

И.В. Макогон, С.Н. Привалихин

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ *PICEA ABIES* (L.) KARST. В ЕСТЕСТВЕННОМ И ИСКУССТВЕННОМ ДРЕВОСТОЯХ

Picea abies (L.) Karst., семенная продуктивность, древостой

Введение

При интродукции древесных растений в новые районы необходимы не только комплексные испытания вида в новых местообитаниях, но и анализ жизнеспособности интродуцента в сравнении с его природными популяциями. Так, распространение на территории Украинских Карпат завозных из Западной Европы семян ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) с неизвестными биологическими свойствами оказалось причиной низкой биологической устойчивости и плохого санитарного состояния современных еловых лесов этого региона [16, 17].

Вопрос о семенной продуктивности интродуцентов является одним из важных в интродукции растений. Для хвойных растений семенное размножение имеет особое значение, так как вегетативное им менее свойственно, чем многим лиственным породам [9]. В дендрарии Донецкого ботанического сада НАН Украины (ДБС) *P. abies* проходит первичное интродукционное испытание. Как и для других видов хвойных [2, 4, 7, 18], для *P. abies* характерна высокая погодичная изменчивость показателей семеношения даже в благоприятных условиях среды [7, 10, 12]. Поэтому исследования семенной продуктивности в естественных и искусственных древостоях необходимо проводить в один год, что позволит достаточно объективно оценить репродуктивный потенциал вида в новых условиях произрастания.

Целью нашей работы была оценка репродуктивных показателей *P. abies* в новых условиях произрастания, далеко за пределами естественного ареала. Для этого был проведен сравнительный анализ семенной продуктивности *P. abies* в природной популяции и в условиях интродукции в дендрарии ДБС.

Объекты и методика исследований

Объектом исследования послужили растения *P. abies* в дендрарии ДБС (возраст ~ 35 лет) и природной популяции Украинского Полесья (Ровенская обл., Любомирское лесничество; средний возраст растений – 80–90 лет). Для определения семенной продуктивности с 39 деревьев *P. abies* в дендрарии ДБС и 32-х растений в природной популяции в 2006 г. были собраны женские шишки. У 3–5 шишек с каждого дерева с помощью штангенциркуля измеряли длину шишки, подсчитывали общее количество чешуй, количество чешуй стерильного и фертильного слоя, количество полных, пустых и недоразвитых семян в фертильном слое. Статистическую обработку данных проводили по Г.Ф. Лакину [6], а также используя метод сравнения средних Дункана [15].

Результаты исследований и их обсуждение

Количество семян в женской шишке достоверно связано с ее размером [7, 12]. В результате проведенных исследований установлено, что средняя длина женских шишек *P. abies* в природной популяции Украинского Полесья изменялась в пределах 81–127 мм, составив в среднем 104,0 мм. В насаждении дендрария ДБС длина шишек была несколько меньше, в среднем 102,7 мм, с диапазоном варьирования 78–120 мм (таблица). Статистический анализ с использованием метода сравнения средних Дункана не подтвердил достоверных различий между сравниваемыми древостоями по этому показателю. На большей части ареала *P. abies* Л.Ф. Правдин [13] определил длину шишек равной 100 ± 10 мм, в Беловежской Пуще (Беларусь) длина шишек составила $114 \pm 1,0$ мм [12]. Коэффициент вариации (CV) длины шишки в природной популяции Украинского Полесья составил 12,7 %, в насаждении ДБС – 12,0 % и соответствовал среднему уровню изменчивости по шкале С.А. Мамаева [7]. О низком и среднем уровнях изменчивости длины шишки *P. abies* свидетельствуют литературные данные [12, 13]. Ряд авторов отмечают, что наблюдается изменчивость длины шишки в пределах кроны отдельного дерева, по годам репродукции, прослеживается тенденция увеличения средней длины шишки *P. abies* в направлении с севера на юг и с востока на запад, от худших лесорастительных условий к лучшим [7, 12–14].

Общее количество чешуй в шишке в природной популяции изменялось в пределах – 141–227 шт., составив в среднем 174,8 шт., в дендрарии ДБС – 151–219 шт., при среднем значении 184,8 шт. В полесской популяции среднее количество чешуй фертильного слоя в женской шишке равнялось 120,8 шт., что от общего их количества составило 69 %, в дендрарии ДБС данный показатель был достоверно выше – в среднем 130,4 шт. (71 %). Общее количество чешуй в женской шишке, количество чешуй стерильного и фертильного слоя в обоих выборках деревьев также характеризовались средним уровнем изменчивости (см. табл.).

Рядом авторов отмечена тесная корреляционная связь между такими показателями, как длина шишки–количество полных семян в шишке, количество чешуй в фертильном слое–количество полных семян [12, 13]. В наших исследованиях у растений, как в природной популяции, так и в насаждении, установлена положительная прямая корреляция между длиной шишки и количеством полных семян (коэффициент корреляции $r = 0,55$ в природной популяции, $r = 0,38$ в дендрарии), а также между количеством чешуй в фертильном слое и количеством полных семян ($r = 0,70$ в природной популяции, $r = 0,37$ в дендрарии). Для *P. abies* в Германии коэффициент корреляции между длиной шишки и количеством полных семян составил 0,66 [12].

Общее количество семян в шишке в насаждении дендрария (252,4 шт.) было достоверно больше, чем в природной популяции (231,8 шт.). Однако различия между изучаемыми древостоями по количеству полных семян в шишке были недостоверны (см. табл.). В полесской популяции количество полных семян составило 60 % от общего количества семян в шишке, в дендрарии ДБС незначительно ниже – 56 %. Следует отметить, что количество полных семян на одну шишку у отдельных деревьев значительно варьировало: от 28 до 85 % в полесской популяции и от 20 до 83 % в насаждении. У 10 из 32-х деревьев в природной популяции и у 12 из 39-ти деревьев в насаждении количество полных семян на одну шишку составило более 70 % от общего количества семян. Распределение деревьев по количеству полных семян характеризовалось небольшим правосторонним смещением от нормального распределения в природной популяции (рис., А) и несколько большим смещением в насаждении (рис., Б).

У растений в дендрарии ДБС в 2006 г. достоверно больше образовалось пустых семян (28 %), чем в природной популяции (22 %) (см. табл.). У четырёх деревьев полесской популяции и у пяти в насаждении количество пустых семян на одну шишку составило более 40 %. И только у двух деревьев в насаждении пустых семян образовалось более 60 %. Вероятно, образование большого количества пустых семян в дендрарии ДБС обусловлено самоопылением растений.

Многие авторы отмечают, что для *P. abies* характерно образование высокой доли пустых семян, особенно в слабоурожайные годы [5, 11, 21]. Так, в популяциях *P. abies*, произрастающих в Швеции, количество пустых семян составило 37–70 %, в Финляндии – 45 % [1]. Р. Сарвас [21] установил, что пустые семена у *P. abies* в Финляндии являются результатом недостаточного опыления женских шишек. Иногда количество пустых семян в шишках *P. abies* достигает 80%, и даже

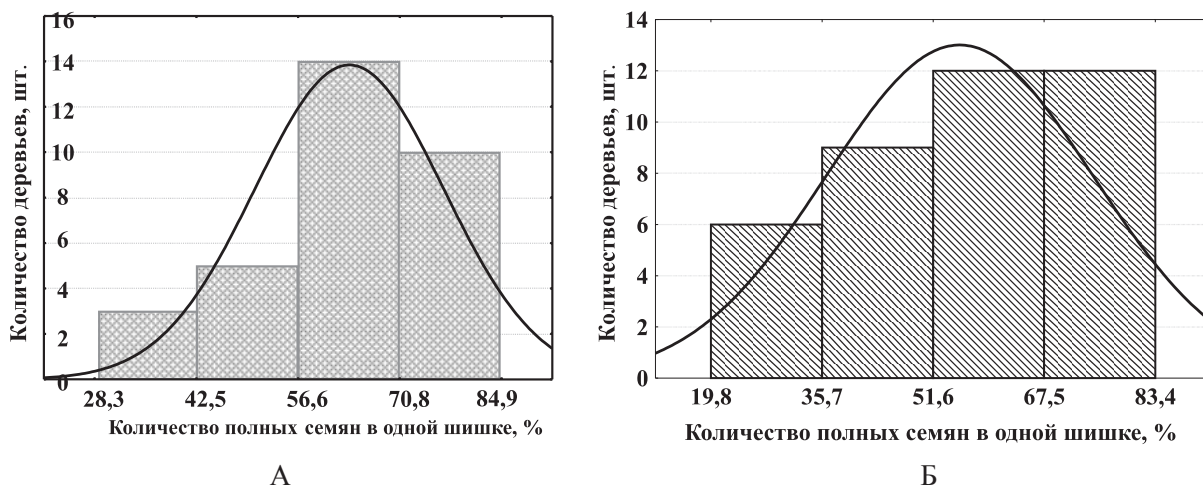


Рис. Распределение деревьев *Picea abies* (L.) Karst. по количеству полных семян на одну шишку в природной популяции Украинского Полесья (А) и в насаждении дендрария Донецкого ботанического сада (Б).

Таблица. Длина шишек, количество чешуй и семян у *Picea abies* (L.) Karst. в природной популяции и в насаждении в Донецком ботаническом саду НАН Украины (в расчёте на одну шишку)

Местопроизрастание растений	Статистические показатели	Длина шишки, мм	Количество чешуй, шт.			Количество семян, шт.			
			общее	стерильного слоя	фертильного слоя	всего	полные	пустые	недоразвитые
Украинское Полесье	M±m	104,0±2,3	174,8±3,5	53,9±1,5	120,8±2,5	231,8±5,1	147,9±7,2	51,0±4,3	32,4±2,5
	Лимит	81–127	141–227	38–73	99–154	183–297	71–249	17–112	11–70
	CV, %	12,7	11,2	16,0	11,9	12,6	27,4	48,0	44,4
Дендрарий ДБС	M±m	102,7±2,0	184,8±2,9*	54,4±1,3	130,4±2,7*	252,4±5,4*	140,5±8,5	69,9±7,1*	44,0±5,1
	Лимит	78–120	151–219	38–78	92–169	183–332	50–251	13–211	10–160
	CV, %	12,0	9,8	14,7	12,9	12,3	37,7	63,7	72,2
D ^{Dk}		6,0	8,9	3,9	7,5	14,9	22,6	17,4	12,0

Примечания: M±m – среднее значение ± ошибка, CV – коэффициент вариации; D^{Dk} – допуск по Дункану при p < 0,05; * – различия между сравниваемыми выборками достоверны при p < 0,05

при благоприятных условиях произрастания эти семена могут составлять около 15% [5]. Рядом авторов у различных видов хвойных было выявлено, что в течение эмбрионального развития много самооплодотворенных зигот погибает из-за гомозиготности летальных генов зародыша [4, 8, 19]. В популяциях сосны веймутовой (*Pinus strobus* L.) выявлена положительная корреляция между плотностью древостоя, степенью перекрестного опыления и выходом полных семян [8, 20].

По количеству недоразвитых семян исследуемые древостои недостоверно различались. Данная категория семян составила 14 % в природной популяции, в насаждении – 17 %. Следует отметить, что по количеству полных, пустых, недоразвитых семян выявлены различия между отдельными деревьями в пределах каждой исследуемой выборки, о чём свидетельствуют высокие значения коэффициента вариации (см. табл.).

Заключение

Таким образом, сравнительные исследования семенной продуктивности *P. abies* в естественном и искусственном древостоях показали, что, несмотря на различные экологические условия произрастания, у растений в насаждении незначительно снижается показатель выхода полных семян в сравнении с природной популяцией. Отмечен несколько больший процент пустых и недоразвитых семян у растений в условиях интродукции, что, возможно, обусловлено самоопылением растений. Показатели качества семян (энергия прорастания, всхожесть семян) *P. abies* в дендрарии ДБС также имеют близкие к природной популяции значения [3]. Все это свидетельствует о достаточно высоком адаптивном потенциале *P. abies*, способствующем сохранению ее репродуктивных показателей в природно-климатических условиях степной зоны Украины. В перспективе растения с наибольшей семенной продуктивностью и высокой всхожестью семян можно использовать как “маточные” для более широкого распространения данного вида на юго-востоке Украины.

1. Алтухов Ю.П. Аллозимный полиморфизм в природной популяции ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.). Сообщение III. Корреляция между уровнем индивидуальной гетерозиготности и относительным количеством нежизнеспособных семян / Ю.П. Алтухов, Н.И. Гафаров, К.В. Крутовский, В.А. Духарев // Генетика. – 1986. – Т. 22, № 12. – С. 2825–2830.
2. 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.
3. Коршиков И.И. Популяционно-генетические аспекты интродукции ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в степную зону Украины / И.И. Коршиков, И.В. Макогон, С.Н. Привалихин // Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе: матер. междунар. научно-практической конф. (Гомель, 8–10 сентября 2009 г.). – Гомель, Институт леса НАН Беларуси, 2009. – С. 79–83.

4. Коски В. Пустые семена – часть выраженного генетического груза // Половая репродукция хвойных: матер. I-го Всесоюз. симпоз. / В. Коски. – Новосибирск: Наука. Сибир. отдел., 1973. – Ч. II. – С. 23–30.
5. Кочкарь Н.Т. Определение спелости семян ели / Н.Т. Кочкарь // Лесное хозяйство. – 1977. – № 4. – С. 59–60.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия / Георгий Филиппович Лакин. – М.: Высш. шк. – 1973. – 343 с.
7. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) / Станислав Александрович Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 284 с.
8. Мудрик Е.А. Динамика генетической структуры природных популяций некоторых видов семейства Pinaceae Lindl. в Украине: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Мудрик Елена Анатольевна. – Донецк, 2006. – 200 с.
9. Некрасов В.И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции / Виктор Иванович Некрасов. – М.: Наука, 1973. – 279 с.
10. Некрасова Т.П. Изменчивость числа семян в шишках сосны от опыления / Т.П. Некрасова // Лесоведение. – 1986. – № 1. – С. 38–42.
11. Некрасова Т.П. Партеноспермия и партенокония у пихты сибирской / Т.П. Некрасова // Изв. Сиб. Отд. АН СССР. Сер. Биол. науки, 1978. – Вып. 2, №10. – С. 100–103.
12. 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.
13. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР / Леонид Федорович Правдин. – М.: Наука, 1975. – 176 с.
14. Привалихін С.М. Популяційно-генетичне різноманіття ялини європейської (*Picea abies* (L.) Karst.) в Українських Карпатах: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.15 «Генетика» / С.М. Привалихін. – Київ, 2008. – 20 с.
15. Приседський Ю.Г. Статистична обробка результатів біологічних експериментів / Юрій Георгійович Приседський. – Донецьк: Кассіопея, 1999. – 210 с.
16. Смаглюк К.К. Аборигенні хвойні лісоутворювачі / Костянтин Костянтинівич Смаглюк. – Ужгород: Карпати, 1972. – 112 с.
17. Стойко С.М. Причины ветровалов и буреломов в карпатских ельниках и меры борьбы с ними / С.М. Стойко // Лесное хозяйство. – 1965. – № 9. – С. 12–15.
18. Geburek T. Conservation and management of forest genetic resources in Europe / T. Geburek, J. Turok. – Zvolen: Arbora Publishers, 2005. – 693 p.
19. Karkkainen K. The degree of early inbreeding depression determines of the selfing rate at the seed stage – model and results from *Pinus sylvestris* (Scots pine) / K. Karkkainen, O. Savolainen // Heredity. – 1993. – Vol. 71. – P. 160–166.
20. Rajora O.P. Mating system and reproductive fitness traits of eastern white pine (*Pinus strobus*) in large, central versus small isolated, marginal populations / O.P. Rajora, A. Mosseler, J.E. Major // Canad. J. Bot. – 2002. – Vol. 80. – P. 1173–1184.
21. Sarvas R. Studies on the seed setting of Norway spruce. / R. Sarvas. – Medd. Nor. Skogforsetksves. – 1957. – 14 (48). – P. 529–556.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 19.07.2010

УДК 581.14:582.475.2

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ *PICEA ABIES* (L.) KARST. В ЕСТЕСТВЕННОМ И ИСКУССТВЕННОМ ДРЕВОСТОЯХ

И.В. Макогон, С.Н. Привалихин

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Проведен сравнительный анализ семенной продуктивности *P. abies* в естественном и искусственном древостоях. Выявлено, что у растений в условиях интродукции незначительно снижается показатель количества полных семян в сравнении с природной популяцией. Отмечен несколько больший процент пустых и недоразвитых семян у растений искусственного древостоя, что возможно, обусловлено самоопылением растений.

UDC 581.14:582.475.2

COMPARATIVE ANALYSIS OF SEED PRODUCTION OF *PICEA ABIES* (L.) KARST. IN NATURAL AND ARTIFICIAL STANDS

I.V. Makogon, S.N. Privalikhin

Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

The comparative analysis of seed production of *P. abies* in natural and artificial stands has been carried out. It has been revealed that under introduction conditions the figure of the number of full seed falls down in comparison with natural population. It has been noted that the percentage of empty and deficient seeds of artificial stand is a bit higher, which can be accounted for by self-pollination of plants.