

И.В. Макогон, С.Н. Привалихин

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *PICEA ABIES* (L.) KARST. В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ УКРАИНЫ

Picea abies (L.) Karst., насаждение, семенная продуктивность, полные семена

Введение

Важной предпосылкой для широкого использования интродуцентов является формирование их семенной базы [2, 21, 24]. Однако прежде необходимо изучить особенности семеношения вида в новых условиях выращивания, определить семенную продуктивность и качество семян местной репродукции. Более точная оценка показателей семенной продуктивности может быть получена только на основе многолетних данных [4, 5, 17, 21].

Ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.) – бореальный вид, ареал которого в Украине ограничен Украинскими Карпатами и «островными» ельниками Украинского Полесья, проходит интродукционное испытание в дендрарии Донецкого ботанического сада НАН Украины (ДБС). Изучены пыльцевой режим [8], особенности семеношения этого вида в условиях интродукции [9].

Цели и задачи исследований

Цель работы – определение погодичной и индивидуальной изменчивости семенной продуктивности *P. abies* в условиях интродукции в степной зоне Украины.

Объекты и методики исследований

Исследования проводили в период с 2000 г. по 2008 г. Семенную продуктивность определяли для всех растений *P. abies* в дендрарии ДБС, на которых сформировались женские шишки, в урожайные годы – 2000, 2003, 2006 и 2008, а также в 2004 – год среднего урожая. Последующие 2009–2013 гг. – неурожайные или годы со слабой урожайностью женских шишек.

Для определения семенной продуктивности *P. abies* у 3–5 женских шишек с каждого дерева (редко у 1–2 шишек) с помощью штангенциркуля измеряли длину шишки, подсчитывали общее количество чешуй, количество чешуй стерильного и фертильного слоев, количество полных, пустых и недоразвитых семян в фертильном слое. Полученные данные обработаны средствами анализа данных пакета MS Excel и пакета Statistica 6.0 [3].

Результаты исследований и их обсуждение

Важным показателем семенной продуктивности хвойных является длина женской шишки. У растений *P. abies* в условиях интродукции наибольшая длина женской шишки отмечена в 2006 г. – 102,7 мм (табл. 1). В другие годы исследований этот показатель был достоверно меньше (табл. 2), варьируя от 83,5 до 88,9 мм, а в среднем за все годы исследований он составил 89,3 мм (см. табл. 1). Коэффициент вариации (CV) длины шишки соответствовал среднему уровню изменчивости по шкале С.А. Мамаева [11]. Установлено, что длина шишки *P. abies* в западных районах России, Восточной Прибалтике, Беларуси, Западной Украине близка к 100–110 мм [14, 15]. Согласно литературным данным, средняя длина женской шишки *P. abies* увеличивается при произрастании в направлении с севера на юг, с востока на запад; от худших лесорастительных условий к лучшим, изменяется по годам репродукции [13–15]. Как показали наши исследования, длина женской шишки *P. abies* на юго-востоке Украины меньше, чем в европейской части ареала, что, по всей видимости, обусловлено субоптимальными природно-климатическими условиями интродукции и зависит от погодных условий.

Таблица 1. Погодичная изменчивость длины женской шишки, количества чешуй, количества семян в шишке растений *Picea abies* (L.) Karst. в условиях интродукции в степной зоне Украины

Год исследований	Количество деревьев, шт.	Статистические показатели	Длина шишки, мм	Количество чешуй, шт.			Количество семян на одну шишку, шт.			
				всего	стерильного слоя	фертильного слоя	всего	полных	пустых	недоразвитых
2000	43	M±m	83,9±1,2	159,8±3,2	45,0±0,9	114,9±2,8	221,0±4,7	130,8±7,0	65,7±5,5	24,6±4,6
		Лимит	64–98	106–222	32–62	74–180	140–310	2–213	9–172	4–170
		CV, %	9,3	13,2	13,4	15,9	13,8	35,3	55,1	122,7
2003	33	M±m	83,5±2,1	169,4±3,3	46,4±1,0	123,0±2,3	235,7±5,2	110,4±8,1	92,7±7,0	32,7±3,3
		Лимит	62–120	142–221	35–61	104–172	202–336	22–217	24–198	11–124
		CV, %	16,8	11,1	14,4	12,1	12,8	47,9	49,3	66,8
2004	21	M±m	88,9±2,2	180,9±4,5	47,3±1,5	133,6±2,0	255,0±5,6	91,7±8,6	104,0±7,6	59,4±6,2
		Лимит	66–117	156–226	34–69	117–157	217–302	10–196	13–187	8–133
		CV, %	16,0	11,4	20,3	9,7	10,0	61,7	48,2	68,0
2006	39	M±m	102,7±2,0	184,8±2,9	54,4±1,3	130,4±2,7	254,4±5,4	140,5±8,5	69,9±6,8	44,0±5,1
		Лимит	78–120	151–219	38–78	93–169	183–332	50–251	14–211	10–160
		CV, %	12,0	9,8	14,7	12,9	12,3	37,7	63,7	72,2
2008	45	M±m	87,7±1,9	147,5±2,9	50,2±1,2	97,0±2,3	189,6±4,6	120,7±5,3	44,8±3,5	24,7±1,7
		Лимит	57–106	99–191	31–67	58–128	112–250	37–199	7–115	10–73
		CV, %	14,5	13,2	15,6	16,1	16,3	29,5	51,8	46,3
В среднем за все годы			89,3±1,0	166,4±1,8	48,9±0,6	117,4±1,6	227,1±2,9	122,1±3,7	70,8±3,2	34,3±2,2

Примечания. M±m – среднее значение ± ошибка, CV – коэффициент вариации.

Таблица 2. Различия показателей семенной продуктивности растений *Picea abies* (L.) Karst. по годам в условиях интродукции (метод сравнения средних Дункана, $p < 0,05$)

Показатель \ Год	2000	2003	2004	2006	2008
Длина шишки					
Общее количество чешуй					
Количество стерильных чешуй					
Количество фертильных чешуй					
Общее количество семян					
Количество полных семян					
Количество пустых семян					
Количество недоразвитых семян					

С длиной шишки тесно связано общее количество чешуй, а также количество фертильных чешуй и, соответственно, количество семян в шишке [6, 13, 15, 18]. Общее количество чешуй в женской шишке в разные годы варьировало от 148 (2008 г.) до 185 шт. (2006 г.), составив в среднем 166 шт. (см. табл. 1). Между годами (за исключением 2004 и 2006 гг.) по этому показателю установлены достоверные различия (см. табл. 2). Количество чешуй стерильного слоя было больше также в 2006 г. Наибольшее количество чешуй фертильного слоя установлено в год среднего урожая (2004 г.) – 133,6 шт. и в урожайный 2006 г. – 130 шт. В другие годы их количество было достоверно меньше. Общее количество чешуй в женской шишке, количество чешуй стерильного и фертильного слоев характеризовались средним уровнем изменчивости.

Наибольшее количество чешуй фертильного слоя в 2004 г. и 2006 г. обусловило и наибольший выход семян (см. табл. 1). В то же время, в 2004 г. отмечено формирование максимального количества пустых и недоразвитых семян и, соответственно, минимальное количество полных семян в сравнении с урожайными годами. Высокий выход пустых семян отмечен и в урожайный 2003 г., что, возможно, обусловлено меньшей выборкой растений. В целом, в урожайные (2000, 2006 и 2008) годы для растений изучаемого насаждения процент полных семян в расчете на одну шишку был близким (56–64 %).

Значительное количество пустых семян наблюдается и в природных популяциях *P. abies*, при этом оно может варьировать от 15 до 80 % [1, 10, 19, 23, 25]. Избыточное образование пустых семян связывают с самоопылением растений [12, 16, 22, 26]. Пустые семена у *P. abies* образуются еще и в результате партеноспермии [12]. При изучении семеношения *P. abies* в Финляндии было установлено, что пустые семена являются результатом недостаточного опыления женских шишек [1]. Недостаток зрелых мужских шишек в то время, когда большинство женских шишек находилось уже в рецептивном состоянии, отмечали в лесосеменном питомнике ели ситхинской (*Picea sitchensis* Carr.) в Канаде. Дополнительное массовое опыление *P. sitchensis* привело к возрастанию количества полных семян [20]. Подобные исследования были проведены и на семенной плантации *P. abies* в Финляндии, где синхронность мужского и женского «цветения» также варьировала по годам, в зависимости от погодных условий [23]. Как показали наши исследования, фертильность и жизнеспособность пыльцы *P. abies* в условиях интродукции в разные годы в среднем были достаточно высокими, чтобы обеспечить формирование полноценных семян [8]. В урожайные годы количество полных семян составило достаточно близкие значения, хотя формировалось и значительное количество пустых семян. Больше количество пустых семян, установленное в год среднего урожая, связано, по всей видимости, с самоопылением растений, так как женские шишки сформировались только у третьей части деревьев насаждения.

Таблица 3. Среднее количество семян в одной шишке в альтернативных по семенной продуктивности выборках растений *Picea abies* (L.) Karst. в условиях интродукции в степной зоне Украины

Выборки растений	Количество растений, шт.	Количество семян в одной шишке, шт.		
		полные	пустые	недоразвитые
Со средним количеством семян на одну шишку за все годы	52	$\frac{125,7 \pm 4,0}{23,0}$	$\frac{65,2 \pm 3,8}{42,5}$	$\frac{31,5 \pm 3,1}{70,3}$
С максимальным количеством полных семян на одну шишку за все годы	20	$\frac{148,2 \pm 3,9}{11,8}$	$\frac{49,0 \pm 2,6}{23,8}$	$\frac{23,9 \pm 1,9}{35,1}$
С максимальным количеством пустых, недоразвитых семян на одну шишку за все годы	11	$\frac{88,2 \pm 5,7}{21,3}$	$\frac{92,2 \pm 11,4}{41,1}$	$\frac{45,8 \pm 8,7}{62,7}$

Примечание. В числителе – среднее значение \pm ошибка, в знаменателе – коэффициент вариации.

При этом отдельные клоны по урожаю шишек и семенной продуктивности различаются в 5–10 раз. Как результат выделены клоны, имеющие наибольшие показатели по урожайности и качеству семян, которые предлагают использовать для создания лесосеменных плантаций II-го поколения [7].

Растения *P. abies* в условиях интродукции, продуцирующие в разные годы большое количество полных семян, можно рекомендовать для последующего размножения этого вида семенами местной репродукции в степной зоне Украины.

Выводы

Таким образом, многолетние исследования семенной продуктивности *P. abies* показали, что в субоптимальных для бореального вида условиях степной зоны наблюдается регулярное формирование женских шишек и полных семян, что свидетельствует о высоком адаптивном потенциале этого вида. Урожайные годы чередуются с годами среднего урожая и неурожайными. Показатели семенной продуктивности в урожайные годы составляют близкие значения. Установленное нами значительное количество пустых семян в урожайные годы и, особенно в среднеурожайный год у растений малочисленного интродукционного насаждения, также наблюдается в природных и искусственных древостоях *P. abies*. Многолетние исследования индивидуальной семенной продуктивности *P. abies* в интродукционном насаждении позволили выделить растения с регулярным семеношением и высоким процентом полных семян. Это важно для последующего размножения этого вида уже семенами местной репродукции.

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Юрий Петрович Алтухов. – 3-е изд. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. – 431 с.
Altukhov, Yu.P., *Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh* (Genetic Processes in Populations), 3rd ed., Moscow: “Akademkniga”, 2003.
2. Белобородов В.М. Проблемы селекции и семеноводства лесообразующих интродуцентов / В.М. Белобородов // Лесоведение. – 1995. – № 3. – С. 37–43.
Byeloborodov, V.M., Problems of Forest Tree Breeding and Seed Production of the Introduced Plants, *Lesovedenie* (Forestry), 1995, no.3, pp. 37–43.
3. Боровиков В.П. Статистика. Искусство анализа данных на компьютере / Владимир Павлович Боровиков. – 2-е изд. – СПб.: Питер, 2003. – 688 с.
Borovikov, V.P., *Statistica. Iskustvo analiza dannykh na kompiyutere* (Statistica: The Art of Computer Data Analysis), 2nd ed., St. Petersburg: Piter, 2003.
4. Исаков Ю.Н. Анализ взаимодействия генотип–годы при оценке семенной продуктивности сосны обыкновенной / Ю.Н. Исаков, Н.Ф. Кузнецова // Проблемы лесоведения и лесоводства (Ин-ту леса НАН Беларуси – 75 лет): сб. науч. тр. ИЛ НАН Беларуси. – Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2005. – Вып. 63. – С. 201–203.
Isakov, Yu.N., and Kuznetsova, N.F., Analysis of the Genotype-Year Interrelations in the Course of Scots Pine Seed Production Evaluation, *Problemy lesovedeniya i lesovodstva (In-tu lesa Nat. Akad. nauk Belarusi – 75 let): sb. nauch. tr.* (Problems of Forestry and Forest Breeding (on the Occasion of the 75th Anniversary of Forest Institute of the Nat. Acad. Sci. of Belarus)). Proceedings of the Forest Institute, Nat. Acad. Sci. of Belarus, Gomel: Inst. lesa Nat. akad. nauk Belarusi, 2005, vol. 63, pp. 201–203.

5. **Коршиков И.И.** Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции (на примере сосны крымской) / И.И. Коршиков, Н.С. Терлыга, С.А. Бычков. – Донецк: ООО «Лебедь». – 2002. – 328 с.
Korshikov, I.I., Terlyga, N.S., and Bychkov, S.A., *Populyatsionno-geneticheskie problemy dendrotehnogennoi introduktsii (na primere sosny krymskoi)* (Population Genetic Problems of Tree Introduction in Technogenous Conditions (Case Study of *Pinus pallasiana* D. Don), Donetsk: Lebed, 2002.
6. **Кузнецова В.Г.** Семеношение и качество семян клонов кедра сибирского разного происхождения на плантации в Красноярской лесостепи / В.Г. Кузнецова // Лесоведение. – 2003. – № 6. – С. 42–48.
Kuznetsova, V.G., Seed Production and Seed Quality of the Different Origin Clones of Siberian Cedar in a Seed Orchard in the Krasnoyarsk Forest Steppe, *Lesovedenie* (Forestry), 2003, no. 6, pp. 42–48.
7. **Луферова Н.С.** Репродуктивная способность клонов сосны обыкновенной на плантации / Н.С. Луферова, И.Д. Ревяко, А.И. Сидор // Проблемы лесоведения и лесоводства (Ин-ту леса НАН Беларуси – 75 лет): сб. науч. тр. ИЛ НАН Беларуси. – Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2005. – Вып. 63. – С. 219–221.
Luferova, N.S., Revyako, I.D., and Sidor, A.I., Reproductive Capacity of Clones from Scots Pine Plantations, *Problemy lesovedeniya i lesovodstva (In-tu lesa Nat. Akad. nauk Belarusi – 75 let): sb. nauch. tr.* (Problems of Forestry and Forest Breeding (on the Occasion of 75th Anniversary of Forest Institute of the Nat. Acad. Sci. of Belarus). Proceedings of the Forest Institute, Nat. Acad. Sci. of Belarus, Gomel: Inst. lesa Nats. akad. nauk Belarusi, 2005, vol. 63, pp. 219–221.
8. **Макогон И.В.** Качество пыльцы ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и ели колючей (*Picea pungens* Engelm.) в условиях интродукции на юго-востоке Украины / И.В. Макогон, И.И. Коршиков // Интродукция растений. – 2010. – № 4. – С. 9–13.
Makogon, I.V., and Korshikov, I.I., Pollen Quality in Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and Blue Spruce (*Picea pungens* Engelm.) under Introduction in Southeastern Ukraine, *Introduktsiya Roslyn* (Plant Introduction), 2010, no. 4, pp. 9–13.
9. **Макогон И.В.** Семеношение *Picea abies* (L.) Karst. в условиях интродукции в Донецком ботаническом саду НАН Украины / И.В. Макогон, С.Н. Привалихин // Интродукция, селекция та захист рослин: матер. другої міжнар. наук. конф. (Донецьк, 6–8 жовт. 2009 р.). – Донецьк, 2009. – Т. 2. – С. 62–63.
Makogon, I.V., and Privalikhin, S.N., Seed Production in *Picea abies* (L.) Karst. under Introduction in the Donetsk Botanical Garden of NASU, in *Introduktsiya, selektsiya ta zahyst roslyn: mater. drugoi mizhnar. nauk. konf. (Donetsk, 6–8 zhovtnya, 2009 r.)* (Introduction, Selection and Protection of Plants. Proc. 2nd Int. Sc. Conf. (October 6–8, 2009)), Donetsk, 2009, vol. 2, pp. 62–63.
10. **Макогон И.В.** Сравнительный анализ семенной продуктивности *Picea abies* (L.) Karst. в естественном и искусственном древостоях / И.В. Макогон, С.Н. Привалихин // Промышленная ботаника. – 2010. – Вып. 10. – С. 106–109.
Makogon, I.V., and Privalikhin, S.N., Comparative Analysis of *Picea abies* (L.) Karst. Seed Production in Natural and Man-Made Stands, *Prom. bot.* (Industrial Botany), 2010, vol. 10, pp. 106–109.
11. **Мамаев С.А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) / Станислав Александрович Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 284 с.
Matayev, S.A., *Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii (na primere semeistva Pinaceae na Urale)* (Forms of Intraspecific Variation of Woody Plants (A Case Study of Pinaceae family in the Urals), Moscow: Nauka, 1973.
12. **Некрасова Т.П.** Парthenоспермия и парthenокония у пихты сибирской / Т.П. Некрасова // Изв. Сиб. Отд. АН СССР. Сер. Биол. науки. – 1978. – Вып. 2, № 10. – С. 100–103.
Nekrasova, T.P., Parthenospermy and Parthenocony in Siberian Fir, *Izv. Sib. otd. Akad. nauk. SSSR. Ser. Biol. nauki* (Bulletin of the Siberian Branch of the USSR Acad. Sci. Biology Ser.), 1978, vol. 2, no. 10, pp. 100–103.
13. **Попов П.П.** Географическая изменчивость семенной продуктивности *Picea abies* и *Picea obovata* (Pinaceae) / П.П. Попов // Растительные ресурсы. – 2006. – Т. 42, № 4. – С. 1–8.
Porov, P.P., Geographic Variation of Seed Production in *Picea abies* and *Picea obovata* (Pinaceae), *Rastitelnye resursy* (Plant Resources), 2006, vol. 42, no. 4, pp. 1–8.
14. **Попов П.П.** Популяционно-географическая изменчивость шишек ели / П.П. Попов // Лесн. хоз-во. – 2010. – № 2. – С. 34–35.
Porov, P.P., Population Geographical Variation in Spruce Cones, *Lesnoe hozyaistvo* (Silviculture), 2010, no. 2, pp. 34–35.
15. **Правдин Л.Ф.** Ель европейская и ель сибирская в СССР / Леонид Федорович Правдин. – М.: Наука, 1975. – 176 с.
Pravdin, L.F., *El evropeiskaya i el sibirskaya v SSSR* (Norway Spruce and Siberian Spruce in the USSR), Moscow: Nauka, 1975.
16. **Третьякова И.Н.** Эмбриология хвойных. Физиологические аспекты / И.Н. Третьякова. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. – 157 с.
Tretyakova, I.N., *Embryologiya khvoynykh. Fiziologicheskie aspekty* (Embryology of Conifers. Physiological aspects), Novosibirsk: Nauka. Sib. otd., 1990.

17. Шкутко Н.В. Хвойные Белоруссии / Николай Васильевич Шкутко. – Минск: Навука і тэхніка, 1991. – 264 с.
Shkutko, N.V., *Khvoynye Belarusi* (Conifers of Belarus), Minsk: Navuka i tehnika, 1991.
18. Шутяев А.М. Изменчивость шишек и семенных чешуй ели в географических культурах / А.М. Шутяев // Лесоведение. – 2007. – № 5. – С. 60–68.
Shutyayev, A.M., Variability of Spruce Cones and Seed Scales in Geographical Provenances, *Lesovedenie* (Forestry), 2007, no. 5, pp. 60–68.
19. Andersson, E., Cone and Seed Studies in Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), *Stud. For. Suec.*, 1965, no. 23.
20. El-Kassaby, Y.A., and Reynolds, S., Reproductive Phenology Parental Balance and Supplemental Mass Pollination in a Sitka Spruce Seed-Orchard, *Forest Ecol. and Manag.*, 1990, vol. 31, no. 1–2, pp. 45–54.
21. Geburek, T., and Turok, J., Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe, Zvolen: Arbora Publishers, 2005.
22. Johnsen, Ø., Dæhlen, Ola G., Haug G., Seed Cone Abortion and Full Seed Production in an Indoor Seed Orchard with Potted Grafts of *Picea abies*, *Scand. J. For. Res.*, 1994, vol. 9, no. 1–4, pp. 329–332.
23. Koski, V., Embryonic Lethals and Empty Seeds in *Picea abies* and *Pinus silvestris*, *Commun. Inst. Forest Fenn.*, 1971, vol. 75, no. 3, pp. 1–30.
24. Nikkanen, T., Reproductive Phenology in a Norway Spruce Seed Orchard, *Silva Fennica*, 2001, vol. 35 (1), pp. 39–53.
25. Plomion, C., Bousquet, J., and Kole, C., Genetics, Genomics and Breeding of Conifers, CRC Press: Taylor & Francis Group, 2011.
26. Skroppa, T., EUFORGEN Technical Guidelines for Genetic Conservation and Use for Norway Spruce (*Picea abies*), International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, 2003.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 02.09.2013

УДК 581.522.4:581.48(477.60)

НАСІННЄВА ПРОДУКТИВНІСТЬ *PICEA ABIES* (L.) KARST. В УМОВАХ ІНТРОДУКЦІЇ
У СТЕПОВІЙ ЗОНІ УКРАЇНИ

I.V. Makogon, S.M. Privalikhin

Донецький ботанічний сад НАН України

Досліджено насіннєву продуктивність *Picea abies* (L.) Karst. в умовах інтродукції. Встановлено, що в субоптимальних для бореального виду умовах степової зони спостерігається регулярне формування жіночих шишок і повних насінин. Показники насіннєвої продуктивності в урожайні роки склали близькі значення (56–64%). На підставі багаторічних досліджень насіннєвої продуктивності окремих рослин *P. abies* в інтродукційному насадженні виділено перспективні для подальшого розмноження особини.

UDC 581.522.4:581.48(477.60)

SEED PRODUCTION OF *PICEA ABIES* (L.) KARST. IN THE COURSE OF INTRODUCTION
IN THE UKRAINIAN STEPPE

I.V. Makogon, S.N. Privalikhin

Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine

The paper studies seed production of *Picea abies* (L.) Karst. under the conditions of introduction. It is shown that a regular yield of female cones and full seeds is observed under the sub-optimal for this boreal species conditions. The indices of seed production in the productive years were close (56–64%). Based on many-year studies of seed production in *P. abies* individuals within an introduced stand we selected ones having good prospects for further propagation.