы лесной селекции и сортового семеноводства. М., 1978. 173 с.
- Кузьмина Н.А.** Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье // Изменчивость хвойных пород Сибири. Красноярск, 1978. С. 96–120.
- Курдиани С.З.** Деление *Pinus sylvestris* на расы // Лесопром. вестн. 1908. № 26. С. 237–240.
- Лигачев И.Н.** Изменчивость морфологических признаков и некоторых биоэкологических свойств сосны обыкновенной в пределах Бурят-Монгольской АССР // Тр. Ин-та леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН СССР. М., 1962. Т. 54. С. 189–222.
- Мамаев С.А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 283 с.
- Милютин Л.И., Новикова Т.Н., Тараканов В.В., Тихонова И.В.** Сосна степных и лесостепных боров Сибири. Новосибирск, 2013. 127 с.

- Мишуков Н.П.** Изменчивость семян сосны обыкновенной в Западной Сибири // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. Новосибирск, 1974. С. 75–87.
- Новикова Т.Н.** Анализ потомства цветосеменных форм сосны обыкновенной // Лесоведение. 2007. № 1. С. 36–42.
- Правдин Л.Ф.** Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., 1964. 190 с.
- Пугач Е.А.** Цветосеменные формы у сосны обыкновенной // Селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. Воронеж, 1976. Вып. 3. С. 30–34.
- Рогозин М.В.** Селекция сосны обыкновенной для плантационного выращивания. Пермь, 2013. 200 с.
- Сукачев В.Н.** Дендрология с основами лесной геоботаники. М., 1938. 614 с.
- Тараканов В.В.** Структура изменчивости, селекция и семеноводство сосны обыкновенной в Сибири: Дис. ... д-ра с.-х. наук. Новосибирск, 2003. 454 с.
- Тольский А.П.** Лесное семеноводство. М., 1950. 167 с.
- Черепнин В.Л.** Селекционное значение происхождения семян сосны обыкновенной, их веса и цвета // Селекция древесных пород в Восточной Сибири. М., 1964. С. 58–68.
- Черепнин В.Л.** Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск, 1980. 183 с.
- Шутяев А.М.** Изменчивость хвойных видов в испытательных культурах Центрального Черноземья. М., 2007. 296 с.
- Molotkov P.I., Patlai I.N.** In Cs. Mátyás. Genetics of Scots Pine. Budapest, 1991. P. 36.
- Udval B., Batkhuu N.O.** Seed and cone characteristics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from diverse seed sources in northern Mongolia // Euras. J. For. Res. 2013. V. 16 (1). P. 57–62.