

УДК 630*181.65+582.475.2+581.143.4+581.4

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.5.35

СТРУКТУРА РАЗНООБРАЗИЯ ПО ВЕГЕТАТИВНОЙ И ГЕНЕРАТИВНОЙ СТРУКТУРЕ КРОНЫ КЕДРА СИБИРСКОГО НА ПЛАНТАЦИИ С РАЗРЕЖЕННОЙ ПОСАДКОЙ*

С.Н. Велисевич, канд. биол. наук; ResearcherID: N-1661-2015, ORCID: 0000-0003-4929-1681

А.В. Попов, аспирант; ResearcherID: K-7504-2017, ORCID: 0000-0001-7578-2455

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, пр. Академический, д. 10/3, г. Томск, Россия, 634055; e-mail: velisevich@imces.ru, tomskceltic@gmail.com

Исследования характера и природы разнообразия хозяйственно ценных признаков у лесных древесных видов представляют большой интерес не только с позиций лесной селекции и практического лесоводства, но и с общебиологической точки зрения. В ряду объектов внимания ученых-селекционеров особое место занимают орехоплодные виды, к числу которых принадлежит кедр сибирский. Его введение в культуру путем плантационного выращивания древесины и создания промышленных орехоплодных плантаций позволит в будущем резко снизить хозяйственную нагрузку на природные экосистемы. Цель настоящей работы состояла в анализе структуры разнообразия по росту и генеративному развитию кроны деревьев кедра сибирского на специально созданной плантации, где низкий уровень естественного отбора дает возможность для более результативной селекции *на скороплодность, рост и семенную продуктивность*. Плантация, расположенная на юге равнинной западносибирской части ареала (юг Томской области), создана из семян кедра местной популяции. Они были высажены в 1977 г. в качестве производственных культур с обычной плотностью (0,75×3 м). В 10-летнем возрасте их рассадил на расстоянии 8×8 м. На основе ретроспективного метода, позволяющего по следам на коре побегов восстановить ход их органогенеза и роста, реконструирована динамика вступления в половую репродукцию 89 модельных деревьев, достигших 40-летнего возраста, проведена сравнительная характеристика вегетативного и генеративного развития кроны. Полученные результаты показывают, что в целом исходная идея о зависимости эффективности отбора от условий, в которых формировалось насаждение, подтверждается. В естественном сомкнутом насаждении многие из выявленных в ходе данного исследования лидеров по плодоношению отстали бы из-за среднего или даже слабого роста и, возможно, не достигли бы репродуктивного возраста. На плантации с разреженной посадкой они сохранились и вышли в лидеры по плодоношению. Раннее начало плодоношения, даже в условиях разреженной посадки, положительно связано со скоростью роста в прегенеративный период онтогенеза ($r = +0,65$). Уровень различий по генеративному развитию деревьев оказался гораздо выше, чем по вегетативному. Обилие мужских побегов в кроне и относительная протяженность мужского генеративного яруса определялись прежде всего высотой деревьев. На развитие женской генеративной сферы активный рост дерева в высоту, напротив, не имел заметного влияния. Контрастные различия в связях мужской и женской сферы с различными показателями роста являются, по нашему мнению, весьма интересным результатом. Высокие деревья с неширокой кроной наиболее перспективны для селекции на пыльцевую продуктивность, поскольку имеют более протяженный мужской ярус и благодаря этому имеют больше мужских побегов в кроне. Деревья с широкой

* Статья опубликована в рамках реализации программы развития научных журналов в 2019 г., по материалам XIX Международной конференции молодых ученых «Леса Евразии – Южный Урал» (25–30 августа 2019 г., г. Челябинск).

кроной перспективны для селекции на семенную продуктивность. Однако урожайность не во всех случаях является прямой функцией размера кроны, а зависит от конкретного генотипа дерева. Это подтверждается тем, что в каждой группе (высоких, средних и низких деревьев) есть индивиды высокоурожайные и низкоурожайные, что открывает возможности для селекции на семенную продуктивность в группах, различающихся по уровню роста. Использование расчетного относительного показателя «на 1 м² площади горизонтальной проекции кроны» дало возможность для отбора лучших деревьев по урожайности (сочетающих минимальный размер кроны с количеством шишек на единицу площади кроны) и росту (сочетающих большую высоту и узкую крону).

Для цитирования: Велисевич С.Н., Попов А.В. Структура разнообразия по вегетативной и генеративной структуре кроны кедр сибирского на плантации с разреженной посадкой // Лесн. журн. 2019. № 5. С. 35–47. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.5.35

Финансирование: Работа выполнена при поддержке РФФ (грант № 18-16-00058).

Ключевые слова: кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour), плантация с разреженной посадкой, рост, половая репродукция, разнообразие, отбор.

Введение

Лес в хозяйственной деятельности человека – это в первую очередь древесина, поэтому абсолютное большинство исследований по внутривидовому разнообразию и практически все селекционные программы относятся к теме вегетативной продуктивности и качества древесины. Лесосеменные плантации (seed orchards) наиболее часто используются в половом размножении лесных видов во всем мире [10, 11, 15, 18, 19, 21, 22]. Они состоят из отобранных, генетически превосходящих родителей-кандидатов потомков, основная задача которых – давать обильный и легко собираемый урожай генетически улучшенных семян [14, 16, 25].

Между тем рост – это всего лишь одна из двух сторон жизнедеятельности дерева. Вторая, и очень важная, – половая репродукция – изучена и задействована в селекционных программах гораздо меньше, поскольку для традиционного лесовосстановления раннее и обильное плодоношение – нежелательное явление, тормозящее рост [2, 3, 7, 23]. Поэтому генеративная структура кроны деревьев на лесосеменных плантациях рассматривалась преимущественно в связи с мероприятиями по содействию панмиксии [12, 13, 16], формированию кроны для увеличения количества пыльцы [20] и облегчения сбора шишек [15, 17, 24]. Еще меньше известно о связи и соотношении этих двух основных проявлений жизни деревьев в структуре природного разнообразия и о возможности использования этого разнообразия в селекционной практике. Возможно, такая ситуация сложилась ввиду того, что подавляющее большинство лесных древесных видов, используемых в практическом лесоводстве, выращивается на древесину.

Кедр сибирский – ценнейший для России орехоплодный вид с почти чисто российским ареалом. Однако на данный момент кедровые леса используются нерационально: либо их рубят, либо собирают орех в естественных насаждениях (изымают семена, необходимые для воспроизводства вида), что сильно вредит природным экосистемам. В лучшем случае выращивают в виде культур из семян, собранных в припоселковых кедровниках. При этом их селекционная ценность невысока, поскольку ранг плюсовых деревьев далеко не всегда

сохраняется в их семенном и вегетативном потомстве [9]. Это обуславливает необходимость продолжения ранее начатых исследований характера и природы разнообразия хозяйственно ценных признаков данного вида [1, 2, 4, 5, 6, 7,8] через анализ структуры разнообразия по росту и плодоношению. Эти работы целесообразно проводить на специальных объектах. Например, отбор по скороплодности невозможен в естественных насаждениях с их возрастной, почвенной и фитоценотической неоднородностью. Актуальность этой работы определяется также относительно большой длиной селекционного цикла, которая у кедра сибирского особенно велика из-за медленного роста в начале онтогенеза и вследствие этого позднего начала плодоношения. За рубежом работы по селекции кедра вообще не проводятся.

Цель настоящей работы состояла в анализе структуры разнообразия по росту и генеративному развитию кроны деревьев кедра сибирского на специально созданной плантации с разреженной посадкой (8×8 м), где низкий уровень естественного отбора дает возможность для более результативной селекции *на скороплодность, рост и семенную продуктивность. Анализируется возможность* использования расчетных относительных показателей (на 1 м² площади горизонтальной проекции кроны) для отбора лучших по урожайности и росту деревьев.

Объекты и методы исследования

Анализируемая плантация расположена на юге равнинной западносибирской части ареала кедра сибирского на территории Калтайского опытного лесхоза Томской области (56°13' с. ш., 84°49' в. д.). Она создана из семян местной популяции, которые были высажены в 1977 г. в качестве производственных культур с обычной плотностью – 0,75×3 м. В 1987 г., когда деревья достигли 1,5 м, их выкопали и рассадили на расстоянии 8×8 м. За деревьями плантации ведутся регулярные наблюдения, осуществляется лесотехнический уход. К 2018 г. они достигли 40-летнего возраста и генеративного этапа развития (рис. 1, 2).



Рис. 1. Внешний вид 40-летних деревьев кедра сибирского в лесных культурах с разреженной посадкой

Fig. 1. Appearance of 40-year-old Siberian cedar trees in the thinned forest plantation



Рис. 2. Фото лесных культур, полученное с помощью беспилотного летающего аппарата

Fig. 2. Photo of forest plantations obtained using a pilotless aircraft

Метод реконструкции динамики органогенеза и роста побегов [2, 3, 7], усовершенствованный нами для целей данной работы, позволил восстановить ход онтогенеза каждого модельного дерева, провести сравнительную характеристику их вегетативного и генеративного развития. Возраст начала половой репродукции восстанавливали по следам от микро- и макростробилов на коре мужских и женских побегов соответственно. В 2004 г., в период массового вступления деревьев в половую репродукцию, проведена первая инвентаризация лесных культур, по результатам которой 89 модельных деревьев разделены на группы, различающиеся по срокам вступления в плодоношение. Вторая инвентаризация проведена в 2018 г., по результатам которой деревья разделены на группы по росту и количеству шишек в кроне.

Для анализа вегетативной и генеративной структуры кроны в каждой мутовке ствола выбиралась 1 средняя скелетная ветвь, на которой подсчитывалось общее число побегов, отдельно учитывались побеги с микро- и макростробилами. Полученные значения признаков умножались на число эквивалентов таких скелетных ветвей в мутовке ствола, чтобы определить суммарное количество побегов в каждой мутовке, а затем и во всей кроне. Измерялась длина годовых приростов ствола и генеративных ярусов вдоль по стволу. Подсчитывалось количество однолетних шишек (озими). Произведен расчет относительных показателей – числа женских и мужских генеративных органов на площадь горизонтальной проекции кроны.

Анализ фактического материала проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) по Фишеру, включая метод линейных контрастов Шеффе, который позволяет установить различия между группами деревьев. Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel и Statistica 6.0.

Результаты исследований и их обсуждение

Результаты первой инвентаризации показали, что раннее начало плодоношения, даже в условиях разреженной посадки, положительно связано со ско-

ростью роста в прегенеративный период онтогенеза (табл. 1). Основную массу составили особи со средними сроками начала половой репродукции. Более чем 60 % деревьев культур первые шишки начали формировать после 25 лет. Эта группа характеризовалась средними размерами ствола, средним числом побегов в кроне и их относительным количеством в пересчете на единицу длины ствола. Деревья, не вступившие в половую репродукцию, имели минимальные размеры, а деревья, склонные к более раннему вступлению в плодоношение (15...20 лет), на момент анализа имели максимально высокие показатели вегетативного развития. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена между возрастом вступления дерева в репродукцию и его высотой составил +0,65 (достоверно при $p = 0,05$).

Таблица 1

Характеристика вегетативного и генеративного развития деревьев кедра сибирского на этапе вступления в половую репродукцию (2004 г.)

Признак	Среднее по насаждению ($n=89$)	Скороплодные ($n = 12$)	Массовое вступление в плодоношение ($n = 62$)	Неплодоносящие ($n = 15$)
Высота ствола, м	4,5 0,73	5,2 0,80 а	4,6 0,66 аб	4,0 0,61 б
Диаметр ствола, см	14,8 2,63	17,2 3,24 а	14,8 2,31 аб	12,9 2,34 б
Число побегов в кроне, шт.	4013 2132	5489 3118 а	4005 1960 аб	2651 1082 б
Число побегов на единицу длины ствола, шт./м	<u>876</u> 384	<u>1021</u> 397 а	<u>863</u> 374 а	<u>673</u> 266 а
Число женских побегов в кроне, шт.	<u>14,4</u> 8,00	<u>24,6</u> 7,24 б	<u>12,8</u> 4,18 аб	–

Примечание. В числителе – среднее значение; в знаменателе – среднее стандартное отклонение; * – буквенные индексы при цифрах обозначают достоверность различий, рассчитанных по методу линейных контрастов Шеффе. При отсутствии различий буквенный индекс одинаков.

Вторая инвентаризация показала, что к 40 годам все неплодоносящие деревья вступили в половую репродукцию. Ранг по уровню вегетативного и генеративного развития кроны остальных деревьев заметно изменился. У деревьев с ранними и средними сроками начала плодоношения наблюдалось снижение величины годовых приростов в высоту. Это вполне ожидаемо, если учесть, что для лесных древесных видов переход к половой репродукции совпадает с достижением пика приростов ствола в высоту и даже с их некоторым снижением [2, 3].

Поскольку целью данной работы было выявление деревьев, перспективных для селекции на: (1) вегетативную и (2) семенную продуктивность, вся выборка была разделена на группы по высоте, как интегральному показателю среднегодовалых темпов роста индивида, и по количеству шишек в кроне, как интегральному показателю общей семенной продуктивности (табл. 2). При

делении на группы по высоте руководствовались принципом: к «средним деревьям» отнесены деревья со средним значением признака \pm сигма, к крайним – «высокие деревья» (+ сигма) и «низкие деревья» (– сигма).

Таблица 2

Характеристика вегетативного развития деревьев кедра сибирского на плантации с разреженной посадкой (2018 г.)

Признак	Среднее по насаждению (n = 89)	Высокие		Средние		Низкие	
		Много шишек (n = 12)	Мало шишек (n = 9)	Много шишек (n = 28)	Мало шишек (n = 22)	Много шишек (n = 10)	Мало шишек (n = 8)
Высота ствола, м	8,7 1,10	10,1 0,40 а	9,8 0,48 а	8,8 0,24 б	9,0 0,28 б	7,6 0,13 в	7,3 0,36 в
Диаметр ствола, см	35,5 6,65	38,8 10,11 б	35,4 4,21 б	35,1 5,70 б	35,3 3,95 б	34,3 6,16 б	33,1 8,58 б
Площадь горизонтальной проекции кроны, м ²	29,9 9,00	27,1 7,46 б	37,4 7,00 б	29,0 10,02 б	28,4 4,89 б	33,1 12,15 б	22,5 3,83 б
Число побегов в кроне, тыс. шт.	15,8 7,0	21,8 9,5 б	14,8 2,9 б	12,3 4,8 б	17,4 5,1 б	16,7 7,8 б	12,6 4,9 б
Число побегов на единицу длины ствола, шт./м	1810 702	2151 922 б	1502 301 б	1378 200 б	1920 533 б	2193 1012 б	1696 608 б

Примечание. См. табл. 1.

Более 50 % выборки составили средние по высоте деревья. Диаметр ствола зависел от числа побегов в кроне и площади ее горизонтальной проекции ($r = +0,42^*$ и $+0,58^*$ соответственно; * – достоверно при $p = 0,05$). По площади проекции кроны существенных различий между деревьями не наблюдается, что, по-видимому, объясняется свободным их расположением и возможностью развития кроны в ширину.

Уровень различий по генеративному развитию деревьев оказался гораздо выше, чем по вегетативному (табл. 3). Обилие мужских побегов в кроне и относительная протяженность мужского генеративного яруса определялись прежде всего высотой деревьев ($r = +0,61^*$ и $r = +0,73^*$ соответственно). Невысокие деревья отличались минимальными значениями признаков, характеризующих мужскую генеративную сферу.

Таблица 3

Характеристика генеративного развития деревьев кедра сибирского на плантации с разреженной посадкой (2018 г.)

Признак	Среднее по насаждению (n = 89)	Высокие		Средние		Низкие	
		Много шишек (n = 12)	Мало шишек (n = 9)	Много шишек (n = 28)	Мало шишек (n = 22)	Много шишек (n = 10)	Мало шишек (n = 8)
Доля мужских побегов от числа всех побегов кроны, %	26 20,1	35 14,1 аб	37 19,6 а	16 12,3 аб	45 22,2 а	12 10,5 б	7 5,8 б

Окончание табл. 3

Признак	Среднее по насаждению (<i>n</i> = 89)	Высокие		Средние		Низкие	
		Много шишек (<i>n</i> = 12)	Мало шишек (<i>n</i> = 9)	Много шишек (<i>n</i> = 28)	Мало шишек (<i>n</i> = 22)	Много шишек (<i>n</i> = 10)	Мало шишек (<i>n</i> = 8)
Доля мужского яруса от длины кроны, %	55 27,1	62 16,8 аб	77 12,4 а	54 26,3 аб	61 23,4 аб	34 22,2 б	28 19,3 б
Доля женских побегов от числа всех побегов кроны, %	1,0 0,82	1,6 0,81 б	0,3 0,21 а	1,7 0,78 б	0,6 0,13 б	1,7 0,43 б	0,2 0,15 а
Доля женского яруса от длины кроны, %	51 19,4	38 18,4 бв	62 15,2 аб	54 5,5 б	53 12,5 б	74 15,8 а	16 6,4 в
Число шишек в кроне, шт.	273 158,6	532 260,5 в	71 54,6 а	425 160,6 бв	160 51,8 аб	396 187 б	6 3,9 а
Число шишек на единицу площади проекции кроны, шт./1 м ²	8,6 2,7	14,5 8,26 аб	2,8 1,91 в	16,3 7,36 а	5,8 1,81 б	10,9 5,46 аб	0,3 0,17 в
Число заложившихся шишек на женском побеге, шт.	1,9 0,95	2,3 0,30 б	1,5 0,87 а	2,6 0,81 б	2,2 1,00 б	2,0 0,63 б	0,4 0,29 а
Число созревших шишек на женском побеге, шт.	0,7 0,36	0,8 0,14 б	0,7 0,41 аб	0,9 0,29 б	0,8 0,38 б	0,8 0,33 б	0,2 0,23 а

Примечание: см. таблицу 1.

На развитие женской генеративной сферы активный рост дерева в высоту, напротив, не имел заметного влияния. Длина женского генеративного яруса, доля женских побегов и число шишек в кроне достоверно положительно оказались связанными с площадью горизонтальной проекции кроны ($r = +0,43^*$, $r = +0,45^*$ и $r = +0,56^*$ соответственно). Несмотря на отсутствие достоверных различий по площади проекции кроны, у особей с обильным плодоношением число шишек в пересчете на единицу площади проекции кроны было существенно больше, чем у слабо плодоносящих. Эта зависимость наблюдалась во всех трех группах, различающихся по высоте.

Контрастные различия в связях мужской и женской сферы с различными показателями роста являются, по нашему мнению, весьма интересным результатом.

Суммарное количество шишек в кроне зависело в значительной степени от числа женских побегов ($r = +0,74^*$), от протяженности женского генеративного яруса ($r = +0,57^*$) и активности заложения шишек на женском побеге ($r = +0,41^*$).

Самыми продуктивными по количеству шишек с единицы площади кроны оказались деревья средней высоты. Следует также отметить, что все «скороплодные» деревья, вступившие в половую репродукцию в возрасте до 20 лет, на данный момент входят в группу обильно плодоносящих деревьев средней высоты. Большинство деревьев со средними сроками начала плодоношения (около 25 лет) равномерно распределились по группам с обильным плодоношением среди высоких и низких деревьев, а также средних деревьев

с малым числом шишек в кроне. Деревья с поздним (30 лет и более) вступлением в плодоношение составили основную массу слабо плодоносящих среди высоких и низких.

Такое распределение деревьев по группам говорит о том, что, с одной стороны, урожайность молодых генеративных деревьев в значительной мере связана с возрастом начала плодоношения: чем раньше оно началось, тем больше шишек в кроне. В свою очередь, возраст начала плодоношения связан с достижением определенной высоты дерева и «критического» размера кроны, то есть на уровне насаждения быстрорастущие индивиды раньше вступают в плодоношение. С другой стороны, урожайность не во всех случаях является прямой функцией размера кроны, а зависит от конкретного генотипа дерева. Это подтверждается тем, что в каждой высотной группе есть индивиды высокоурожайные и низкоурожайные, что открывает возможности для селекции на семенную продуктивность в группах, различающихся по скорости роста.

Важным моментом в данной работе является поиск признаков вегетативной структуры кроны, наиболее тесно связанных с семенной или пыльцевой продуктивностью. Судя по полученным результатам, высокие деревья с неширокой кроной наиболее перспективны для селекции на пыльцевую продуктивность, поскольку имеют более протяженный мужской ярус и благодаря этому имеют больше мужских побегов в кроне. Деревья с широкой кроной перспективны для селекции на семенную продуктивность. В зрелых естественных насаждениях наблюдается аналогичная закономерность. Деревья с широкой канделябровидной кроной дают больший урожай шишек с объема кроны. Деревья с овальной неширокой (и, как правило, ажурной) кроной характеризуются высокой пыльцевой продуктивностью [3]. Данная закономерность наблюдается и в нашем случае – в культурах с разреженной посадкой.

В естественных насаждениях связь между вегетативными и генеративными процессами прямая и тесная: возможность обильно плодоносить появляется лишь у тех деревьев, которые быстро растут и быстро выходят в первый ярус насаждения. Анализ корреляционных связей между основными признаками роста и плодоношения в исследуемых нами культурах показал, что при свободном росте и отсутствии внутри- и межвидовой конкуренции связи между ростом и плодоношением сильно ослабляются (рис. 3). Графическое выражение связи между такими ключевыми признаками, как (1) число шишек на 1 м^2 горизонтальной проекции кроны и (2) площадь горизонтальной проекции кроны, показывает, что она отсутствует ($r = -0,05$), поскольку плодоносить могут деревья с любой скоростью роста. Однако выделяются 2 дерева, которые сочетают минимальные размеры кроны и высокую урожайность.

Представим себе гипотетическую орехоплодную плантацию, созданную из вегетативного потомства этих двух деревьев. Если у анализируемых нами исходных культур при средней площади кроны (30 м^2) среднее число шишек на 1 м^2 составляет 10 шт., то полный урожай с 1000 м^2 площади культур составит 10 000 шт. На гипотетической плантации с небольшими кронами (23 м^2), но с высоким урожаем с единицы площади кроны (35 шишек) итоговый урожай со всей плантации может достигать 35 000 шишек на 1000 м^2 . Грубое округление показывает, что селекционный потенциал может достигать 350 %, что свидетельствует о перспективности такого способа отбора для создания орехоплодных плантаций.

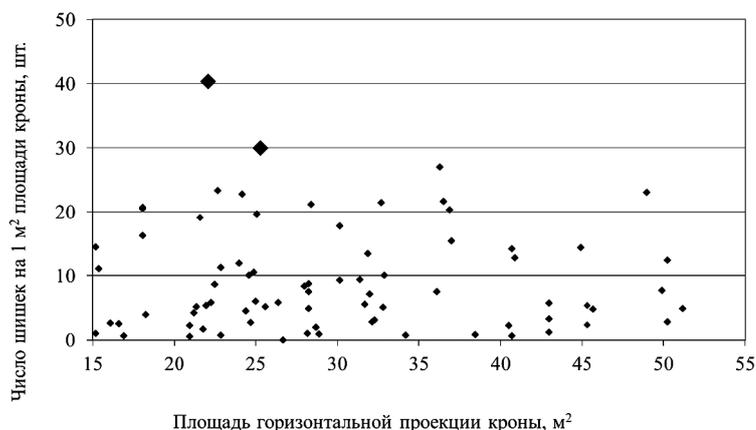


Рис. 3. Связь между числом шишек на 1 м² площади проекции кроны и ее площадью у деревьев кедра сибирского на плантации с разреженной посадкой

Fig. 3. The relationship between the number of cones per 1 m² of crown projection area and area crown of Siberian cedar trees on a sparse stand plantation

У культур с разреженной посадкой есть значительные преимущества и для селекции на рост – в высоту, по объему ствола, по его качеству. Актуален, например, отбор по соотношению размеров ствола и кроны. Если целью отбора будут деревья с крупным стволом и узкой кроной, то они могут давать больше древесины с единицы площади. Хотя эта тема, в отличие от селекции хвойных на семенную продуктивность, уже рассматривалась в мировой науке [18, 25].

Анализ корреляционных связей между высотой ствола и площадью горизонтальной проекции кроны (рис. 4) показал, что связь между этими признаками довольно слабая ($r = +0,26$), а значит, не так функционально зависима, как, например, связь высоты и диаметра ствола ($r = +0,72^*$).

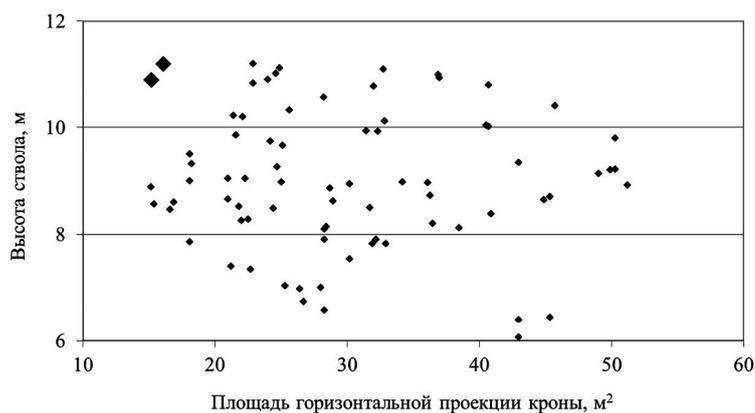


Рис. 4. Связь между высотой и площадью горизонтальной проекции кроны у деревьев кедра сибирского на плантации с разреженной посадкой

Fig. 4. The relationship between the height and area of the horizontal projection crown of Siberian cedar trees on a plantation with sparse planting

Крупным маркером выделены 2 дерева, сочетающие большую высоту ствола при минимальных размерах кроны. Такие генотипы – быстро растущие в высоту и при этом узкокронные, то есть не занимающие большой площади в лесных культурах, представляют собой ценный объект для селекции на древесину.

Заключение

Полученные результаты показывают, что в целом исходная идея о зависимости эффективности отбора от условий, в которых формировалось насаждение, подтверждается. В естественном сомкнутом насаждении многие из выявленных в ходе данного исследования лидеров по плодоношению отстали бы из-за среднего или даже слабого роста и, возможно, не достигли бы репродуктивного возраста. На плантации с разреженной посадкой они сохранились и вышли в лидеры по плодоношению. Раннее начало плодоношения, даже в условиях разреженной посадки, положительно связано со скоростью роста в прегенеративный период онтогенеза. Уровень различий по генеративному развитию деревьев оказался гораздо выше, чем по вегетативному. Обилие мужских побегов в кроне и относительная протяженность мужского генеративного яруса определялись прежде всего высотой деревьев. На развитие женской генеративной сферы активный рост дерева в высоту, напротив, не имел заметного влияния. Контрастные различия в связях мужской и женской сферы с различными показателями роста являются, по нашему мнению, весьма интересным результатом. Высокие деревья с неширокой кроной наиболее перспективны для селекции на пыльцевую продуктивность, поскольку имеют более протяженный мужской ярус и благодаря этому имеют больше мужских побегов в кроне. Деревья с широкой кроной перспективны для селекции на семенную продуктивность. Однако урожайность не во всех случаях является прямой функцией размера кроны, а зависит от конкретного генотипа дерева. Это подтверждается тем, что в каждой группе (высоких, средних и низких деревьев) есть индивиды высокоурожайные и низкоурожайные, что открывает возможности для селекции на семенную продуктивность в группах, различающихся по уровню роста. Использование расчетного относительного показателя «на 1 кв. м. площади горизонтальной проекции кроны» дало возможность для отбора лучших деревьев по урожайности (сочетающих минимальный размер кроны с количеством шишек на единицу площади кроны) и росту (сочетающих большую высоту и узкую крону).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Авров Ф.Д. Самоопыление, перекрестное скрещивание и свободное опыление кедра сибирского в припоселковом южно-таежном кедровнике // Проблемы кедра: Семеношение и размножение. Томск: Томский науч. центр СО АН СССР, 1990. Вып. 4. С. 3–7. [Avrov F.D. Self-pollination, Cross-breeding and Free Pollination of Siberian Cedar in the Southern Taiga Peri-urban Cedar Forest. *Problems of Cedar: Seed-bearing and Reproduction*. Tomsk, Tomsk Scientific Center SB RAS USSR, 1990, vol. 4, pp. 3–7].
2. Воробьев В.Н., Воробьева Н.А., Горошкевич С.Н. Рост и пол кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 1989. 167 с. [Vorobyov V.N., Vorobyeva N.A., Goroshkevich S.N. *Growth and Gender of Siberian Cedar*. Novosibirsk, Nauka, 1989. 167 p.].

3. Горошкевич С.Н. Пространственно-временная и структурно-функциональная организация кроны кедра сибирского: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2011. 37 с. [Goroshkevich S.N. *Spatio-temporal and Structural-functional Organization of the Siberian Cedar Crown*: Dr. Biol. Sci. Diss. Abs. Tomsk, 2011. 37 p.].

4. Долголиков В.И. Семенное потомство быстрорастущих деревьев хвойных пород // Выращивание и формирование высокопродуктивных насаждений в южной подзоне тайги / под ред. В.Е. Максимова. Л.: Наука, 1984. С. 55–60. [Dolgolikov V.I. Seed Progeny of the Fast-growing Conifer Trees. *Cultivation and Formation of Highly Productive Plantations in the Southern Taiga Subzone*. Leningrad, Nauka, 1984, pp. 55–60].

5. Ирошников А.И. Полиморфизм популяций кедра сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири / под ред. Е.Г. Минина, А.И. Ирошникова. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1974. С. 77–103. [Iroshnikov A.I. Polymorphism of Siberian Cedar Populations. *Variability of Woody Plants of Siberia*. Krasnoyarsk, ILID SB AS USSR, 1974, p. 77–103].

6. Матвеева Р.Н., Милютин Л.И., Буторова О.Ф., Братилова Н.П. Отбор деревьев кедра сибирского высокой репродуктивной способности на географической лесосеменной плантации // Лесн. журн. 2017. № 2. С. 9–20. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.2.9. [Matveyeva R.N., Mil'utin L.I., Butorova O.F., Bratilova N.P. Selection of the Highly Reproductive Siberian Cedar Trees at a Geographic Tree Seed Orchard. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2017, no. 2, pp. 9–20].

7. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 272 с. [Nekrasova T.P. *Biological Basis of the Siberian Cedar Seed Production*. Novosibirsk, Nauka, 1972. 272 p.].

8. Титов Е.В. Плантационное выращивание кедровых сосен: учеб. пособие. Воронеж: Воронеж. гос. лесотехн. акад., 2004. 165 с. [Titov Ye.V. *Plantation Growth of the Cedar Pines: Study Guide*. Voronezh, 2004. 165 p.].

9. Титов Е.В. Эффективный метод определения урожайности прививок кедра сибирского // Лесотехн. журн. 2015. № 3. С. 112–122. DOI: [10.12737/14159](https://doi.org/10.12737/14159) [Titov E.V. Effective Method for Determining the Yield of Grafts of Siberian Cedar. *Lesotekhnicheskij zhurnal* [Forestry Engineering Journal], 2015, no. 3, pp. 112–122]. DOI: [10.12737/14159](https://doi.org/10.12737/14159)

10. Шутов И.В. Плантационное лесоводство. СПб.: Изд-во Политех. ун-та, 2007. 366 с. [Shutov I.V. *Plantation Forestry*. SPb, 2007. 366 p.].

11. Яблоков А.С. Лесосеменное хозяйство. М.: Лесн. пром-сть, 1965. 466 с. [Yablokov A.S. *Forest Seed Management*. Moscow, 1965. 466 p.].

12. Burczyk J., Adams W.T., Shimizu J.Y. Mating Patterns and Pollen Dispersal in a Natural Knobcone Pine (*Pinus attenuata* Lemmon) Stand. *Heredity*, 1996. vol. 77, pp. 251–260.

13. El-Kassaby Y.A. Clonal-row vs. Random Seed Orchard Designs: Mating Pattern and Seed Yield of Western Hemlock (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.). *Forest Genetics*. 2003, vol. 10, pp. 121–127.

14. Feilberg L., Soegaard B. Historical Review of Seed Orchards. *Forestry Commission Bulletin*, 1975, vol. 54, pp. 1–8.

15. Funda T., El-Kassaby Y. A. Seed Orchard Genetics. *CAB Reviews*, 2012, vol. 7, no. 013, pp. 1–23.

16. Giertych M. Seed Orchard Designs. *Forestry Commission Bulletin*, 1975, vol. 54, pp. 25–37.

17. Ho R.H., Schooley H.O. A Review of Tree Crown Management in Conifer Orchards. *The Forestry Chronicle*, 1995, vol. 71, no. 3, pp. 311–316.

18. Kleinschmit J., Khurana D.K., Gerhold H.D., Libby W.J. Past, Present, and Anticipated Applications of Clonal Forestry. *Clonal Forestry II* / Ed. by M.R. Ahuja, W.J. Libby. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1993, pp. 9–41. https://doi.org/10.1007/978-3-642-84813-1_2

19. Lindgren D., Karlsson B., Andersson B., Prescher F. Swedish Seed Orchards for Scots Pine and Norway Spruce. *Seed Orchard Conference. Umea, Sweden*, 2008, pp. 142–153.
20. Matheson A.C., Willcocks K.W. Seed Yield in a Radiata Pine Seed Orchard Following Pollarding. *New Zealand Journal Forestry Sciences*, 1976, vol. 6, pp. 14–18.
21. Matras J. A Review of the Seed Orchard Programme in Poland. *Seed Orchard Conference. Umea, Sweden*, 2008, pp. 165–171.
22. Nikkanen T. A Review of Scots Pine and Norway Spruce Seed Orchards in Finland. *Seed Orchard Conference. Umea, Sweden*, 2008, pp. 195–198.
23. Sala A., Hopping K., McIntire E. J.B., Delzon S., Crone E.E. Masting in Whitebark Pine (*Pinus albicaulis*) Depletes Stored Nutrients. *New Phytologist*. 2012, vol. 196, pp. 189–199.
24. Webber J.E. Western Hemlock: A Manual for Tree Improvement Seed Production. *Research Branch. B.C. Ministry of Forests and Range*. 2000. Work Paper 44. 27 p.
25. Zobel B.J., Barber J., Brown C.L., Perry T.O. Seed Orchards – Their Concept and Management. *Journal of Forestry*, 1958, vol. 56, pp. 815–825.

PATTERN OF DIVERSITY IN THE VEGETATIVE AND GENERATIVE CROWN STRUCTURE OF THE SIBERIAN STONE PINE ON A SEED ORCHARD WITH SPARSE TREE PLANTING*

S.N. Velisevich, Candidate of Biology; ResearcherID: [N-1661-2015](#), ORCID: [0000-0003-4929-1681](#)

A.V. Popov, Postgraduate Student; ResearcherID: [K-7504-2017](#), ORCID: [0000-0001-7578-2455](#)
Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (IMCES SB RAS), prosp. Akademicheskiiy, 10/3, Tomsk, 634055, Russian Federation; e-mail: velisevich@imces.ru, tomskceltic@gmail.com

Studies of the diversity of economically valuable traits in forest tree species are of great interest not only for forest selection and practical silviculture, but also important as a general biological problem. Among the objects of attention of breeders, a special place is occupied by cone-bearing species such as Siberian stone pine. Its cultivation through the forest tree plantations for wood and for cone-bearing will allow in the future to reduce the damage for natural ecosystems significantly. The purpose of this work was to analyze the structure of diversity in growth and generative development of the Siberian stone pine crown on a specially created plantation, where a low level of natural selection makes it possible to more efficiently select for early reproduction, growth and seed productivity. This plantation is located in the south of the area (Western Siberia, south of Tomsk region). It was created from stone pine seeds of the local population, that were sown in 1977 as forest crops with standard density (0,75 x 3 м). At the age of 10, they were planted out at a distance of 8 x 8 m. The vegetative and generative development of 89 trees aged 40 years was analyzed. We used a retrospective method that allows reconstructing of the tree organogenesis and growth on the scars on the bark of the shoots. The start of sexual reproduction has been reconstructed; a comparative characteristic of the vegetative and generative development of the tree crown has been carried out. The results show that, in general, the initial idea of the dependence of the efficiency of selection on the conditions in which the trees were formed is confirmed. In the natural dense stands, many

*The article is published within the framework of implementation of the scientific journals development program in 2019, based on proceedings of XIX International conference of the young scholars “Forests of Euro-Asia – The Southern Ural” (August 25-30, 2019. Chelyabinsk).

of the leader trees in cone-bearing, which we found in our study, could fall behind due to slow growth and did not live to reproductive age. On the plantation where sparse tree planting was applied, they survived and became the leaders in cone-bearing. Early start of reproduction, even under conditions of sparse tree planting, is positively correlated with the growth rate in the pre-generative period of ontogenesis ($r = + 0.65$). The level of variations in the generative development of trees was much higher than in the vegetative one. The abundance of male shoots in the crown and the relative length of the male generative zone of crown were determined primarily by the height of the trees. On the contrary, the active growth of the tree in height did not have a noticeable influence on the development of the female shoots and the female generative zone of crown. Contrasting differences in the traits of male and female crown development with growth traits are very interesting result, in our opinion. Tall trees with a narrow crown are most promising for pollen productivity breeding, since they have a longer male generative zone and because of this they have more male shoots in the crown. Trees with a broad crown are promising for seed production breeding. Although seed productivity is not in all cases a direct function of the size of the crown, but depends on the specific genotype of the tree. This is confirmed by the fact that in each group (high, medium and low trees) there are individuals of high-cone-bearing and low-cone-bearing, which is promising for seed production breeding in groups of different growth levels. Using the calculated relative traits «1 m² of the area of the horizontal projection of the crown onto the ground surface» made it possible to select the best trees for seed production (combining the minimum size of the crown with the number of cones per unit area of the crown) and growth (combining greater height and narrow crown).

For citation: Velisevich S.N., Popov A.V. Pattern of diversity in the vegetative and generative crown structure of the siberian stone pine on a seed orchard with sparse tree planting. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2019, no. 5, pp. 35–47. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.5.35

Funding: This work is supported by the Russian Science Foundation under grant no. 18-16-00058.

Keywords: Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour), seed orchard, sparse tree planting, growth, sexual reproduction, diversity, selection.

Поступила 02.08.19 / Received on August 2, 2019
