

На правах рукописи



Рогозин Михаил Владимирович

**ИЗМЕНЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
Pinus sylvestris L. И *Picea × fennica* (Regel) Kom.
В ОНТОГЕНЕЗЕ ПРИ ИСКУССТВЕННОМ И
ЕСТЕСТВЕННОМ ОТБОРЕ**

Специальности
03.02.01 – ботаника;
03.02.08 – экология (биология)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Пермь – 2013

Работа выполнена в научно-исследовательской лаборатории «Экологии леса» Естественного института ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

Официальные оппоненты:

Видякин Анатолий Иванович – доктор биологических наук, ФГБУН «Институт биологии Коми научного центра УрО РАН», ведущий научный сотрудник лаборатории биомониторинга

Ильминских Николай Геннадьевич – доктор биологических наук, профессор ФГБУН «Тобольская комплексная научная станция УрО РАН», заведующий лабораторией экологии растений и животных в зоне рискованного земледелия

Шигапов Зиннур Хайдарович – доктор биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН «Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН», директор и заведующий лабораторией генетики и цитологии растений

Ведущая организация:

ФГБУН «Западно-Сибирский филиал Института леса имени академика В.Н.Сукачева СО РАН»

Защита состоится 27 июня 2013 г. в 11 часов 30 минут на заседании диссертационного совета Д 212.189.02 на базе ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», по адресу: 614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15, зал заседаний Ученого Совета.

Адрес сайта: <http://www.psu.ru>

e-mail: shibanova7@mail.ru

Факс: 8(342) 237-16-11

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» и на официальном сайте Высшей аттестационной комиссии при Министерстве образования и науки Российской Федерации

Автореферат разослан 15 апреля 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Шибанова Наталья Леонидовна

Общая характеристика работы

Актуальность исследования

Сохранение биоразнообразия на планете Земля, в том числе и сохранение генофонда лесных популяций, является центральной проблемой настоящего времени (Ирошников, 1975; Мамаев, Махнев, 1996). Северо-Запад России и Урал подвергаются интенсивному освоению лесов второе столетие. Хвойные леса, что остались в обжитых районах, представлены низкопродуктивными древостоями, и их запасы снизились настолько, что рубить их стало нерентабельно. Расчетная лесосека по хвойному хозяйству, например, в Пермском крае в 2008 г. преодолела отметку в 50%, и в использовании лесов край стал лиственным, а не хвойным (Лесной план Пермского края, 2008).

Деятельность человека и стихийные бедствия снижают генетическое разнообразие лесов. Искусственный отбор и селекция (уже по определению) так же ведут к его снижению, но разные их методы неоднозначны и необходим поиск оптимального их соотношения (Исаков, 1999). Биологические науки развиваются, происходит их разделение и возникает кризис при обобщении результатов, сущность которого представляется как отсутствие общей теории онтогенеза (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). В лесном деле он проявился в виде отсутствия прогнозных моделей развития древостоев (Верхунов, Черных, 2007). Это вынуждало лесные науки искать свои, частные и эмпирические, решения и технологии при выращивании и уходе за лесом.

Сейчас крайне необходимо, во-первых, теоретическое обобщение работ, связанных с ростом, развитием, динамикой и тенденциями естественного отбора в древостоях и, во-вторых, с начальными этапами новейшей эволюции хвойных, инициированных рубкой лесов и искусственным отбором, частным случаем которого является лесная селекция. Естественное развитие леса обычно связывают с жестким отбором, и чем больше плотность популяции, тем он интенсивнее. Однако при создании, например, плантационных культур возникает вопрос выбора репродуктивного и посадочного материала с совершенно особыми технологическими свойствами в онтогенезе, а именно, с более успешным ростом в условиях *слабого* конкурентного давления. Т. е. современная эволюция хвойных, направляемая человеком, не рассматривается и не увязывается в полной мере с их естественной эволюцией, в особенности с последними ее шагами, которые можно отследить в ценопопуляциях.

Вопрос этот наименее изучен и имеет множество аспектов, в особенности со стороны взаимоотношения растений со средой и друг с другом, в основе которого лежит разнообразный материально-энергетический обмен – от обмена метаболитами до взаимодействия полей. В этом направлении разработаны концепция «фитогенного поля» А.А.Уранова (1965), «ценогенного поля» А.Е.Катенина (1972) и «эффект группы» Ю.В.Титова (1978) с настройкой активности процессов обмена у отдельных травянистых растений на режим колебаний в своей группе. Совершенно иная настройка обнаружена в 180-летних древостоях ели и пихты, где деревья с близким типом прироста росли на большом расстоянии, а деревья с разной динамикой прироста образовывали группы (Горячев, 1999). По-видимому, во втором случае в эти группы возможен отбор правых и левых форм растений: левые формы предпочитают

прямой свет и слабую конкуренцию, а правые – рассеянный и толерантны к ней; при этом их соотношение находится в пределах определенной нормы (0.38:0.62 или наоборот), и эта закономерность универсальна (подчиняется правилу «золотого сечения»), проявляясь в потомстве не только отдельных деревьев *Pinus sylvestris* (L.) и *Picea abies* (L.) Karst но и в потомстве их популяций (Голиков, 2004). Разработана также концепция И.С.Марченко (1995) о решающем влиянии биологических полей и биоактивных зон Земли на онтогенез древостоев. Множество работ свидетельствует о том, что в древостоях преобладает групповое размещение растений (Ипатов, Тархова, 1975; Чудный, 1976; Проскуряков, 1981; Бузыкин и др., 1983; Маслаков, 1984; Мартынов, 2010), но причины такого группового размещения неясны.

Наши исследования включали три основных направления:

- а) изучение онтогенеза деревьев и древостоев в зависимости от условий среды и градиента густоты;
- б) изучение потомства ценопопуляций в связи с их плотностью, меняющейся во времени;
- в) оценка генетического выигрыша на потомствах в зависимости от разного конкурентного давления в материнских ценопопуляциях.

Онтогенез хвойных растений мы рассматривали с разделением на два этапа: этап раннего развития в условиях слабого взаимодействия между растениями (до 8–10 лет) и этап развития в условиях сомкнутости крон и сильной конкуренции (от 12–15 лет и старше). Оценки биологической продуктивности для этих этапов принципиально разные: на первом этапе это оценка в виде простой суммы биопродукции отдельных растений, тогда как на втором этапе это уже будет оценка биопродуктивности их агрегаций.

Из этого разделения онтогенеза на два этапа следуют особенности методики оценки продуктивности и скорости роста потомства: в первом случае оценки возможны по малым выборкам на линейных делянках, а во втором – на прямоугольных делянках со сформировавшимися группировками.

Таким образом, направления исследований включали актуальные вопросы развития деревьев, древостоев и их потомства на фоне изменения параметров ценопопуляций при естественном и искусственном отборе, которые имеют в настоящее время слабую степень теоретического обобщения, несмотря на давнюю историю изучения и большую практическую значимость.

Цели исследования: выяснить закономерности развития деревьев и древостоев, устойчивость их роста в онтогенезе и тенденции эволюции при разных методах искусственного отбора в ценопопуляциях *Pinus sylvestris* (L.) (сосна обыкновенная, далее сосна) и *Picea × fennica* (Regel) Kom. (ель финская или гибридная, далее ель) в Пермском крае. Для достижения намеченных целей исследования решались следующие **задачи**:

1. Проанализировать представления о естественном отборе в ценопопуляциях хвойных древесных растений, онтогенезе деревьев и древостоев и практические результаты в селекции хвойных пород.
2. Разработать технологию массовых испытаний семенного потомства сосны и ели на быстроту роста и выяснить минимальный возраст оценки скорости роста семей и потомства ценопопуляций (происхождений).

3. Выявить закономерности отбора в естественных и искусственных ценопопуляциях сосны и ели на основе изучения их структуры и ее влияния на рост потомства в условиях южной подзоны тайги.

4. Предложить пути использования обнаруженных закономерностей в экологизации лесоводства, лесной селекции и семеноводства при создании ценопопуляций и древостоев с заданными полезными свойствами.

Научная новизна диссертации:

1. Разработана технология многообъемных испытаний потомства древесных пород с максимально возможным выравниванием влияния экологических факторов; ее применение позволило заложить массовые испытания потомства сосны и ели (1978 вариантов и 80 тыс. растений) с выявлением трендов, обнаружение которых при других (малообъемных) технологиях было бы невозможно.

2. Выяснено, что снижение плотности искусственных ценопопуляций *Pinus sylvestris* повышает соответствие размеров растений в молодом (4–5 лет) и более старшем возрасте (29–40 лет), а потомства *Picea × fennica* наследуют реакцию на густоту: потомство от популяций и от материнских деревьев из редких древостоев лучше растет в редких, а потомство из густых ценопопуляций – в густых культурах. Оптимум конкурентного давления опосредованно обнаруживается через сбег ствола у деревьев ели в пределах 1.2–1.3 см/м.

3. Впервые показана возможность ранней диагностики роста потомства ценопопуляций с отбором лидеров начиная с 4–5 лет, а лидеров среди семей – с 8 лет с достаточной для таких первых оценок надежностью.

4. Обоснована перспективность массового искусственного отбора (плюсовой селекции) только для части (42%) популяций *Picea × fennica* и ее несостоятельность для *Pinus sylvestris*, в связи с чем для обоих видов нужен первоначальный отбор ценопопуляций по потомству в изучаемом регионе.

5. Обнаружены биологические константы в развитии древостоев *Picea × fennica*: – сумма объемов крон в моделях роста с начальной густотой 1.0–1.3 тыс. шт./га; – сбег ствола, который постоянен в моделях любой начальной густоты начиная с 45–50 и до 120 лет.

Практическая значимость исследований. Результаты работ использованы в перспективном планировании Пермского края, где в качестве кандидатов в ООПТ в категории «лесные генетические резерваты» предложены 60 тыс. га насаждений (Лесной план ..., 2008). Под руководством и при участии автора выделено 140 шт. плюсовых деревьев ели, создано 26.0 га испытательных культур сосны и ели, в т.ч. 11 га совмещенных с лесосеменными плантациями (ЛСП), для которых созданы паспорта и база данных о потомствах 483 плюс-деревьев *Picea × fennica*. При изучении общей комбинационной способности (ОКС) сосны по 2-5 урожаям выделено 37 «предэлитных» деревьев. У *Picea × fennica* в результате отбора выделено 5 потомств ценопопуляций и 60 лучших плюсовых деревьев для их использования при создании ЛСП повышенной генетической ценности. Результаты работ используются в учебном процессе кафедры биогеоэкологии и охраны природы ПГНИУ и кафедры лесоводства и ландшафтной архитектуры

ПГСХА в дисциплинах «Экология растений», «Лесоведение» и «Селекция растений».

Выявленные закономерности могут быть использованы в биогеоценологии и ботанике, в лесоведении и лесоводстве, лесной таксации, в науке и практике лесных культур, селекции и лесном семеноводстве. Принцип определения биологической константы в развитии древостоев ели может быть использован при разработке теории онтогенеза, моделей выращивания древостоев, определении оптимума плотности ценопопуляций. Для плантационного выращивания древостоев предложен отбор материала с последующей селекцией, обеспечивающий непрерывную инновацию результатов исследований, с повышением продуктивности выращиваемых из улучшенных семян промышленных плантаций до 20%.

Научные положения, выносимые на защиту:

1. Технология многообъемных испытаний потомства древесных растений, отличающаяся тем, что их результат в виде группы потомств, превышающих заданный критерий отбора, получают, объединяя опыты с последовательным сокращением числа испытываемых вариантов; выборку на вариант в одном испытании минимизируют до 20–30 растений, увеличивая число вариантов до 600. Порядок засаживания делянок фиксируют увязкой растений в рулон.

2. В развитии деревьев сосны и ели обнаружен минимальный возраст (4–5 лет) выявления будущих лидеров с надежностью 64–65% по стволикам выше средних размеров; в возрасте 7–10 лет надежность увеличивается до 70–76%. В развитии древостоев ели с начальной густотой 1.0–1.3 тыс. шт./га в 45–120 лет сумма объемов крон остается постоянной, и эта константа является пределом, сверх которого полог древостоя уже не может заполняться биомассой.

3. В направляемой эволюции (селекции) искусственных ценопопуляций обнаружены разные тенденции отбора: у сосны отбор стабилизирующий, и поэтому массовый отбор не имеет теоретических оснований для применения; у ели – отбор движущий, но выражен слабо и наиболее крупные деревья (лидеры) не имеют преимуществ перед обычными плюсовыми деревьями. Оценку скорости роста потомства можно начинать по высотам: у потомства ценопопуляций – с 4-х лет; у семей сосны – с 3–6 лет, у семей ели – с 8 лет.

4. Потомство ели наследует адаптивную реакцию древостоев и деревьев на историю конкурентного давления: потомство ценопопуляций и материнских деревьев из популяций с низкой плотностью лучше растет в редких, а потомство из густых – в густых культурах. Уровень внутривидовой конкуренции вокруг плюсовых деревьев также влияет на их потомство, и при его ослаблении потомство растет лучше в плантационных культурах. Впервые обнаружено опосредованное влияние сбег ствола материнского дерева на рост потомства: при его значении 1.2–1.3 см/м, отражающем оптимальный уровень конкурентного давления соседствующих деревьев, доля лучших семей в потомствах увеличивается в 1.5–2.4 раза.

5. У *Picea × fennica* выявлены разные тенденции отбора в отношении массы семени: при преобладании признаков *Picea abies* (L.) Karst. действует слабый стабилизирующий отбор, а при преобладании признаков *Picea obovata* (Ledeb.) – слабый движущий в направлении особей с легкими семенами.

Апробация работы. Основные положения и результаты исследований доложены на международном симпозиуме IUFRO (Воронеж, 1989); на международных конференциях: «Экология таежных лесов» (Сыктывкар, 1998), «Перспективы развития естественных наук в высшей школе» (Пермь, 2001) «Лесопользование, экология и охрана лесов» (Томск, 2005), «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения» (Пенза, 2008), «Антропогенная трансформация природной среды» (Пермь, 2010), «Экология и медицина: современное состояние, проблемы и перспективы» (Москва, 2010), «Современное видение наследия лесничих Теплоуховых» (Пермь, 2011), «Возобновляемые лесные ресурсы: инновационное развитие в лесном хозяйстве» (Санкт-Петербург, 2012); на II и III международных совещаниях по сохранению лесных генетических ресурсов (Новосибирск, 2009; Красноярск, 2011), на V Всероссийской конференции «Леса российского Дальнего Востока» (Владивосток, 2012), IV Всероссийской конференции «Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования» (Н.Тагил, 2012).

Личный вклад автора. Работа является результатом 35-летних исследований (1978-2012 гг.). В диссертации использованы полевые и экспериментальные данные, полученные лично, а также при участии или под руководством автора на всех этапах работы. Формулировка целей и постановка задач исследования, разработка методологических и методических подходов к их решению, выбор районов исследований, организация экспедиций, отбор исходного материала, закладка пробных площадей и испытательных культур, инвентаризация посадок и регистрация опытных показателей, статистическая обработка и анализ результатов, их интерпретация и обобщение, подготовка публикаций, составление структуры диссертации, написание текста и оформление работы проведены лично автором.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 53 работы, в том числе 1 монография (в соавторстве) и 12 статей в рецензируемых журналах.

Объем и структура диссертации. Диссертация включает 370 стр., состоит из введения, 7 глав, заключения и списка литературы, содержит 47 таблиц, 74 рисунка. Список литературы насчитывает 679 источников, в т.ч. 61 – на иностранных языках.

Содержание работы

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ О ЕСТЕСТВЕННОМ И ИСКУССТВЕННОМ ОТБОРЕ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ ХВОЙНЫХ ВИДОВ

Анализ литературы по развитию древостоев показал, что действующие в лесных районах местные таблицы хода роста (ТХР) древостоев статичны (Разин, 1977; 2010) и не отражают естественный ход роста насаждений (Хлюстов, 2011), не выявлены причины появления разнообразных типов роста. Так, Г.С. Разиным (1967) обнаружено снижение полноты и бонитета на 119 пробных площадях в лесной опытной даче МСХА им. К.А.Тимирязева, где изменения за 60 лет были следующими: улучшали бонитет по десятилетиям 32,5%, ухудшали 58% и были стабильны всего 9,5% древостоев (табл. 1).

То есть бонитет менялся каждое десятилетие в среднем у 90% древостоев, причем в молодости меняли его 84%, а ближе к спелому возрасту 95-97%

древостоев. О каких же прогнозах роста по ТХР, составленных на бонитетной основе можно вообще говорить, если эта основа постоянно меняется?

Таблица 1

Интенсивность изменения классов бонитета в 119 сосновых древостоях за 60 лет в лесной опытной даче МСХА им. К.А.Тимирязева, % (по Разину, 1967).

Виды изменения	Возрастные периоды, лет						В среднем
	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	
Улучшение	32	68	54	25	9	7	32.5
Ухудшение	52	16	39	65	86	90	58
Стабильное	16	16	7	10	5	3	9.5
Итого	100	100	100	100	100	100	100

Вряд ли в России найдется еще одна опытная лесная дача со столь продолжительными (более 100 лет) повторными наблюдениями и до сих пор данные эти востребованы для исследований предельных состояний древостоев (Кофман, Гуревич, 2001). За 70 лет эти данные никто детально не проанализировал и не выяснил причины упомянутых изменений в бонитетах и в типах роста этих опытных насаждений. Некоторые ученые до сих пор считают, что типы роста явление достаточно редкое и связано с двучленностью почвы, генетическими особенностями насаждений и т.д. (Багинский, 2011).

Обобщение по России последних данных в лесной селекции показало, что индивидуальный отбор в среднем дает улучшение роста на 19%, селекция популяций – на 10%, а массовый отбор дает сдвиг, близкий к нулю. При этом эффекты плюсовой селекции в популяциях имеют сильнейшие отклонения от этой величины, что в корне меняют всю стратегию селекции в каком-либо регионе. Так, для сосны они меняются от -12.7 до +7.0% (Туркин, 2007) и причины этих различий не выяснены. Встречаются и случаи, когда потомства из отдельных ценопопуляций (Псковская область, сосна, и Пермский край, плюсовые деревья ели из культур) растут лучше контроля на 5–7% и плюсовые деревья из них весьма желательны для семеноводства (табл. 2). Отсюда следует важный вывод о том, что эффект применения массового отбора (плюсовой селекции) по регионам России неоднозначен. О возможности получения подобных результатов ученые-селекционеры предупреждали еще в 1970-е годы.

Не выяснен вопрос о самом раннем, а также «окончательном» возрасте, в котором продуктивность потомств может быть оценена с приемлемой вероятностью и степень доверия к показателям наследуемости, получаемым на малых выборках. Вопросы эти требуют исследования механизмов естественного отбора в древостоях при смене поколений, то есть изучения потомства с выяснением тенденций отбора, полезных для селекции.

В заключение констатируется, что в лесных науках отмечается кризис, связанный с отсутствием общей теории онтогенеза. Неясен механизм изреживания, причины возникновения биогрупп и причины смены деревьев-лидеров с возрастом, а важная роль правых и левых форм еще только изучается.

В отсутствии общей теории лесные науки формируют свои частные закономерности (парадигмы), периодически их модифицируют, но не обладают стремлением к их переосмыслению.

Таблица 2

Результаты крупных испытаний потомства плюсовых деревьев хвойных в России (количество семей 40 и более, возраст 8 лет и старше) на 1.01.2012 г.

Авторы	Республика, край, область	Испытательные культуры		Превышение над контролем всех семей, %	Достоверно превышающие контроль, % семей
		возраст	число семей		
Сосна обыкновенная					
Видякин, 2010	Кировская, Удмуртия	20	97	-0.4	2,1
Голиков, 2006	Псковская	17-22	71	7.0*	34*
Демиденко, Тараканов, 2008	Новосибирская	20	100	1.9	12-22
Туркин, 2007	Коми	9	60	-3.2	10
	Коми	9	129	-12.7	3
	Коми	8	50	0	6
Шейкина, 2004	Чувашская	10	42	-0.5	24
Всего семей			549		
Эффективность плюсовой селекции, в среднем				-1.1	13.9
Ель гибридная (финская)					
Голиков, 2006	Псковская	23	72	3.1	22
Видякин, 2010	Кировская, Удмуртия	15-17	95	0.1	4,2
Рогозин, 2011	Пермский, естественные	21	301	2.4	15
	Пермский, из культур	21	152	5.1	22
Всего семей			620		
Эффективность плюсовой селекции, в среднем				2.7	15.8

* – в контроле использованы семена производственного сбора из не самых продуктивных популяций

Обсуждается и ряд других проблем, без которых вряд ли удастся продвинуться вперед. К таким проблемам можно отнести:

- процессы в пологе древостоя до и в период максимальной сомкнутости крон и их последствия для развития ценопопуляций;
- энергетические взаимодействия между деревьями и между деревьями и Землей в их динамике за период развития фитоценозов;
- характер фотосинтеза у правых и левых форм по филлотаксису побегов и его использование при выращивании искусственных лесов;
- наследуемость характера роста потомствами древостоев с отличиями в начальной их густоте и при изменении фона выращивания;
- ранняя диагностика роста (до 10 лет) в потомствах климатипов, плюсовых насаждений и ценопопуляций и ее надежность;
- оптимизация схем селекции в конкретных лесосеменных районах в связи со структурой, типами леса и продуктивностью ценопопуляций.

Глава 2. ОБЪЕКТЫ, ОБЪЕМЫ РАБОТ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Объекты и объемы исследований в древостоях

Объектами исследования являлись естественные и искусственные древостои в популяциях сосны и ели, их потомства в целом и потомства отдельных деревьев. Тенденции естественного отбора изучались в восьми ценопопуляциях на пробных площадях, из них шесть – лесные культуры сосны

на песчаных и суглинистых почвах в возрасте 29–40 лет и две – культуры ели на суглинистых почвах в возрасте 70–78 лет, с исследованием роста ствола модельных деревьев до возможно более раннего возраста (табл. 3).

Таблица 3

Объекты и объем работ при исследовании тенденций естественного отбора в искусственных популяциях сосны и ели на пробных площадях (ПП)

Порода	Возраст, лет	Число ПП	Число моделей	ТУМ, индекс	Класс бони-тета	Относительная полнота	Схема посадки, м	
							в ряду	между рядами
сосна	29–40	3	57	V ₁ –C ₃	IA –II.6	1.03–1.21	0.69–0.75	2.0–2.08
сосна	29–40	3	56	V ₁ –C ₃	IA –II	0.84–1.29	0.55–0.60	2.0–2.86
ель	78	1	30	C ₂ –C ₃	I.6	1.03	1.07	2.13
ель	70	1	30	C ₂	I.6	1.25	Посев семян	
Итого		8	173					

Закономерности естественного отбора изучены в 7 моделях хода роста культур ели, составленных Г.С. Разиным по материалам 43 пробных площадей в наиболее часто встречающихся типах условий в возрасте 18–89 лет, с густотой посадки 2–10.5 тыс. шт/га (Рогозин, Разин, 2012). Однако основные исследования были проведены Г.С.Разиным ранее в естественных ельниках на 306 пробных площадях, в том числе на 53-х с длительным наблюдением, с разработкой 15 моделей хода роста (Разин, Рогозин, 2009), по которым были установлены законы развития простых древостоев (Разин, Рогозин, 2010). Эти модели и были объектом наших исследований.

Изучение другого рода тенденций эволюции, возникающих при искусственном отборе (селекции), проводилось в потомствах деревьев из 12 ценопопуляций ели и 4 популяций сосны в возрасте от 3 до 24 лет (табл. 4).

Таблица 4

Объекты и объем работ при исследовании тенденций искусственного отбора в ценопопуляциях сосны и ели в Верхнекамском лесосеменном районе

Объекты исследований, ценопопуляции	Число, шт.	Исследования показателей				Объем последних измерений, шт.*	
		Семеношение, деревьев	Всхожесть семян, образцов	Средняя высота растений, шт. вариантов		семей и контроля	растений
				в потомствах	в контроле		
ПЛСУ сосны	4	2 207	984	910	13	1 425	41 637
Естественные, ель	7	301	7	301	7	308	11 234
Искусственные, ель	5	224	5	224	5	229	9 650
Итого	16	2 732	996	1 435	25	1 962	62 521

* – у сосны испытания 2-4 урожаев семян в шести опытах с разными условиями, у ели – один урожай в двух опытах с испытательными культурами на суглинистой и супесчаной почве

2.2. Исходный материал искусственного отбора

У сосны изучение действия искусственного отбора изучалось на четырех постоянных лесосеменных участках (ПЛСУ) на 1703 деревьях (табл. 5).

Таблица 5

Исходный материал для селекции сосны – урожайные деревья ПЛСУ

Название ПЛСУ	Деревьев, шт	Изучено семеношение по годам							Испытаны потомства по первым урожаям
		1977 1978	1979	1982	1983	1985	1990	итого	
Очерский	196	109	40	53			12	215	156
Пермский	324	292	64			58		414	216
Левшино-1	508	496	109	61		60		726	211
Левшино-2	364		239	155		41		435	93
Нижне-Курьинский	311			239	30	114	34	417	234
Итого	1703	897	452	508	30	273	46	2207	910

Испытательные культуры и школы заложены в 1980-1991 гг. в шести лесхозах (лесничествах) на 11 участках на площади 33 га. Схема посадки растений была с расстоянием в ряду 0.7–1.0 м, между рядами – от 2.5 до 3.9 м. получены данные о высотах в общей сложности у 41.7 тыс. растений сосны по 1425 вариантам и у 38.5 тыс. растений ели по 553 вариантам (табл. 6).

Таблица 6

Испытательные культуры (ИК) и испытательные школы (ИШ), заложенные лабораторией экологии леса ЕНИ ПГУ в 1980-1991 гг.

Год закладки	Местонахождение			Площадь, га	Вид опыта и потомство	Число вариантов, шт.			Растений, тыс. шт.
	лесничество	участковое лесничество	квартал			семей	контроль	все-го	
Сосна обыкновенная, урожай семян разных лет									
1980	Очерское	Очерское	85	1.0	ИК Очер	102	0	102	2.7
1980	Кудымкарское	Верх-Юсьвинское	82	1.1	ИК Очер	63	0	63	1.7
1981	Пермское городское	Нижне- Курьинское	25	0.2	ИШ Левш	171	3	174	5.2
1982				0.3	ИШ Перм	216	3	219	5.9
1983	Закамское	Нытвенское	69	0.3	ИШ Н-К	233	12	245	5.3
1984	Пермское городское	Нижне- Курьинское	65	1.5	ИК Н-К	121	10	177*	3.5
					ИК Н-К	30			
1988	Оханское	Оханское	29	7.0	ИК Очер	53	10	309	14.4
					ИК Левш	134			
					ИК Н-К	112			
1990	Оханское	Рождественское	питомник	0.3	ИШ Очер	8	10	136	2.9
					ИШ Левш	63			
					ИШ Перм	21			
					ИШ Н-К	34			
Итого по сосне				13.7		1361	48	1425	41.7
Ель гибридная, урожай семян 1986 г.									
1989	Оханское	Рождественское	питомник	0.3	ИШ	525	28	553	26.0
1991	Ильинское	Ильинское	41	11.0	ИК	525	28	553	22.4
1991	Оханское	Юго-Камское	5	8.0	ИК	462	23	485	16.1
Итого по ели**				19.3		525	28	553	38.5
Всего				33.0	ИШ, ИК	1886	76	1978	80.2

Примечания: Очер – Очерское; Левш – Левшинское; Перм – Пермское; Н-К – Нижне-Курьинское; 177* – с учетом 16 семей, выращенных с затенением сеянцев; ** – без учета вариантов в ИШ.

2.3. Планирование объема выборки в испытаниях потомства

Исследования и расчеты, проведенные нами для обоснования и планирования эксперимента по испытанию многих сотен потомств с использованием методических подходов А.П.Царева (1984) показали (Рогозин, 1995), что сумма статистических ошибок, зависимых от числа испытываемых репродукций и от испытаний в разных условиях, в десятки раз больше, чем ошибка, обычно определяемая для такого рода опытов по объемам выборки в одном испытании (и которую чаще всего и принимают в качестве «главной» статистической ошибки при планировании испытаний в полевых опытах).

С целью получения достоверных оценок быстроты роста семей и потомств в раннем возрасте мы провели специальное исследование, в котором на примере потомства сосны было доказано, что объем измеряемых растений на вариант может быть снижен до 20–30 растений (т.е. более чем в 10 раз) при условии, что это испытание является частью эксперимента из нескольких обязательных для выведения нового сорта испытаний (Рогозин, 1995). Подобные исследования этого вопроса в республике Коми (Туркин, Федорков, 2007) убедительно подтвердили обоснованность такой малой выборки.

2.4 Технология многообъемных испытаний потомства

Всвязи с открывшимися возможностями увеличения числа испытываемых потомств нами была разработана оригинальная технология испытаний потомства, которая обеспечивала выполнение бригадой из 4 человек за 20 дней комплекса работ для закладки опыта, состоящего из 600 вариантов в 6 повторностях. Технология включала 16 специальных приемов работы, в том числе: высев семян на слой чистого песка для полного предотвращения полегания сеянцев от фузариоза, фиксация порядка высадки вариантов в деланки предварительной перевязкой растений в рулон (рис. 1), упрощенное картирование опытов и др., а также легкое ручное оборудование (маркер посевных строчек, желобковая многорядная сеялка, устройство для изготовления в школе сразу 10 лунок, укороченный меч и др. (Рогозин, 1988).

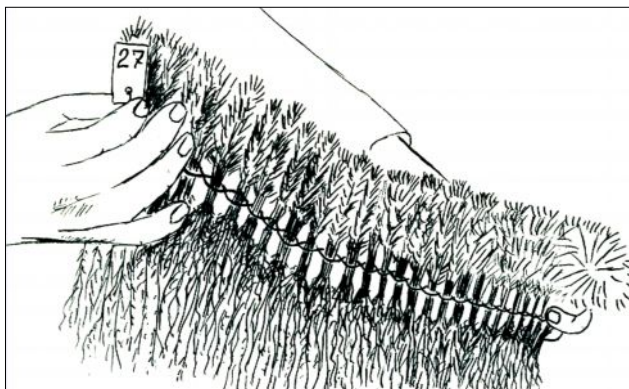


Рис. 1. Увязка сеянцев в рулон (кассету) из 20 пучков по 10 сеянцев. Каждый пучок – это отдельное потомство, которое повторяется в других кассетах до 6 раз. Видна бирка с номером рулона для его картирования в месте посадки. В результате нет необходимости обозначать границы каждой деланки и объем работ по картированию испытательных культур и школы сокращаются в десятки раз.

Технология обеспечивала высокую грунтовую всхожесть семян 1 класса качества в пределах 78–92%, такую же сохранность и приживаемость в культурах и школе. Все эти особенности приводили к максимальному выравниванию влияний факторов среды и повышению доли влияния наследственных факторов в проявлении характера роста семей, начиная с момента прорастания семян и появления всходов.

2.5. Методы исследования и анализа данных

Наряду с обычными методами статистического анализа (Лакин, 1980; Зайцев, 1984; Рокицкий, 1973; Фолкнер, 1985) использовались многомерные подходы и трансформация распределений (Куршакова, 1967; Уоддингтон, 1970; Гриффитс, 1971), дисперсионный, корреляционный, регрессионный анализ и анализ долей (Плохинский, 1970; Тьюки, 1981). Пробные площади закладывали по ГОСТ 16128-70. Всхожесть семян определяли по ГОСТ 13056.6-75.

В опытах с потомствами при измерениях растений исключали данные, полученные на узлах геобиологических сетей Хартмана и Карри, занимающих до 1.9% площади и приводящих к депрессии в росте растений (Рогозин, 2011-б).

Широко использовался статистический анализ долей, причем его разрешающая способность оказалась намного выше в сравнении с дисперсионным, корреляционным и другими методами анализа, так как он был направлен на анализ частоты желательных характеристик (быстрорастущих растений и семей), а не просто средних величин и их изменчивости.

ГЛАВА 3. РАЗВИТИЕ ДЕРЕВЬЕВ, ДРЕВОСТОЕВ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

3.1. Развитие деревьев в культурах сосны

Выяснение тенденций естественного отбора изучалось в условиях градиента густоты в различных типах условий. Развитие деревьев изучено в лесных культурах IА–III классов бонитета в возрасте 29–40 лет, созданных посадкой по схеме: 2–2.5×0.55–0.75 м, три участка на песчаных и три – на суглинистых почвах. Ход роста изучен на 113 моделях, по 3–4 в каждом из 5 классов Крафта. Мерой соответствия роста служили корреляции между размерами (диаметром, высотой) деревьев в 4, 5, 7, 10 лет и их объемом в 29–40 лет. Различия в корреляциях на суглинистых и на песчаных почвах оказались недостоверны. Поэтому гипотеза о различном онтогенезе сосны на песчаных и суглинистых почвах, выдвинутая в начале исследований, не подтвердилась. Однако по фактору «расстояние между деревьями в рядах» удалось образовать две группы: 0.55–0.60 м (густая посадка) и 0,69–0,75 м (редкая посадка), по 3 участка в каждой. В группе с густой посадкой средние значения возрастных корреляций с высотой, диаметром и объемом стволиков оказались в пределах 0.40–0.49, тогда как в группе с более редкой посадкой в рядах средние корреляции были всегда выше и достигали значений 0.60–0.80. Различия были достоверны во всех возрастах.

Снижение корреляций было вызвано, вероятно, перестройкой характера роста при усилении конкуренции между растениями в густых культурах, поэтому критерии ранней диагностики роста продуктивных деревьев находили на моделях из культур с редкой посадкой.

Оказалось, что из мелких по диаметру и крупных стволиков в 4-летнем возрасте вероятность формирования крупных стволов (1.2 от среднего) составляет, соответственно, 4 и 65%. В 7 и 10 лет последние вероятности возросли до 74 и 76%, а для мелких растений они остались на прежнем маловероятном уровне (4%). Критерием отбора продуктивных растений можно принять диаметр, высоту и объем стволиков в 4–10 лет на уровне 98–100% от

среднего значения при интенсивности 50%. В густых посадках критерии раннего отбора менее эффективны; при этом корреляции размеров растений с возрастом почти не повышаются, что свидетельствует о задержке в проявлении растений-лидеров, вызванной повышением конкуренции (Рогозин, 1983).

2.2. Развитие деревьев в культурах ели

Развитие деревьев ели изучено в лесных культурах 1913 и 1919 гг. на двух больших участках, созданных посадкой (2.13×1.07 м) и посевом семян на легкосуглинистой почве. Запас культур составлял 460 и 554 м³/га. Участки рубкам ухода не подвергались и все сухостойные деревья сохранились. Изучено 60 моделей. Мерой соответствия роста служили корреляции между размерами (диаметром, высотой) деревьев в 4, 5, 7, 10, 12, 20, 30, 40 лет и их объемом в 70–78 лет. Корреляции на участках оказались близки, особенно в раннем возрасте (в 7–12 лет) и плавно повышались по кривой, со средними значениями $r = 0.32$ в 5–6 лет, $r = 0.50$ в 7–10 лет, $r = 0.60$ в 11–13 лет и далее с несколько меньшими значениями в культурах, созданных посевом. С учетом тождества выборок по изменчивости роста они были объединены.

Было учтено, что естественный отбор направлен на модели с объемами ствола выше среднего, которые желательны и для искусственного отбора. Критерии их отбора определены через вероятности их формирования из стволиков разных размеров. Для этого поля корреляций, где сопоставляли размеры деревьев в разном возрасте, разделяли вначале линией, проходящей горизонтально на уровне 100 %. Точки выше линии считали крупными деревьями. Далее, для ответа на вопрос, из каких растений они выросли, поле делили еще на три вертикальных сектора (тонкие, средние и толстые модели). В полученных грациях проводили анализ частоты моделей с объемами ствола выше среднего, который известен в биометрии как «анализ долей».

Анализ показал, что в 5–10 лет надежность (оправдываемость) прогноза роста для 1/3 части растений с толстыми стволиками составляет в среднем 71 %, в 12–20 лет – 75%, в 30–40 лет – 90 %; для 1/6 части стволиков эти цифры возрастают до 79, 85 и 100 %.

Однако в 70–78 лет живых растений сохранилось в среднем в 2.14 раза меньше по отношению ко всем учтенным живым и мертвым деревьям. Ретроспективный анализ показал, что отпад состоял примерно на 80% из тонких и на 20% – из средних по диаметру стволиков. Поэтому доли крупных, средних и тонких растений в ранние годы в прошлом были неодинаковыми и при трех грациях составляли не по 33%, а примерно 16% для толстых, 26% для средних и 58% для тонких моделей, т.е. нынешних толстых моделей в прошлом было в 2.14 раза меньше, а тонких – в 3.74 раза больше. Данное обстоятельство было учтено при расчетах интенсивности отбора.

Представление о надежности отбора продуктивных растений по их диаметру в раннем возрасте дает рисунок 2. Самое удивительное оказалось то, что вероятности в период от 7 до 20 лет практически не повышаются и находятся на уровне в 70-80%, что видно на рисунке 2. Такое явление было необычно, потому что, несмотря на повышение корреляций, повышения вероятностей не наблюдалось. Объяснить это можно, если полагать, что в этот

период древостой никак не может определиться с лидерами. При этом от лидеров требуется не только скорость роста, но и толерантность к конкуренции. Изучение подобных процессов на моделях в культурах сосны ранее обнаружило сходное явление при более густой посадке в рядах, когда корреляции с 4 до 10 лет также практически не повышались, тогда как редкая посадка их повышала и стабилизировала ранговую структуру, о чем говорилось выше. Отсюда следует, что для дерева «продуктивность по биомассе» и «конкурентная выносливость» совсем не одно и то же и второе не всегда следует из первого.

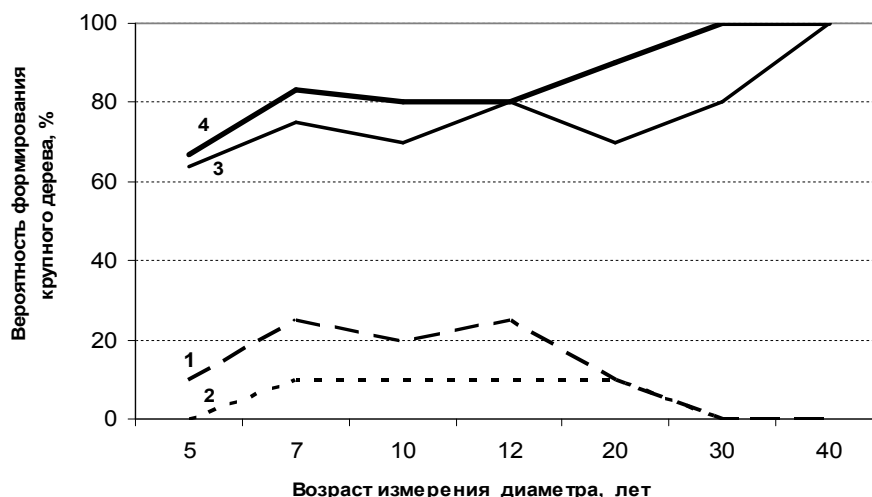


Рис. 2. Вероятности формирования крупных в 70–78 лет модельных деревьев из тонких (1), самых тонких (2), толстых (3) и самых толстых (4) стволиков в возрасте 5–40 лет

На основе ретроспективного анализа моделей ранняя диагностика роста у ели оказалась возможна при следующих параметрах отбора (Рогозин, 2012):

а) мелкие деревья (объем ствола в 70–78 лет ниже среднего) диагностируются в 5–7 лет по диаметру стволика менее 80% от среднего с отбором интенсивностью 50% и надежностью 93–97%.

б) крупные деревья (объем ствола в 70–78 лет выше среднего) диагностируются в 7–10 лет по диаметру стволика от 110% с отбором интенсивностью 16% и надежностью 70–75%. Надежность повышается до 85% при отборе интенсивностью 8% и при диаметрах 125% и более от среднего.

3.3. Законы роста одноярусных древостоев

Из работ теоретического плана в развитии молодняков известен «ранговый закон роста деревьев в древостое» (Маслаков, 1980). Но далее неясно, как сохраняются ранги роста до возраста спелости. Различные типы роста древостоев усугубляют ситуацию в лесной селекции, где они, как «неизбежное зло», отодвигают окончательные сроки оценки элитности. Ученые-таксаторы первыми изучали их, но не смогли объяснить причины их появления и предпочли использовать модели хода роста по бонитетам. Их неадекватность отмечалась давно, а типы роста древостоев были объяснены различиями в начальной густоте, определяющей ход развития древостоев на многие годы (Разин, 1967, 1979; Разин, Рогозин, 2010).

На основе влияния фактора начальной густоты были разработаны 5 законов динамики, открытые Г.С. Разиным; они в корне меняют взгляды на развитие леса и для понимания их существа необходимы пояснения. Законы открыты в результате анализа данных 306 пробных площадей, в т.ч. 53 – с длительным наблюдением, заложенных Г.С. Разиным.

Они описываются следующим образом (Рогозин, Разин, 2012).

Деревья в своем развитии имеют естественное стремление к достижению индивидуальных пределов в размерах – линейных, площадных и объемных. Древостои приобретают уже интегральную способность к достижению этих пределов. Биомассу древостоя производит фотосинтезирующий аппарат и его мощность можно определить косвенно по размеру крон; развитие кроны *предопределяет* все остальные размеры дерева и развитие древостоя (Разин, 1979) в соответствии с «законом динамики суммы горизонтальных проекций крон деревьев в простых древостоях», действие которого показано на рис. 3.

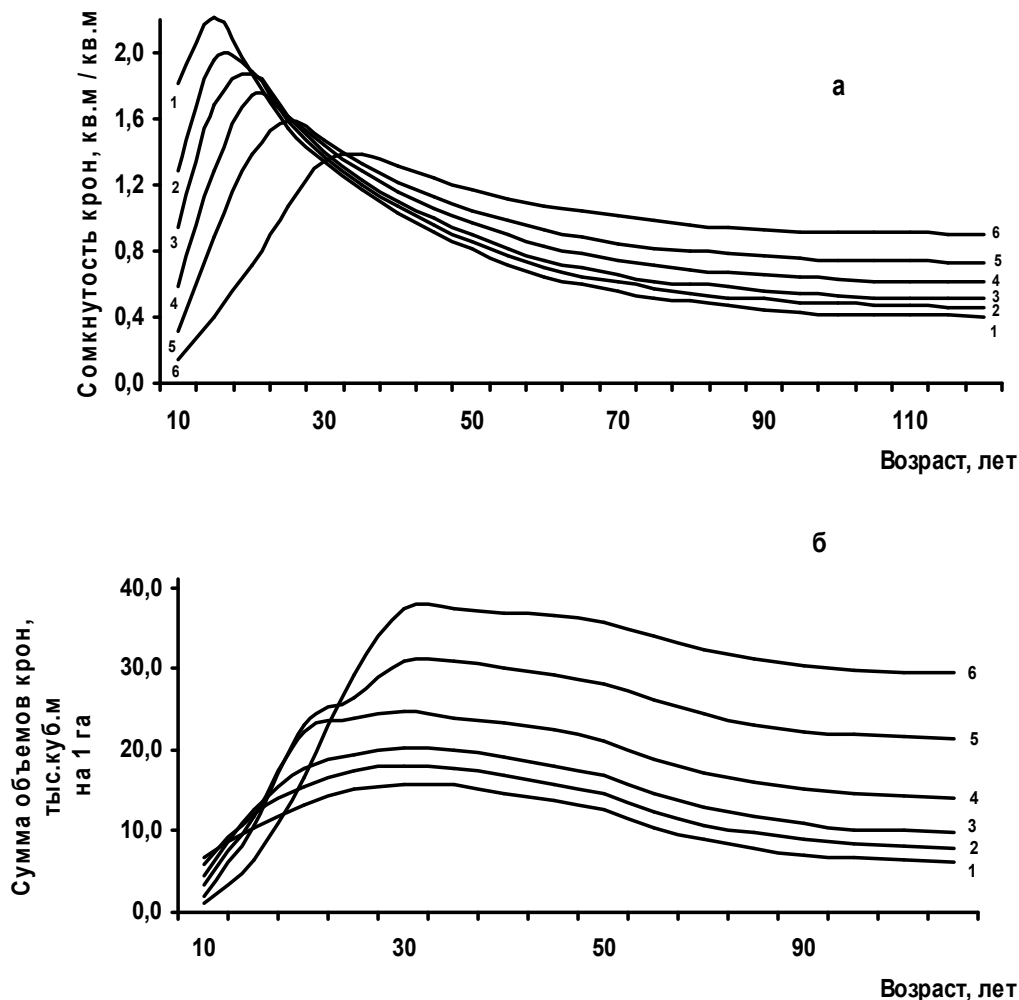


Рис.3. Сомкнутость крон (а) и сумма объемов крон (б) одноярусных еловых древостоев с начальной густотой, тыс. шт/га: 1 – 67; 2 – 22; 3 – 11.5; 4 – 7; 5 – 4.5; 6 – 1.8 (по Разину, Рогозину, 2010-а, 2012)

В биологическом плане закон проявляет себя в виде предельных состояний дендроценоза при заполнении объема жизненного пространства биомассой, определяющей динамику других показателей, для которых сформулированы

свои законы (Разин, 1977, 1988; Разин, Рогозин, 2009, 2010-в; Рогозин, Разин, 2012). Деревья адаптируются к состоянию перегушенности изменениями в морфологии: становятся малокронными и тонкими, у хвойных начинает преобладать теневая хвоя. В господствующую часть древостоя происходит естественный отбор генотипов, хорошо переносящих конкуренцию.

В интегрированном виде законы динамики биологических и таксационных показателей объединены в ***общий закон возрастной динамики и функционирования одноярусных древостоев***, чистых и смешанных, в следующем развернутом виде: «чем больше первичная густота дендроценоза (от 0,5–1,0 до 200 тыс. экз. на 1 га и более), тем он хуже растет и развивается, имеет худшие показатели всех таксационных признаков (объем ствола и кроны, абсолютную полноту, запас, производительность, устойчивость, долговечность и др.) по сравнению с древостоями с меньшей первичной густотой; густые дендроценозы раньше достигают свои пределы по указанным показателям и раньше теряют свое лидерство по ним, а также устойчивость и долголетие в сравнении с древостоями с меньшей густотой» (Рогозин, Разин, 2012).

В соответствии с обнаруженным законом можно однозначно утверждать, что начальная густота дендроценоза и возникающая конкуренция между растениями в решающей степени определяют ***всю последующую жизнь*** насаждения и чем больше густота, тем сильнее меняется рост и развитие как отдельных деревьев, так и древостоев в целом (Разин, Рогозин, 2010-а).

3.4. Модели роста и константы в развитии древостоев

Концепция конкуренции на основе пространственного взаимодействия растений не объясняет все эффекты отношений внутри вида. Существуют явления и совершенно другого порядка, вызывающие разную направленность естественного отбора. Имеет место отбор соседствующих деревьев и образование их групп по различающейся динамике образования годичного прироста у ели и пихты (Горячев, 1999), ограничения в развитии древостоев, вызванные существованием пределов в сомкнутости крон и полога (Разин, 1979), а также пределами текущего прироста и запасами хвои (Нагимов, Деменев, 1989), которые подтверждают действие основных законов экологии при заполнении пространства экосистемы растениями (Реймерс, 1994). Они обусловлены действием физических, химических и энергетических взаимодействий между растениями (часть которых мы знаем как конкурентные). Поэтому нет никаких противоречащих фактов для принятия гипотезы о том, что механизмом саморегуляции в сообществе растений могут быть их биополя, излучающие сигналы самой различной природы, еще не изученные и во многом неизвестные (Уранов, 1965; Титов, 1978). В культурах ели были обнаружены доказательства сильнейшего воздействия этих сигналов на рост побегов еще до смыкания крон (Кайрюкштис, Юодвалькис, 1976), которые получили развитие в работах И.С.Марченко (1973, 1995).

Если механизмом саморегуляции структуры древостоя является его биополе, выступающее как ведущий фактор естественного изреживания, то должны быть и соответствующие ему постоянные величины (константы),

связанные с массой клеток, его излучающих. Первая из них, обнаруженная И.С.Марченко – это объем ветвей в 1 м³ полога и вторая – это насыщение полога клетками камбия, измеряемая площадью листьев в единице объема полога (Марченко И.С. Биополе лесных экосистем. Брянск: БГИТА, 1995, с. 86–91). Мы попытались выяснить наличие подобных постоянных величин в 3 моделях выращивания и в 10 моделях хода роста древостоев ели с различной начальной плотностью в типах условий местопроизрастания В₃-С₃ по данным для этих моделей, приводимым в наших работах (Разин, Рогозин, 2009; Рогозин, Разин, 2011а).

Результаты расчетов суммы объемов крон (сокращенно, объем крон) в возрасте от 10 до 120 лет показали, что в самых редких смолоду древостоях с начальной плотностью 1.0 и 1.3 тыс. шт./га (линии 1 и 2), начиная с 40–45 лет объемы крон изменялись, соответственно, в пределах 50.6–52 и 46.4–47.5 тыс. м³/га с колебаниями от среднего уровня в пределах ± 1.4%. Колебания выглядят почти как прямая горизонтальная линия (рис. 4). Начиная с 45 лет объем крон в этом возрасте в этих моделях можно считать величиной постоянной, т. е., в некотором смысле, их «индивидуальной константой». Эти постоянные величины имеют ясный биологический смысл, как предел, больше которого полог уже не может заполняться биомассой и сохраняет ее на фоне изменения буквально всех таксационных показателей, включая класс бонитета.

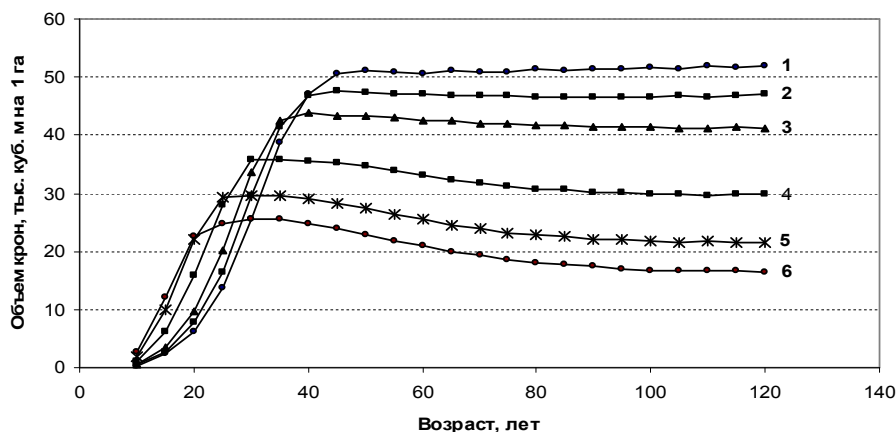


Рис.4. Динамика суммы объемов крон в еловых древостоях с начальной плотностью в 10 лет, тыс. шт./га: 1 – 1.0; 2 – 1.3; 3 – 1.6; 4 – 2.9; 5 – 5.1; 6 – 7.9

Среди других признаков, претендующих на название «биологическая константа», обнаружен еще один, известный как сбег ствола (отношение диаметра к высоте дерева). Если внести поправку и рассчитать сбег по отношению к высоте с вычетом 1.3 м, то поведение сбег ствола во всех моделях выглядит как несомненно стабильное начиная с 45–50 лет.

Сбег ствола и объем кроны имеют глубокий биологический смысл и изменить их развитие в лучшую сторону можно до начала их стабилизации. В свою очередь, их стабилизация связана с кульминацией прироста по запасу и влияет на морфометрию множества признаков, определяющих адаптацию именно для своей линии развития, определяемой начальной плотностью (рис. 5).

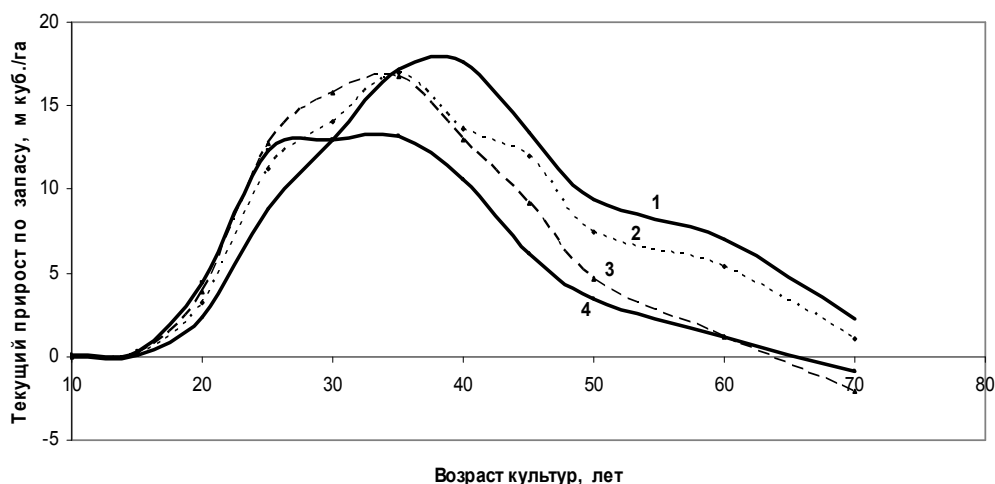


Рис. 5. Текущий прирост по запасу в моделях еловых культур с начальной плотностью в 10 лет, тыс. шт./га: 1 – 3.6; 2 – 4.8; 3 – 6.0; 4 – 8.5.

При такой адаптации деревья определяют свой ранговый статус и приобретают определенную инерцию в развитии. Поэтому «переместить» развитие дерева, а тем более развитие древостоя рубками ухода на более производительную линию после кульминации прироста по запасу почти невозможно. По-видимому, именно в этот период С.Н. Сенновым (1977, 1984) были начаты рубки ухода, в результате которых получено парадоксальное заключение о том, что рубки ухода не повышают производительность древостоев. Поэтому регулирование густоты (рубки ухода «прочистки») должны быть завершены *до кульминации* текущего прироста по запасу.

Важные замечания касаются и лесной селекции. Например, плотность географических культур необходимо снижать индивидуально по делянкам, с достижением *одинаковой относительной полноты* по всем вариантам. Если же изреживание в продуктивных происхождениях не проводить, то тогда это будут испытания их на конкурентную выносливость, а не на продуктивность.

В биологии существует представление о саморегуляции плотности в ценопопуляциях. Однако растения не планируют свое будущее, а стремятся к заполнению пространства биомассой до предела, после чего начинается регресс древостоя и отпад, который и считается «саморегуляцией».

ГЛАВА 4. СЕМЕНОШЕНИЕ СОСНЫ, КАЧЕСТВО СЕМЯН И РОСТ САЖЕНЦЕВ

4. 1. Дискретность признаков семеношения в искусственных ценопопуляциях (постоянных семенных участках)

Программа искусственного отбора у сосны была основана на использовании в качестве исходного материала деревьев-семенников на ПЛСУ. Работы предусматривали оценку семеношения и формирование образцов для испытаний от урожайных деревьев. Однако для охвата всей изменчивости на каждом участке намеренно отбирали в испытания по 8–10 особей с минимальной семенной продуктивностью. Показатели семеношения по первому урожаю были определены в общей сложности у 1136 деревьев (табл. 7).

Таблица 7

Изучение семеношения сосны на ПЛСУ в Пермском крае и отбор образцов семян для испытаний потомства на быстроту роста в 1978–1982 гг.

ПЛСУ	Число деревьев, шт.		Средние значения		Деревья с выходом семян 4 шт. и менее, %	% семян на деревьях	
	изучено семеношение	отобрано в испытания	балл плодоношения	выход семян из 1 шишки, шт.		на 10% самых урожайных	на 50% самых урожайных
Пермский	292	217	2.1	10.4	23.6	32.4	88
Левшинский	496	171	2.7	16.3	6.2	28.7	81.6
Очерский	109	102	2.4	20.5	1.8	25.4	76.2
Курьинский	239	234	2.5	23.1*	2.1*	20.7*	70.3*
В среднем	284	181	2.44	15.7	10.5	26.8	79
Всего	1136	724	-	-	-	-	-

*- деревья с мелкими шишками не вошли в выборку и средние значения смещены

Изучение семеношения показало, что 76–88% семян формируют 50% самых урожайных деревьев, а 10% из них дают в среднем 27% семян. В распределении деревьев по урожаю семян обнаружено 3–4 пика частот, которые имеют место и на вкладах деревьев в общий урожай семян (рис. 6).

Среднее число семян в шишках (выход семян) изменяется у деревьев от 0 до 45 шт. и их распределение имеет 2–3 пика частот на каждом участке. Временная повторяемость выхода семян выше ($r = 0.60–0.78$), чем баллов плодоношения ($r = 0.24–0.28$), поэтому выход семян формирует структуру семенной продуктивности участка. Данная особенность ценопопуляций сосны выдвигает на повестку дня изучение потомства от трех групп деревьев, отличающихся уровнем семеношения: низко-, средне- и высокоурожайных.

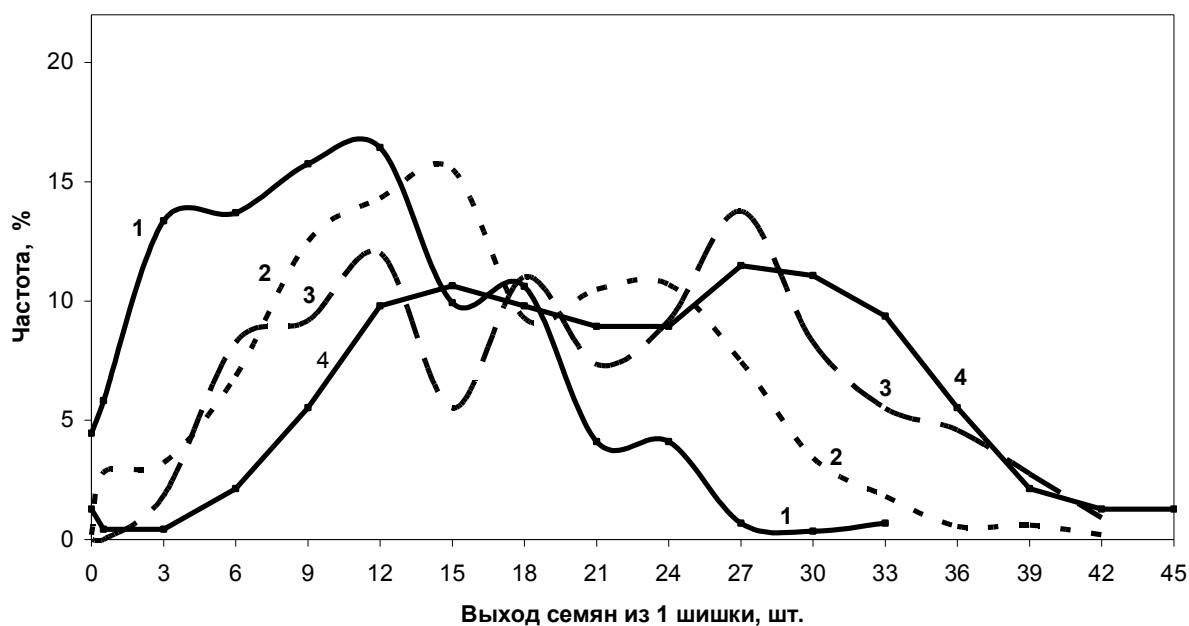


Рис.6. Распределение деревьев по выходу семян на ПЛСУ: 1 – Пермский; 2– Левшинский; 3 – Очерский; 4 – Нижне-Курьинский.

4. 2. Качество семян у матерей с разным выходом семян из шишек

Качество семян изучали по всхожести и времени прорастания у 984 образцов в разные годы. В первом урожае у деревьев с высоким выходом семян всхожесть в открытом грунте и в теплице составила в среднем 87.3 и 91.3%, тогда как у остальных она оказалась ниже на 1–1.1%. В лаборатории у них также зафиксировано превышение по всхожести на 0.5–1.0%, однако различия были недостоверны ($t = 0.63–1.61$). Семена второго урожая оказались с низкой всхожестью, с колебаниями от 0 до 100%, и в этот год отмечены наибольшие отличия. Так, в Очерском потомстве у деревьев с низким, средним и высоким выходом семян грунтовая всхожесть составила 20.1, 26.2, 24.9% соответственно, однако различия опять были недостоверны. В лаборатории всхожести различались на 5.4–7.3% и были уже достоверны между матерями с высоким и самым низким выходом семян при $t = 2.54$.

Прорастание семян фиксировали каждые сутки и получили показатель, характеризующий динамику всхожести. Поставлено 5 опытов и проведено 7 сравнений времени прорастания (ВП). В шести случаях из семи обнаружено ускорение ВП на 0.21–0.65 дня у урожайных деревьев. При ускорении ВП снижалось стандартное отклонение этого показателя на 0.13–0.53 дня и вариация на 2.4–14%. Таким образом, урожайные матери производят семена с более высоким жизненным потенциалом (рис. 7, рис. 8).

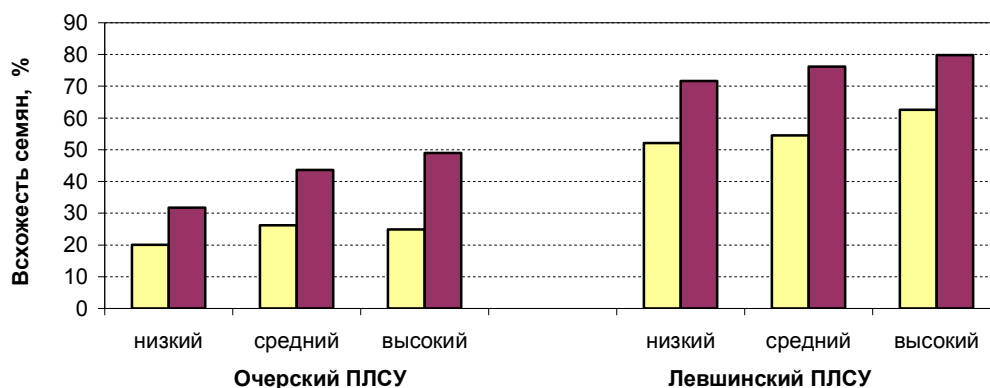


Рис.7. Всхожесть семян в питомнике (столбик слева) и в лабораторных условиях (столбик справа) в группах деревьев сосны с низким, средним и высоким выходом семян

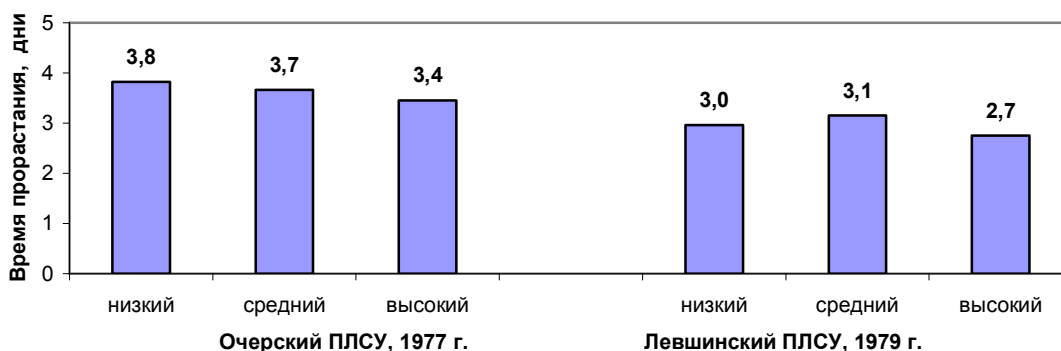


Рис.8. Среднее время прорастания семян в лаборатории у деревьев сосны с низким, средним и высоким выходом семян из шишек

4.3. Уровень семеношения матерей и рост потомства в 3–6 лет

Полученные данные о высотах растений 724 семей в шести испытаниях были подвергнуты однофакторному дисперсионному анализу. Доля влияний признаков оказалась мала (0.07–0.10) и не подтвердилась на втором фоне выращивания. Так как между выходом семян и массой семени связь оказалась отрицательной, то влияние выхода семян на потомство мы исследовали иначе, формируя 6 групп матерей с близкой массой семени.

Оказалось, что в среднем по всем шести опытам деревья с высоким выходом семян дают потомство, не отличающееся по средней высоте и доле лучших семей от остальных деревьев. Аналогичная операция была проведена для матерей с низким выходом семян. Оказалось, что такие матери *всегда* имеют пониженную долю лучших семей (в среднем меньше в 2.5 раза) и общее снижение высоты семей у них составило 2.18%.

Проведенный на больших выборках анализ позволяет утверждать, что низкий выход семян из шишек может указывать на иную систему размножения этих деревьев (принадлежность к линии самоопылителей), вследствие чего, при их малой частоте в популяции, они опыляются пыльцой растений другой системы размножения (перекрестниками) и поэтому потомство у них получается низкорослым. Это подтверждаются выводами, полученными при самоопылении сосны на ПЛСУ в других районах (Исаков, 1999).

4.4. Величина шишек, масса семени и рост потомства в 3–18-лет

Влияния этих признаков на рост потомства изучены в 12 опытах (включая повторные измерения в разном возрасте) для 738 семей. Обнаружено увеличение частоты появления лучших семей в потомстве матерей с крупными шишками до 126% от нормы, тогда как матери с мелкими шишками давали их в среднем 90%. Однако колебания в опытах были значительны и матери с мелкими шишками в 5 случаях из 12 давали лучших семей больше нормы, а с крупными в 2 случаях производили их меньше нормы. Кроме того, повторные измерения в одном из опытов показали, что если в 7 лет у матерей с мелкими шишками лучших семей было 56% от нормы, то в 9 лет их оказалось уже 124% и оценка «плохо» изменилась на оценку «хорошо». Но если учитывали только случаи достоверного превышения частот (более 120%), то их обнаружено у мелких шишек 4, у средних 4 и у крупных – 5 случаев и все градации размеров шишек оказались равнозначны для потомства.

Увеличение массы семени обычно приводит к повышению роста потомства. У нас в 13 опытах из 15 у матерей с легкими семенами лучших семей оказалось в среднем 63% от нормы, с тяжелыми семенами – 129% и у матерей с градацией «самые тяжелые» – 143%. По опытам понижения частот лучших семей у матерей с легкими семенами (до 30% от нормы) и всплески частот в градации тяжелых и самых тяжелых семян (до 165–210%) были как при наличии, так и при отсутствии значимых корреляций высоты семей с массой семени материнских деревьев. Т.е. анализ долей оказался более чувствителен, чем корреляционный анализ.

Корреляция массы семени с высотой семей составила в среднем 0.17 и изменялась по 13 опытам в пределах от 0,37 до -0,04. В динамике (рис.9)

обнаружено ее общее снижение, но разной степени: умеренное до $r = 0.17 \pm 0.09$ в 18 лет и крутое падение до близких к нулю значений в 7-9 лет в этом же и в других потомствах в других опытах. В связи падением связей важно выяснить, появляются ли изменения и в частотах лучших семей. Оказалось, что такие изменения есть и у матерей с семенами средней массы их частота в 18 лет оказалась самой высокой (120%), тогда как у матерей с другими градациями массы семени частота лучших семей в этом возрасте не превышала норму.

По-видимому, в период быстрого роста, который у сосны начинается с 8–10 лет, происходит настройка деревьев на рост в условиях конкуренции; после этого рост семей меняется, корреляции падают и появляется превосходство матерей с семенами средней массы. Т. е. на среднюю высоту потомства влияния массы семени уже нет (корреляция близка к нулю), но остается ее влияние на *изменчивость высот семей* (межсемейную изменчивость) и отражением этого влияния является изменения в частоте лучших семей в градациях массы семени.

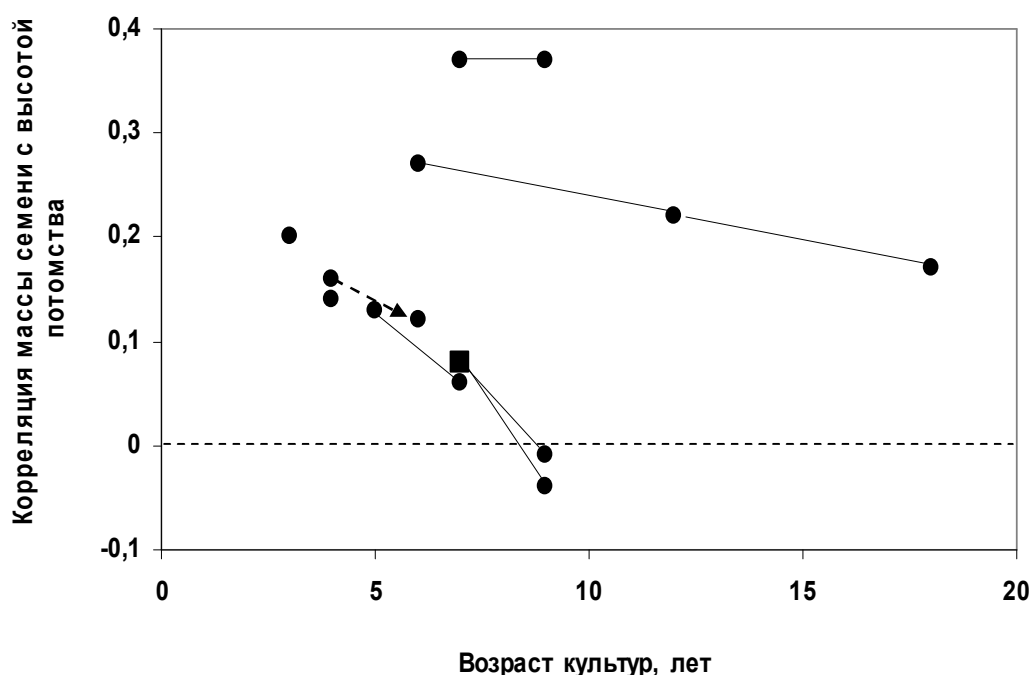


Рис.9. Коэффициенты корреляции массы семени деревьев сосны с высотой их семей в 3-18 лет. Стрелки указывают на повторное определение коэффициента

Поэтому можно полагать, что если в раннем возрасте была тенденция к движущему отбору и преимуществу потомства особей с тяжелыми семенами, то после начала конкуренции к 18 годам некоторое преимущество получают потомства, выросшие из семян средней массы. Таким образом, тенденции движущего отбора в отношении массы семени в раннем возрасте потомства меняются в возрасте старше 10 лет на тенденции отбора стабилизирующего.

4.5. Влияние окраски семян на рост потомства

В цветовой гамме окраски семян выделено 6 градаций: черные, темные, пестрые, коричневые, светлые (серые, бежевые) и почти белые (светло-серые); первая и последняя встречались редко и были объединены: черные с темными и почти белые со светлыми. Анализ показал, что малая сила влияния фактора

окраски семени (4%) еще не означала, что влияние отсутствует; оно имело сложный и скрытый характер (Рогозин, 1989) и обнаружило себя в виде сильной или слабой вариации высот семей, а также разными частотами лучших семей в грациях окраски.

Преимущество показали матери с пестрыми семенами, у которых в 8 опытах из 11 частота лучших семей оказалась 129–227% от нормы. Напротив, матери со светлой окраской семян в одной из популяций имели высокую частоту (127–400%) лучших семей, а в трех других они не имели лучших семей совсем. В потомстве Левшинского ПЛСУ из опыта в опыт преимущество переходило каждый раз к иной окраске. Потомства коричневых и темных семян в разных урожаях и испытаниях не имели повторяющихся высоких или низких оценок (Рогозин, 2012).

4.6. Окраска и время прорастания семян

Время прорастания (ВП) семян, изученное на 224 образцах ускоряется от семян с темной окраской к пестрым и коричневым, причем наибольшее ускорение наблюдалось в год с пониженной всхожестью семян, когда ВП темных семян составило 1.7 дня, а коричневых – 1.04 дня (рис.10). Светлые семена меняют ВП в разные годы от самого длительного (2.4 дня) до почти самого короткого (1.13 дня). Различия по ВП семян не влияют на рост семей.

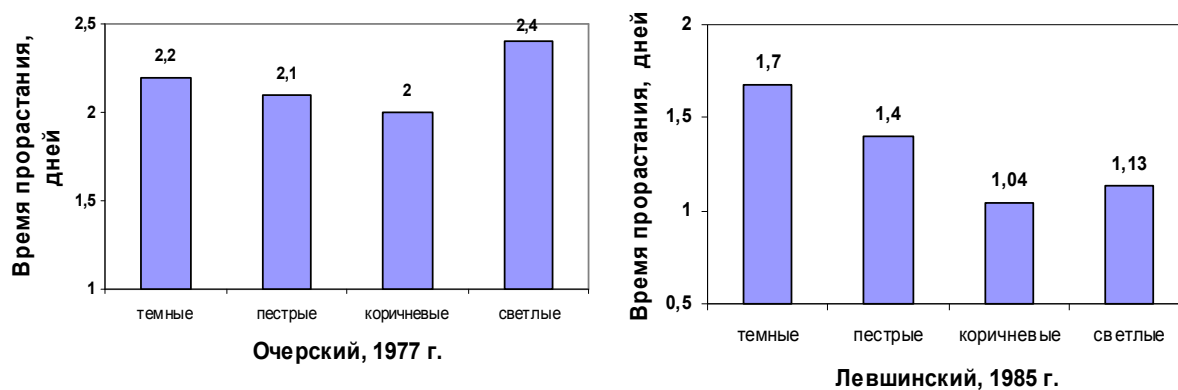


Рис.10. Среднее время прорастания у семян сосны с темной, пестрой, коричневой и светлой окраской в потомстве Очерского и Левшинского ПЛСУ

ГЛАВА 5. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И СЕЛЕКЦИЯ СОСНЫ В ИСКУССТВЕННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ

5.1. Выбор исходного материала и системы селекции

У древесных растений эпигенез формируют специфический генофонд, который передает следующему поколению особенности их реакций на изменение условий среды. У лесных пород нас интересует продуктивность древесины. Однако цели человека и «цели» сообщества растений могут и не совпадать – популяция не преследуют цель достигнуть максимальных запасов древесины; для сообщества растений главной задачей является сохранение вида в самых разных аспектах. Поэтому, вовлекая популяцию в селекцию

необходимо выяснить, какое эволюционное движение и в сторону какого отбора в ней происходит. Если эти изменения полезны, то их можно отнести к «микроэволюции» (изменению генофонда за одно поколение), где может быть велика доля эпигенетических изменений, передаваемых через семена.

Желательный для нас отбор на продуктивность в отношении отдельного дерева возможен в комфортных условиях. Дискомфортные условия меняют направление отбора в сторону сохранения толерантных к ним родителей, возможно, не сочетающих это качество с повышенной продуктивностью. Исходя из этих предпосылок справедливо заключение, что для плантационного выращивания желателен генофонд, который формируют древостои с малой начальной густотой и с высокими запасами древесины в возрасте 50–60 лет. Поэтому генофонд деревьев ПЛСУ теоретически должен быть ближе для выращивания на такого рода плантациях, чем генофонд плюсовых деревьев сформировавшихся в насаждениях с большой густотой, неприемлемой в плантационном выращивании. На ПЛСУ матери формируются в условиях свободы и их высота в потомстве наследуется без влияния на нее «конкурентного шума», в особенности в раннем возрасте, когда развитие семей повторяет программу развития их матерей. Поэтому опыты со свободно растущими матерями и их потомством представляют большой теоретический интерес в плане наследуемости высоты.

Нами была выбрана система селекции, которую можно назвать «отбором на ОКС среди молодых матерей». В определенном смысле она представляла собой альтернативу плюсовой селекции и, как выяснилось, оказалась *единственным опытом* использования такой системы селекции у сосны обыкновенной в России и ближнем зарубежье.

5.2. Наследуемость продуктивности и ранний отбор семей

Получение теоретически «правильных» оценок наследуемости возможно, если высоты родителей и потомков сравнивать в одном возрасте. Это условие выполняется в виде стремления к оценкам потомства в близкие к возрасту рубки сроки. Однако возможно и обратное, т. е. снижение возраста матерей, что выполнено в нашей работе, где возраст маточников составлял 24–26 лет.

Оказалось, что в раннем (3–6 лет) возрасте коэффициент корреляции между высотами матерей и их семей по 727 парам наблюдений равен 0.125 при $t = 3.6 > t_{0.01} = 2.63$. Однако в возрасте 7–12 лет его значение по 491 паре наблюдений оказалось равно 0.020, т. е. было близко к нулю. Возраст семей по опытам был разным, поэтому мы поместили значения корреляций на диаграмму. Обнаружена тенденция их падения даже при таких малых связях и снижение корреляций наблюдается в 5 случаях из 6 (рис.11); еще в одном случае, на родственных потомствах Пермского и Левшинского ПЛСУ, падение r также имеет место (две точки, не соединенные стрелкой).

Так как полученные нами связи оказались низкими и меняли тренд с «+» на «-» при очистке всего от 1–2 уклоняющихся значений, то сложный характер наследуемости помог раскрыть анализ частоты лучших семей в градациях высот матерей. Выборки состояли из 45–216 пар и включали матерей, отобранных без предпочтений какому-либо фенотипу. Высоты деревьев на

ПЛСУ изменялись от 72 до 124% от среднего значения, что позволило разделить их на 4 группы: низкие, средние, высокие и самые высокие.

Оказалось, что из 13 опытов только в шести повышение доли лучших семей произошло в грациях «высокие» и «самые высокие» матери (табл.8). В остальных 7 случаях она оказалась больше у средних матерей. Пониженную долю лучших семей давали чаще всего низкие матери (7 случаев из 13).

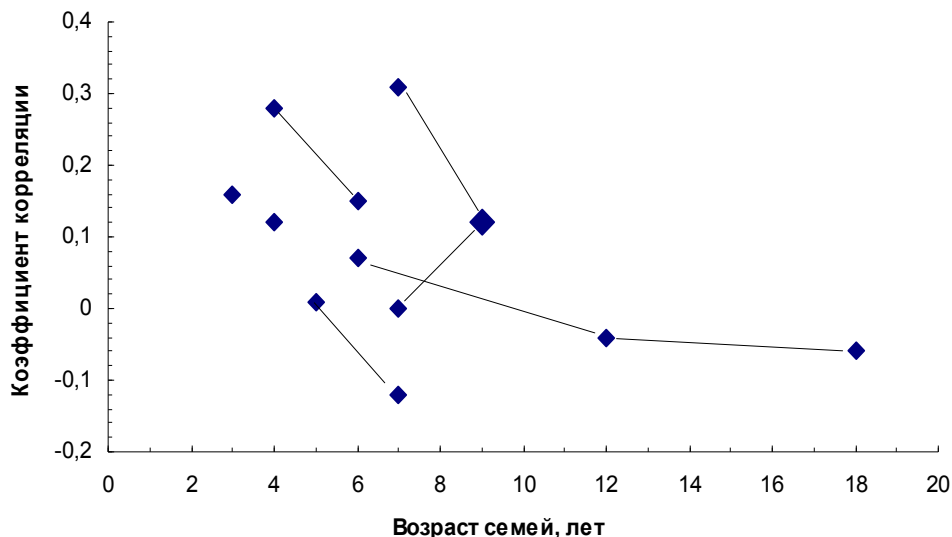


Рис.11. Снижение корреляций между высотами матерей на ПЛСУ сосны и высотой их семей с возрастом; стрелки соединяют повторные определения.

Таблица 8

Оценка наследуемости высоты у сосны по коэффициенту корреляции (r) и по частоте лучших семей в грациях высот матерей. Приведена средняя частота при отборе лучших семей 1/3 и 1/7 и выделены достоверные превышения

Постоянный лесосеменной участок	Год урожая	Выращивание посадочного материала, (лет)	Количество вариантов	Возраст культур	r	Частоты лучших семей у матерей разной высоты, % от нормы			
						низкие	средние	высокие	самые высокие
Очерский	1977	теплица (2) питомник(2)	84 53	4	0,28	68	79	137	68
				6	0,15	53	159	89	53
	1985	питомник(2)	45	7	0,00	111	112	73	111
				9	0,12	63	139	73	63
Левшинский	1979	пит(1)+шк(2)	171	3	0,16	68	122	110	68
Пермский	1981	пит(2)+шк(2)	216	4	0,12	72	120	106	72
Нижне-Курьинский	1982	питомник (1) + школа (2)	70	6	0,07	106	55	138	106
				12	-0,04	92	104	104	92
				18	-0,06	108	100	92	68
	теплица (1) + школа (4-6)	133	5	0,01	85	120	107	85	
			7	-0,12	120	100	80	120	
	1985	питомник (2)	64	7	0,31	80	82	136	182
9				0,12	103	83	114	103	
В среднем по 13 опытам (измерениям)				8,7	0,08	87	106	105	92
Всего вариантов / семей			836 / 604						

В связи с изложенным возникает уверенность в наличии тенденций стабилизирующего отбора по высоте в эволюции сосны и бесперспективности

массового отбора (плюсовой селекции) материнских деревьев в 24–26 лет на ПЛСУ, где на их развитие влияние конкуренции было резко ослаблено.

По вопросу раннего отбора семей сосны на быстроту роста установлено, что он принципиально возможен при некоторых допустимых потерях лучших семей. Если относить к лучшим 15% семей и допускать их утрату в 18 лет не более чем в 10%, то в 3–6 лет возможна сепарация 71–73% семей со средней высотой от 97%. Для гарантированного сохранения всех лидеров необходимо сохранять в этих возрастах 81% семей с высотами 94–95% (рис.12). В 12 лет эта же цель достижима при сепарации 60% семей со средней высотой 109% от контроля, а для гарантированного сохранения всех лидеров пришлось бы сохранять 87% общего количества семей с высотами от 100%.

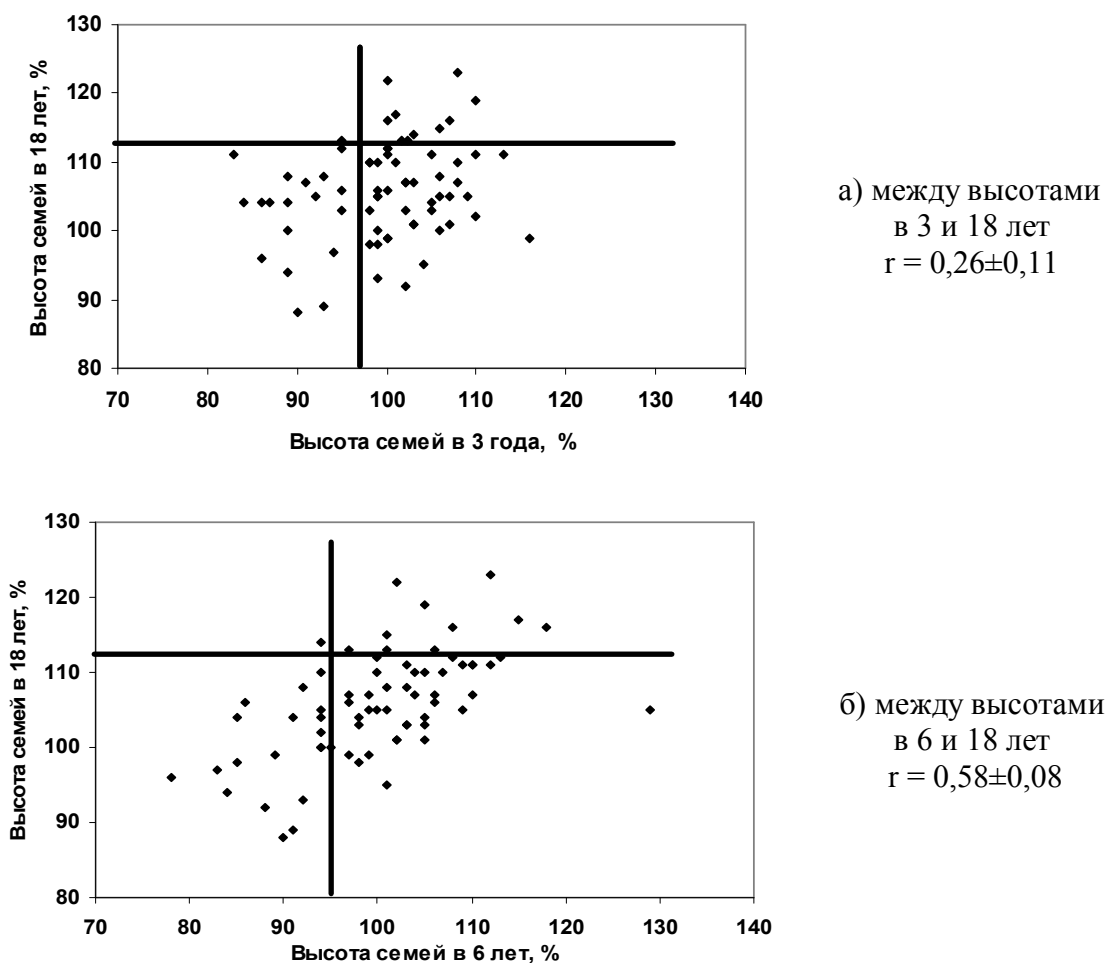


Рис.12. Автокорреляция между высотами семей сосны Нижне-Курьинского ПЛСУ в возрасте 3, 6 и 18 лет и сепарация семей в раннем возрасте для сохранения семей-лидеров в 18 лет.

Автокорреляции между высотами в 3–18 лет, в 6–8 лет и в 12–18 лет закономерно возрастают и имеют значения 0.26 ± 0.11 ; 0.58 ± 0.08 и 0.65 ± 0.07 . Однако это не улучшает параметры раннего отбора для будущих семей-лидеров (11 семей из 70). Так, в 3 года для сохранения 90% лидеров нужна интенсивность отбора 73%, а в 6 лет – 71%, то есть количество бракуемых семей почти не увеличивается, что никак не было ожидаемо. Это кажется

странным, если не учитывать результатов, полученных ранее при ретроспекции развития деревьев сосны и ели в 29–78-летних культурах. Там автокорреляции точно так же повышаются, однако вероятность получения крупных стволов из крупных стволиков в период 7–20 лет остается почти стабильно на уровне 70–80%. Из этого следует, что растения в условиях конкуренции продолжают менять свой рост даже при повышении автокорреляций. Поэтому полной стабилизации рангов роста с возрастом, по-видимому, происходить не будет и можно говорить об этом только в относительном смысле.

5.3. Рост семей в разных условиях и отбор на ОКС

Испытания в разных экологических условиях, с анализом роста 197 семей одного урожая в течение 4–18 лет показали, что между ростом потомств от одних и тех же матерей в типах леса брусничник и кисличник существуют связи на уровне от $r = 0.19 \pm 0.13$ до $r = 0.28 \pm 0.08$. При таких слабых связях невозможно прогнозировать рост семей в иных условиях. Даже слабое сокращение инсоляции для семян в течение всего лишь одного года в одном из опытов влияло на развитие семей вплоть до 18 лет, и их рост не совпадал с ростом тех же семей, выращенных при полном освещении.

Выращивание потомства из семян двух урожаев в возрасте растений 3 – 18 лет показало, что между высотами семей имеются достоверные корреляции в 5 опытах из 10 ($r = 0.17 - 0.38$). В целом по 368 парам семей во всех опытах средняя корреляция составляет $r = 0.16 \pm 0.05$. Ее низкий уровень не позволяет по одному из урожаев прогнозировать рост потомства для семян другого урожая и необходимо выяснить число репродукций для определения ОКС.

На Очерском участке в результате изучения потомства 129 деревьев после четырех испытаний тремя урожаями семян с их последовательным сокращением сформирована группа из 7 матерей, со значениями ОКС от 107 до 122% (в среднем 111%). Они обладают некоторыми общими для них параметрами признаков, при наличии которых у других деревьев также могут быть матери с высокой ОКС. Морфотип этих деревьев следующий:

- высота 0.91 и более от средней высоты деревьев по участку;
- размер шишек средний и крупный;
- выход семян (среднее число семян в шишке) средний и высокий;
- масса семени 6.4-7.6 мг и любая их окраска.

На Нижне-Курьинском ПЛСУ отбор на ОКС проведен в результате изучения потомства 234 деревьев. Их число также сокращали в каждом следующем испытании. У матерей с хорошим потомством испытывали 3 и 4 урожая, а у растущих средне и медленно – 2 и редко 3. Оценки ОКС по трем урожаям (ОКС–3) получены для 114 матерей. Перед сбором 4-го урожая выбраны только 34 матери, для которых провели последнее испытание и получили оценку ОКС по четырем урожаям семян (ОКС–4).

Были рассмотрены комбинации объединения высот семей двух любых урожаев из четырех. Оказалось, что в принципе возможна оценка по двум урожаям (ОКС–2). Ее корреляции с общей ОКС–4, как связи части и целого, в среднем высокие ($r = 0.74 \pm 0.03$). Это позволяют проводить отбор по 2 урожаям,

если оценки ОКС–2 использовать для сепарации 50% матерей при наборе образцов для очередных испытаний. Моделирование для двух случаев типичных корреляций показало, что эти оценки равны 108–109%. При этом мы захватим 10 из 11 матерей с высоким ОКС–4, что вполне допустимо и эффективно реализует идею ступенчатого отбора (рис.13).

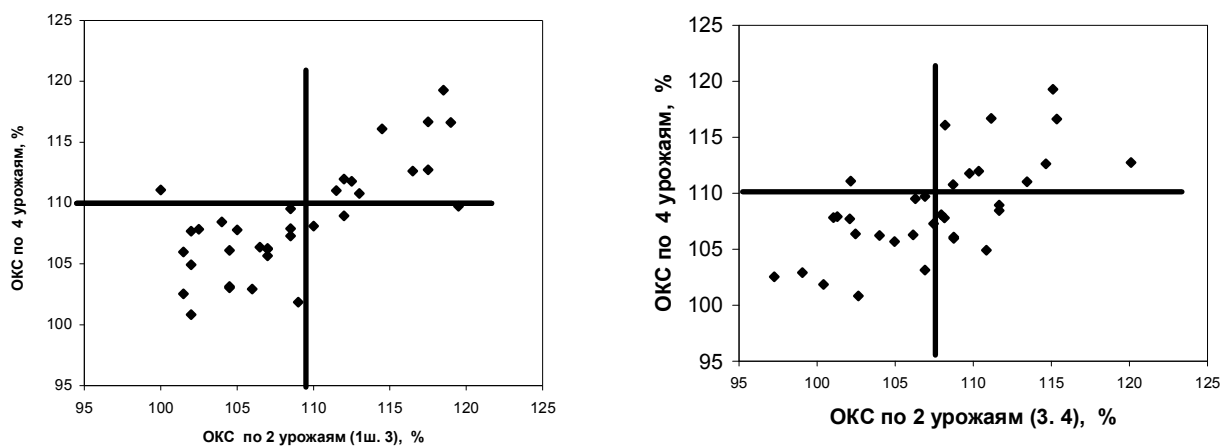


Рис.13. Связь между значениями ОКС, полученным по 4 урожаям семян, с ОКС по 2 урожаям в возрасте семей 7 и 9 лет (слева) и в возрасте семей 4 и 9 лет (справа)

Таким образом, приблизительные значения ОКС по любым двум урожаям имеют высокий уровень связи с последующим более точным ее определением по четырем урожаям и позволяют отбирать 90% матерей с высокой в будущем ОКС при условии, что высота семей окажется в среднем не менее 108%. Это в 2 раза сокращает объемы закладки последующих испытательных культур.

Данные четвертого испытания оказались слабо связаны с ОКС–3 ($r = 0.40 \pm 0.14$) и определение ОКС по трем урожаям не настолько надежно, чтобы на третьей репродукции заканчивать испытания и выделять элиту окончательно.

Отбор 30 матерей Нижне-Курьинского ПЛСУ со средним значением ОКС, равным 110.8% проведен с интенсивностью 0.10. Морфометрия этих 30 деревьев следующая: высота 92–111% от средней высоты деревьев по участку; размер шишек средний и крупный; число семян в шишке 13–28 шт. (среднее и высокое); масса семени 5.8–8.2 мг (26 из 30 матерей); любая окраска семян.

Наиболее ценный материал от данного участка окажется при отборе 11 матерей, сочетающих высокую ОКС с большим выходом семян. У них масса семени оказывается 5.8–7.4 мг, т. е. в пределах, 86–110% от среднего и их частота составляет 59%. Их параметры можно рассматривать, с одной стороны, как тенденцию к стабилизирующему отбору в отношении массы семени, а с другой стороны использовать в селекции, включая в испытания только этих матерей с указанной массой семени.

5.4. Лесоводственный и генетический выигрыш использования семян сосны, получаемых на ПЛСУ

Лесоводственный эффект можно определить по превышению высот в потомствах от всех матерей ПЛСУ в сравнении с контролем – семенами производственного сбора. В результате измерений в 3–18-летнем возрасте 1776 высот растений в контроле, 717 – в потомствах общего сбора семян с ПЛСУ и 43 тыс. в семьях выяснено следующее. При близких условиях произрастания матерей на ПЛСУ и семей в испытательных культурах (типы леса кисличники), потомства ПЛСУ растут лучше на 8.9%. Но если они оказывались на сухих песчаных почвах – то только на 2.3%. В среднем совокупное потомство многих сотен семей ПЛСУ растет лучше контроля на 5.6%. Это и будет средний эффект последствия комфортных условий на ПЛСУ, который мог быть ошибочно приписан «генетическому» улучшению. Для получения генетического выигрыша этот эффект надо исключить из ОКС, так как высоты семей в нашем исследовании были представлены в % к производственному контролю.

Исключая это значение из полученных выше средних значений ОКС для лучших Очерских (111%) и Нижне-Курьинских матерей (110.8%) мы получили при отборе на ОКС среднюю высоту потомства 105.3% по отношению к среднепопуляционным значениям: $(110.8+111)/2 - 5.6 = 105.3$. Таким образом, при отборе на ОКС интенсивностью 10–15% генетический сдвиг высоты потомства сосны оказывается фактически равным 5.3%.

Вариация высот семей по всем опытам оказалась равна в среднем 9.2%. Теоретические расчеты показывают, что при интенсивностях отбора 15% и 0.5% возможно увеличение ОКС на 9.4% и 14.5%. Этот генетический эффект может быть дополнен рассчитанным выше лесоводственным эффектом в 5.6%. Тогда общие эффекты при отборе на ОКС интенсивностью 15 и 0.5 % теоретически могут повышать высоту потомства сосны на 15.0 и 20.1%.

На реальном объекте – 234 деревьях Нижне-Курьинского ПЛСУ – отбор 30 матерей на ОКС по 2–4 урожаям в сочетании с отбором на урожайность увеличил высоты их потомства на 10.8% и выход семян из шишек на 12%. При отборе интенсивностью 3% можно выбрать 11 матерей, сочетающих ОКС на уровне 110% с выходом семян из шишек, на 40% превышающим средний уровень выхода семян в популяции.

ГЛАВА 6. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И СЕЛЕКЦИЯ ЕЛИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ И ИСКУССТВЕННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ

6.1. Исходный материал и испытательные культуры ели

Пермские леса оказались уникальными в отношении прошлого лесокультурного опыта. Здесь во владениях графов Строгановых в конце XIX – начале XX вв. культуры ели были заложены на площади более 1 тыс. га (культуры лесничих Теплоуховых). Многие участки сохранились в виде крупных массивов и в 60-80 лет имели запасы 500-620 м²/га, (Прокопьев, 1981). В этих культурах нами были выделены плюсовые деревья, с которых в 1986 г. заготовили семена и изучили потомства 224 деревьев, из них 152 – плюсовые.

Одновременно изучалось потомство 301 плюсового дерева из естественных насаждений. Представлялась возможность сравнить результаты плюсовой селекции в искусственных и природных ценопопуляциях. Проверялись две рабочих гипотезы:

1. Потомство плюсовых деревьев из культур будет более продуктивным, чем из естественных насаждений, так как их отбор проведен с более высоким селекционным дифференциалом.

2. У самых выдающихся по размерам плюсовых деревьев потомство должно быть самым продуктивным (основная идея плюсовой селекции).

Планирование эксперимента показало, что в испытаниях потомства потребность в посадочном материале невелика и для 2-х испытаний от каждого дерева достаточно 120–200 семян, для чего необходимо 760 шт. семян.

Опыты по заготовке шишек путем сбивания их дробью из охотничьего ружья показали, их можно получить после 2–6 выстрелов. При оценке этого способа возник вопрос: значительны ли повреждения деревьев? Комиссией были осмотрены 39 деревьев, из которых на 23-х заготовку вели верхолазы, а на 16-ти шишки отстреливали. Оказалось, что из первых 23 деревьев 3 дерева имели по 3–5 обломанных ветвей первого порядка. На 16 деревьях после сбивания шишек дробью таких повреждений не обнаружено, так как отстреливались тонкие веточки и черенки шишек. Попадание дроби в ветви толщиной 3–6 мм считалось уже заметным повреждением, однако вероятность его мала: в зоне рассеивания дроби площадь ее попадания в такие ветки при 5 выстрелах составит 50 см^2 , в которую попадет 5.5 шт. дробинок. Число ветвей 3-го порядка в кроне насчитывает несколько сотен, и повреждение нескольких из них не наносило ощутимого вреда дереву (Рогозин, Шимкевич, 1990).

Потомства испытывали на суглинистых и на супесчаных почвах. Основной участок испытательных культур (ИК) заложен на площади 11 га в кв. 41 Ильинского лесничества. Представлены потомства: из естественных насаждений от 301 плюсового дерева и из лесных культур от 224 деревьев, в том числе 152 – плюсовые и 72 – обычные. Для контроля взяты семена 30 деревьев из всех ценопопуляций. Посадочный материал выращивали 2 года в теплице и 2 года в школе. Высажено 22,4 тыс. растений в 6 повторностей. Культуры заложены на раскорчеванной вырубке. Измерения высот проведены в школе в 4 года, в культурах в 8 лет и в 21 год. В последнем случае измерены высоты у 16755 растений, в том числе 1435 шт. в контроле. Сохранность культур составила 74.8%. Создание ИК было совмещено с закладкой ЛСП.

Страховочные ИК заложены в том же 1991 г. в кв. 5 Юго-Камского лесничества Оханского лесхоза на площади 8 га потомством 462 деревьев. Площадь – рубка, с раскорчеванными для обычных культур полосами шириной 2 м. Посадочный материал выращивали 3 года в орошаемом питомнике, в 4 повторностях. Из-за недостатка площади густоту ИК повысили и высаживали на одной полосе 3 ряда по схеме 0.7×0.7 м. Такая схема позволила выяснить реакцию потомства на конкурентное давление. Высажено 16.1 тыс. растений в 2–8 повторностей на 1711 делянок. Измерения проведены в 3-летнем возрасте в питомнике и в 23-летних культурах.

6.2. Массовый искусственный отбор (плюсовая селекция) ели

Оценка его результатов на основном участке ИК проведена на 15.3 тыс. растений, представляющих потомство 453 плюсовых и 72 обычных деревьев, с измерениями высот растений в семьях в 3, 4, 8 и 21 год. Оказалось, что отбор по фенотипу в культурах ели приводит в потомствах плюсовых деревьев к сдвигу на $5.1 \pm 0.47\%$, а отбор в естественных древостоях – к сдвигу только на $2.4 \pm 0.35\%$. Тем самым гипотеза о лучшем качестве потомства плюс-деревьев, отобранных в культурах, подтвердилась.

Наследуемость высоты у ели гибридной оказалась высокой. При $r = 0.186 \pm 0.065$ ее значение $h^2 = 0.37 \pm 0.13$ и мы рассчитывали на высокие показатели в потомствах от самых высоких родителей. С этой целью ранее был проведен отбор 50 плюсовых деревьев целевым назначением для плантационного выращивания потомства, что увеличило у них селекционный дифференциал высот в среднем до 31% против 22% у плюс-деревьев комплексного назначения; ожидалось и увеличение высоты их потомства – теоретически, в 1.4 раза. Однако в 8 лет их потомство оказалось ниже на 4.8%, а в 21 год – выше на 2.5%. Для прояснения этого вопроса исследовано потомство всех 224 деревьев из культур (плюсовых и обычных) с разделением матерей на 4 градации: низкие, средние, высокие и самые высокие (рис. 14).

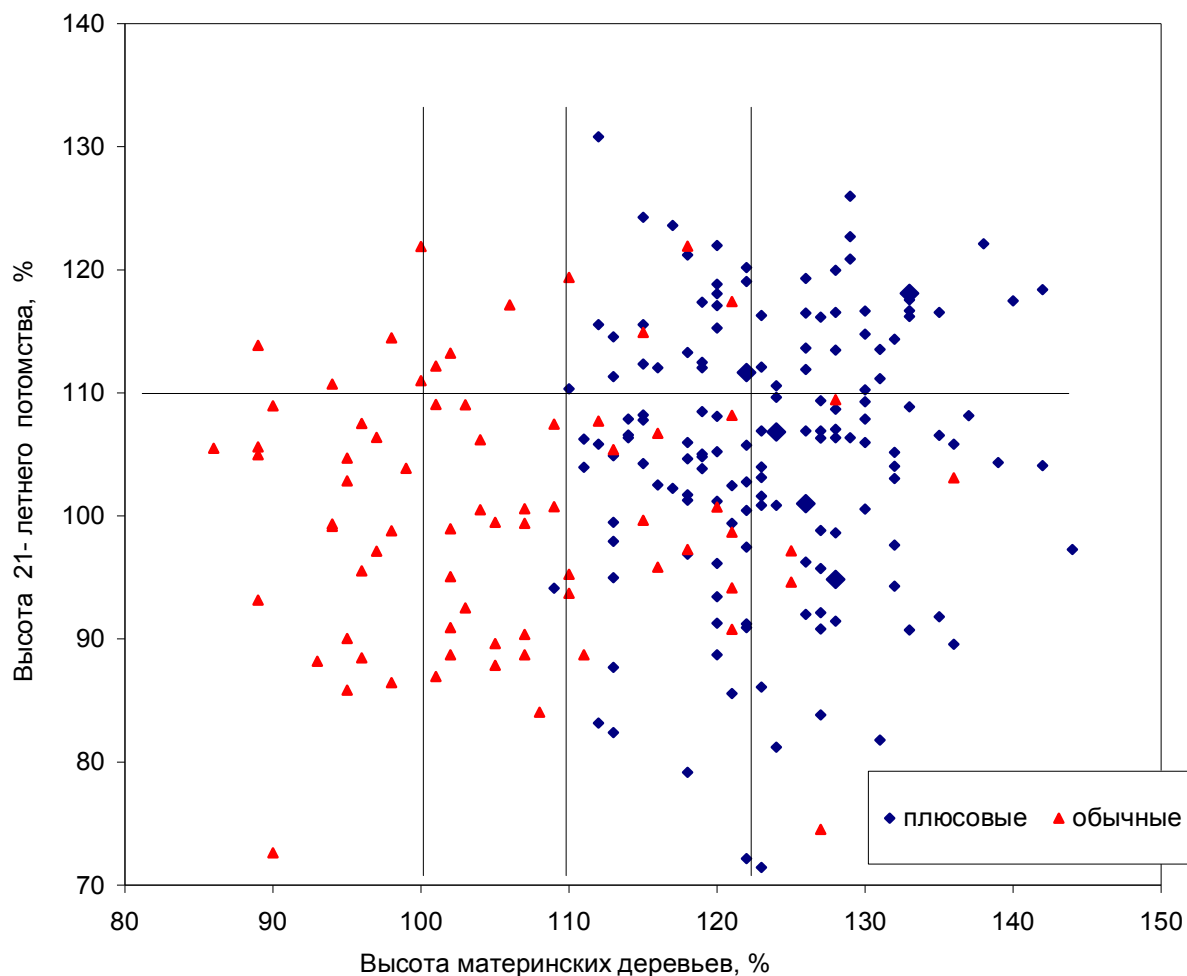


Рис.14. Высота 21-летнего потомства ели и высота их родителей из культур

Оказалось, что при отнесении к лучшим семей с высотами от 110%, у самых высоких матерей в сравнении с «просто высокими», частота этих лучших семей в потомстве отличается мало: 32.2 и 33.7%. У средних и минусовых (низких) деревьев частота лучших семей в потомстве была намного меньше: соответственно 19.2 и 13.6%. У минусовых деревьев общая высота потомства оказалась ниже контроля на 5%. Т. е. в целом в популяциях культур ели массовый отбор (плюсовая селекция) имеет эффект и оправдан.

Однако практически одинаковое число быстрорастущих семей в потомствах высоких и самых высоких плюсовых деревьев свидетельствует о действии в ценопопуляциях ели тенденций стабилизирующего естественного отбора в отношении высоты. Поэтому стремление к отбору «самых-самых» высоких родителей не оправдано – достаточен отбор просто высоких деревьев, в соответствии с нормативами выделения плюсовых деревьев.

В естественных популяциях ели нормальные и минусовые деревья не изучались, но плюсовые деревья (301 шт.) имели размах высот от 25 до 36 м. Корреляция высот матерей и их потомства здесь отсутствовала ($r = 0.03$) и самые высокие матери не дали прибавки в средней высоте потомства. Доля лучших семей у них не возростала и была даже ниже в сравнении с низкими и средними плюсовыми деревьями.

6.3. Индивидуальный отбор и внутривидовая конкуренция

Воздействие конкуренции изучалось на потомстве матерей из групп, отличавшихся уровнем конкурентного давления на них, а также опосредованно, через отличия в сбегах стволов у матерей. Предполагалось, что контрастные различия в густоте приводят к формированию сообществ, отличающихся физиологически и генетически. Ее воздействие на дерево отражает сбеги ствола, реагируя на ее изменения и по которому можно восстановить историю густоты.

Сбег ствола у плюсовых деревьев в естественных популяциях составил в среднем 1.43 см/м против 1.20 см/м в культурах. Различия вызваны как более высоким возрастом деревьев в естественных лесах, увеличивающим сбеги, так и большей густотой культур, снижающей сбег ствола у всех деревьев в них. У деревьев из естественных ценозов со средним сбегом ствола (1.22–1.51 см/м) обнаружено повышение в 1.9–2.4 раза частот лучших семей по сравнению с деревьями с малым и большим сбегом, при слабом снижении высоты потомства от малого сбегу к большому (рис. 15).

В потомстве из культур зависимость такая же: у деревьев со средним сбегом ствола (1.1–1.3 см/м) частота лучших семей в 1.5–1.9 раза больше по сравнению с деревьями с большими или меньшими его значениями.

Обнаружены и совпадающие параметры, в которых наблюдается наилучшее качество потомства: значения сбегу ствола от 1.2 до 1.3 см/м. Данный параметр рекомендуется как придержка для отбора плюсовых деревьев ели в любых фитоценозах. Эффект этой рекомендации значителен: в их потомствах доля семей с высотой от 115% увеличивается в 1.5–2.4 раза.

Можно полагать, что сбеги ствола отражает коллизии конкуренции в древостое и характеризует, по-видимому, некоторые его генетические

особенности. В условиях высокой густоты накапливаются родители, толерантные к конкуренции и начинается движение в сторону отбора «конкурентных» генотипов, тогда как при оптимальной густоте формируются особи со средним сбегом и именно от них и получается лучшее потомство.

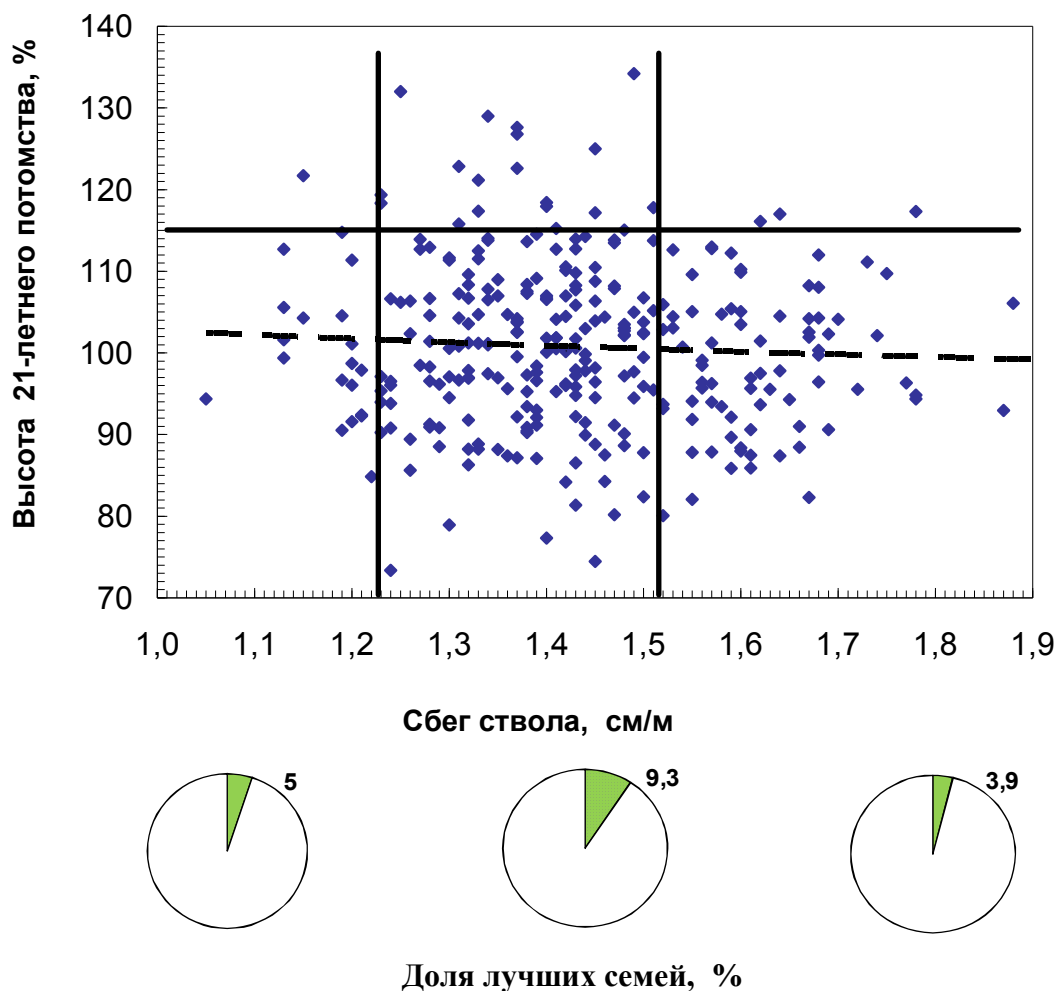


Рис.15. Разделение матерей из естественных популяций по сбегу ствола на градации, высота их потомства и доля лучших семей (с высотами 115% и более) в этих градациях

На уровне отдельных матерей конкурентное давление определяли путем картирования расположения соседних деревьев на площадке с радиусом 3,3 м вокруг 79 плюсовых деревьев в культурах. Культуры были созданы в 1913 г., на протяжении 70 лет не подвергались рубкам ухода и выпавшие деревья сохранились. Площадки вокруг плюс-деревьев были разделены на две группы по густоте и таксационной полноте. В первой группе со слабой конкуренцией общее число стволов на площадке (кроме плюсового дерева) составило в среднем 7.1 шт., а в группе с сильной конкуренцией – 10,9 шт. Результаты изучения потомства этих двух групп матерей показаны на рис. 16. Еще раньше, уже в 4-летнем возрасте, было обнаружено аналогичное преимущество потомства матерей первой группы (Рогозин, 2005), которое сохранилось и в 21 год (+4,6%); при этом доля лучших семей оказалась выше в 2 раза: 36.1%

против 18.6%. Т.е. для роста потомства оказался решающим не размер матери, а ее формирование с раннего возраста в условиях ослабленной конкуренции.

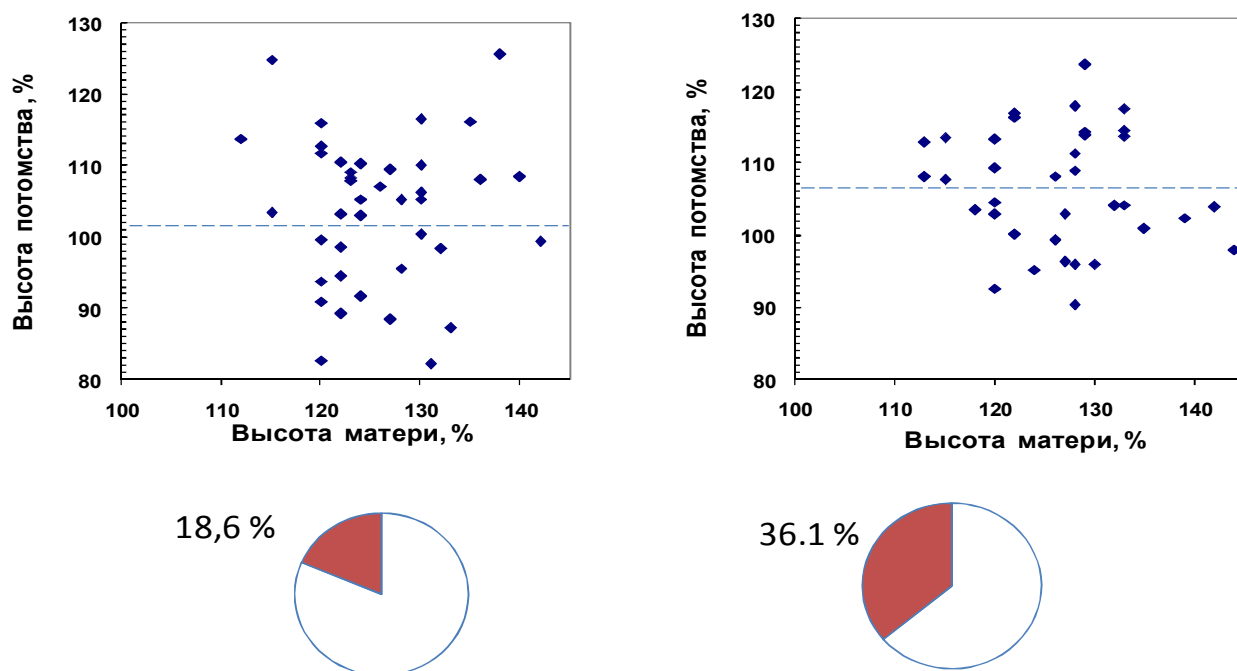


Рис.16. Высота потомства в 21 год и доля лучших семей у плюсовых деревьев, сформировавшихся в условиях сильной (а) и слабой (б) конкуренции. К лучшим отнесены семьи с высотой 110% и более от контроля: ----- средняя высота потомства.

На уровне ценопопуляций конкурентное давление изучалось в испытательных культурах (ИК) с разной густотой. Сравнение высот потомства ценопопуляций, созданных на основном участке ИК по схеме плантационных культур (2.5×1.0 м) и на страховочном участке ИК с уплотненной схемой посадки (т.е. при сильной конкуренции) показало, что в целом потомство естественных ценозов в условиях сильной конкуренции повысило свой рост только на 2.0%, а потомство культур – на 5.8% в сравнении с ростом в условиях редких ИК. Т.е. деревья из культур, сформировавшиеся в конкурентной среде, передают это свойство потомству, которое лучше переносит густую посадку в ИК. Ценопопуляции из культур во всех случаях достоверно изменили рост своего потомства при повышении густоты ИК и это потребовало анализа причин таких изменений. Оказалось, что при увеличении густоты материнских культур высота потомства в редких ИК падала на 8.3–13.6%. В густых ИК все было наоборот: высота потомства возрастала по мере увеличения густоты в материнских древостоях (рис.17).

Получается, что здесь потомства целых происхождений, как и потомства отдельных особей, сохранили приверженность расти лучше при совпадении конкурентных условий. Можно сказать и так, что как отдельная семья, так и потомство ценопопуляции наследуют реакцию дерева на конкурентное давление соседей: потомство из густых ценозов лучше растет в густых, а потомство из редких ценопопуляций – в редких культурах. По-видимому, наследуется не

только быстрота роста, но и «память» об условиях конкуренции в материнском древостое, вероятно, через разную долю частот правых и левых форм в группе матерей, выбранных из древостоя для испытаний потомства (Голиков, 2009; Rogozin и др., 2012).

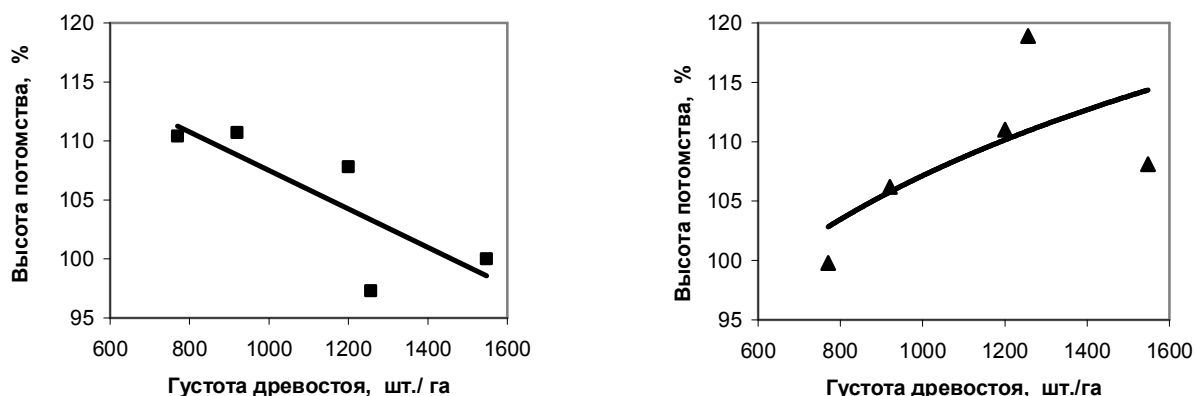


Рис. 17. Густота материнских ценопопуляций и рост потомства в испытательных культурах с редким размещением растений в рядах (слева) и с густым размещением (справа)

Поэтому в качестве рекомендации для отбора родителей, потомство которых будет выращиваться в плантационных культурах, следует выбирать ценозы с малой начальной густотой или специально разреженные в молодом возрасте и максимально сомкнутые в 50–60 лет. В критерии отбора матерей следует включить параметры сбег ствола в пределах 1.2–1.3 см/м. При отборе в культурах они могут быть в более узких пределах (1.1–1.3 см/м), а в естественных насаждениях – в более широких (1.2–1.5 см/м). Этот параметр связан с тем, что такой сбеги формируется при некотором оптимальном конкурентном давлении и густоте вблизи дерева, при которых в плюсовые деревья выходят нужные нам матери, передающие потомству способность к быстрому росту при выращивании его в культурах с редкой посадкой (2.5×1.0м). При меньшем и большем сбеге ствола у матерей в их потомстве резко уменьшается доля быстрорастущих семей (в 1.5–2.4 раза).

6.4. Селекция по косвенным признакам и естественный отбор

При селекции по косвенным признакам часто используют среднюю массу семени, а также морфометрию шишек. Изменчивость длины шишек у плюс-деревьев колебалась в 12 ценопопуляциях от 8 до 15,5%, составляя в среднем в естественных насаждениях 11.6% и в культурах 10.3%. Длина шишек в 7 естественных популяциях оказалась 81.24 мм, а в 4-х популяциях культур Теплохова на 8.2% больше. В целом обе эти группы можно отнести к одному виду ели – ели гибридной со средней длиной 85±6.5 мм (Правдин, 1975). Масса семени и число семян в шишках также оказались больше в культурах на 8.5% и на 23.7% соответственно. Все различия достоверны.

Распределение совокупности образцов шишек 129 плюсовых деревьев из культур по их средней длине отличается общим сдвигом вправо, а также двумя модальными классами в пределах от 81 до 90 мм. Распределение 301

дерева естественных популяций имеет два модальных класса в других пределах – от 71 до 80 мм. Поэтому в культурах деревья можно отнести к форме с преобладанием признаков ели европейской, а в естественных популяциях – к форме с преобладанием признаков ели сибирской.

В культурах встретились 4 плюсовых дерева с гладкой корой (3.5%). Это своего рода «фен», который свидетельствует о том, что мы имеем дело с двумя группами популяций. В первой такой фен присутствует, а во второй его нет. Наличие этого фена может говорить и о том, что «культуры Теплоухова» были образованы в результате массового отбора деревьев с крупными шишками; Ф.А.Теплоухов этим интересовался и еще в 1876 г. написал статью о различиях в длине и форме шишек у ели.

Деревья с длинными шишкам можно считать носителями «европейских», а с короткими – «сибирских» генов ели. В культурах обнаружена корреляция между высотой деревьев и длиной шишек ($r=0,21\pm 0.07$), т.е. деревья с «европейскими» генами оказываются выше. В потомстве F_1 (культуры Теплоухова) получено увеличение: длины шишек на 8.2%, массы семени на 6.8% и высоты древостоев на 1 бонитет. В потомстве F_2 (наши испытательные культуры) потомства из культур были 106.6% при высоте семей из естественных популяций 102.4%, т. е. преимущество в 21 год составило 4.2%.

В потомстве культур матери со средней массой семени имеют преимущество: у них доля лучших семей выше в 1.6–1.7 раза в сравнении с матерями с тяжелыми и с легкими семенами. Следовательно, в отношении массы семени здесь действует стабилизирующий отбор (см. рис.9).

В потомстве естественных ценопопуляций преимущество имеют матери с малой массой семени. Они дают потомство, в котором доля лучших семей выше в 1.8–2.1 раза, чем у матерей со средними и тяжелыми семенами. Следовательно, здесь появляется тенденция к движущему отбору с предпочтением деревьям с легкими семенами (рис. 18).

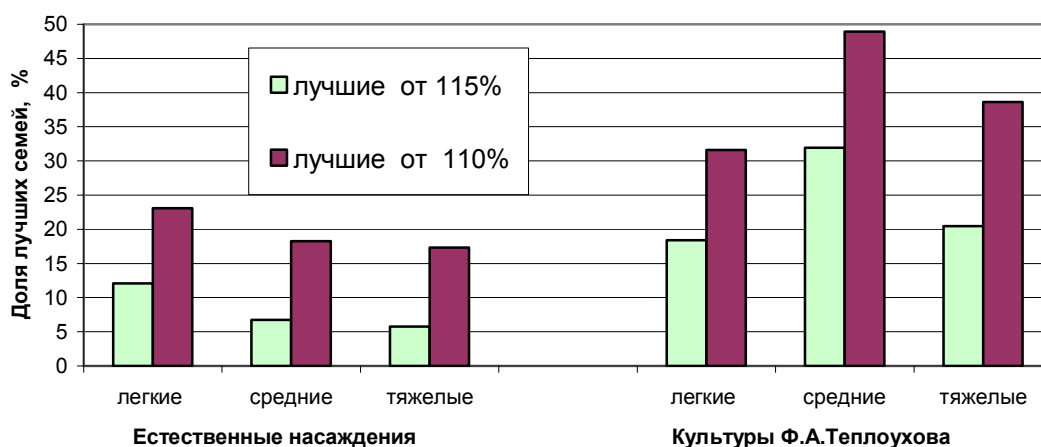


Рис. 18. Доля лучших семей в градациях массы семени в потомстве плюсовых деревьев ели из разных групп ценопопуляций

Это оказалось настолько неожиданным, что мы долго не могли найти этому какое-либо объяснение. Оказалось, что на поле корреляции в левом

верхнем углу выделяются 6 точек (рис. 19) и этот кластер образован деревьями, у которых легкие семена сочетаются с очень короткими шишками.

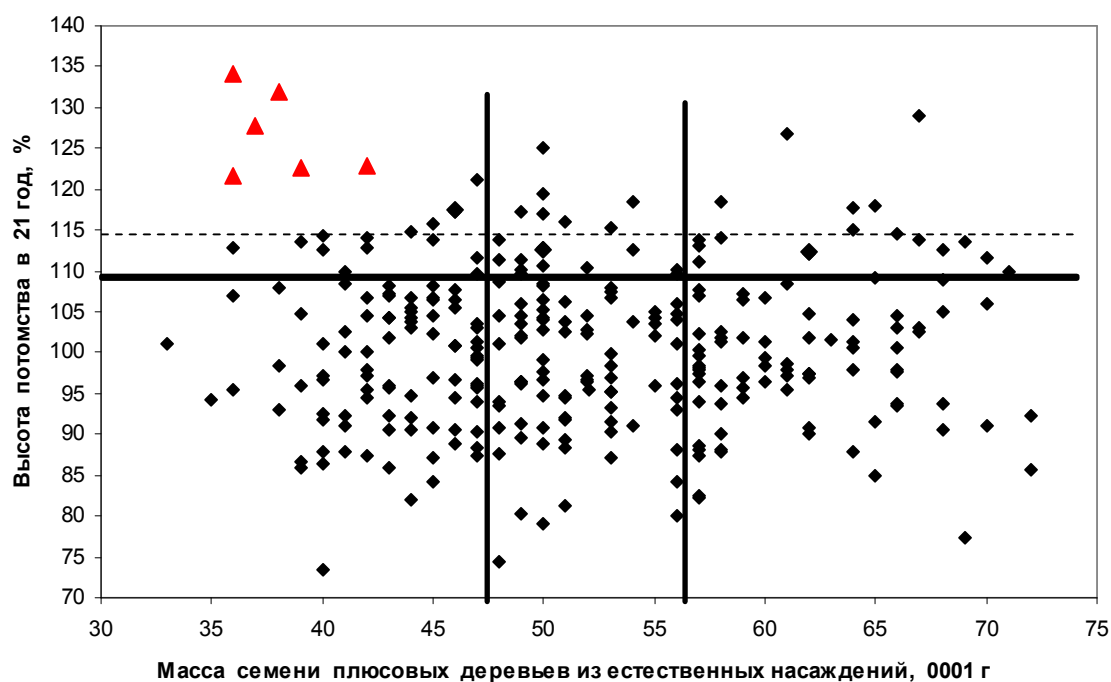


Рис.19. Масса семени и высота 21-летнего потомства у плюсовых деревьев ели из естественных ценопопуляций. Пояснения в тексте.

Кластер на рисунке выделен треугольными точками и включает матерей из ценопопуляций Нытва, Ильинск, Кунгур и Пермь. Если кластер исключить, то на рисунке 9 доли лучших семей уравниваются. В таком случае здесь мы имеем дело с нестабильной ситуацией в тенденциях отбора. И если для естественных популяций ели потребуются эволюция в сторону высокорослых семей, то можно ожидать появления самых разных тенденций, включая и увеличение числа потомков с мелкими семенами.

6.5. Отбор лучших ценопопуляций и лучших семей

Для ответа на вопрос, в каком возрасте формируется группа будущих лучших семей и лучших ценопопуляций проведено сопоставление их высот в 4 года, в 8 лет и в 21 год. Различия в высотах обнаруживаются уже в 4 года, и в группе первых 7 ценопопуляций содержатся будущие лидеры в 21 год. Поэтому уже в школе возможен отбор лучших потомств перед их высадкой в испытательные культуры (табл. 9).

В определенном смысле это будет ответ на вопрос о принципиальной возможности ранней диагностики роста на макроуровне – на уровне больших общностей растений. В наших опытах различия в высотах потомств разных ценопопуляций достигали 13.5–15.3%. При этом имеет место определенное сохранение рангов их высот с возрастом. Так, из первых 7 рангов в 4 года и в 8 лет сохранили высокий ранг до 21 года 5 ценопопуляций. Эти лидеры растут лучше контроля на 5.9–10.7% (в таблице они затемнены). Т. е. в 21 год группа

этих 5 ценопопуляций ранее, в 4 и 8 лет, входила в группу первых по высоте 7 происхождений. Эта группа включает в себя несколько более половины испытываемых вариантов (7 из 12 или около 60%) и внутри себя содержит будущих лидеров.

По данной таблице можно определить и общую эффективность применения плюсовой селекции как системы. Ее применение имело положительные результаты в 42% случаев (ранги высот с 1 по 5), нейтральные – в таком же числе случаев и отрицательные – в 17% случаев.

Таблица 9

Рост потомства ели разного происхождения (затемнена группа лидеров)

Происхождение (ценопопуляция)	Количество, шт.		Средняя высота, % от контроля			Ранги средних высот		
	семей	растени й	4 года	8 лет	21 год	4 года	8 лет	21 год
<i>Естественные насаждения</i>								
Очер	13	459	108.7	108.7	108.0 **	1	1	3
Нытва	29	834	106	107.3	105.9 **	2	3	5
Гайва*	74	1898	99.2	95.9	95.4 **	8	11	12
Ильинск	32	1010	97	106.3	101.8	9	4	8
Пермь	108	2918	96.2	101.2	102.6 **	10	10	7
Кунгур	27	785	96.1	102.1	102.7	11	8	6
Чусовой	18	515	95.2	103.9	100.2	12	6	9
Итого	301	8419	98.4	103.6	102.4 ± 0.35**	7.6	6.1	7.1
<i>Лесные культуры</i>								
Сепыч-I	85	2628	102.1	107.7	107.8 **	7	2	4
Сепыч-II	9	239	104.3	104.3	110.4 **	3	5	2
Очер	16	411	102.8	103.8	110.7**	6	7	1
Верещагино	19	474	103.5	101.3	97.3	4	9	11
Нижняя Курья*	23	595	103.4	93.7	100.0	5	12	10
Итого	152	4347	102.7	104.2	105.1 ± 0.47**	5	7	5.6

* - микрорайон г. Перми; ** - отличие от контроля достоверно (см. табл. 6.5).

По вопросу отбора семей в раннем возрасте оказалось, что в 4 года он неэффективен, но возможен с 8-летнего возраста, при слабой корреляции ($r = 0.48 \pm 0.03$) с высотами семей в 21 год. Например, на поле корреляции (рис.20) при отборе по высоте 100% и более в левой части поля бракуется 36% семей. Но при этом утрачиваются семьи, оказавшиеся лучшими в 21 год, и которые в 8 лет по высоте были менее 100%.

Количество утрачиваемых лучших семей определяет критерий их зачисления в категорию «лучшая семья», который может быть 110% (горизонтальная линия) или повышенный до 115% (пунктирная линия). По первому критерию мы утрачиваем 13.2% семей, по второму – только 8%.

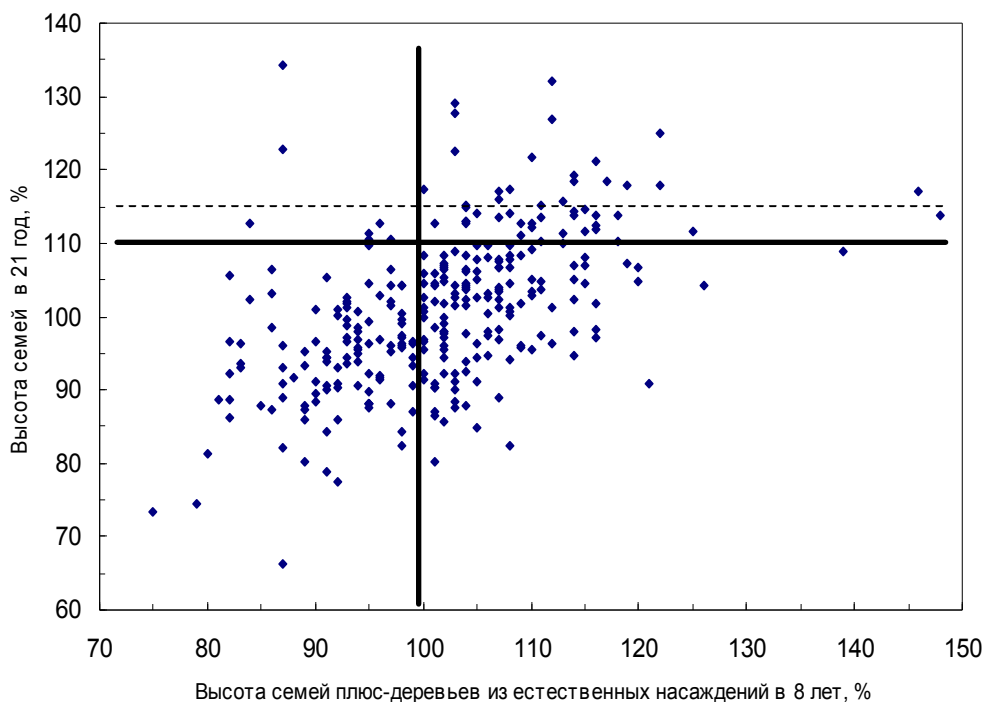


Рис. 20. Автокорреляция высот семей ели в 8 и 21 год

Решение по ранним оценкам быстроты роста может быть принято по соотношению трех показателей: допускаемых потерь лучших семей, критерию их отбора и интенсивности браковки. Чем больше браковка, тем больше потери. Так, если в 21 год к лучшим относить семьи с высотой от 110%, то их отбор возможен в 8 лет по критерию 96% от высоты контроля с браковкой 26% и с утратой 10% лучших семей (рис.21).

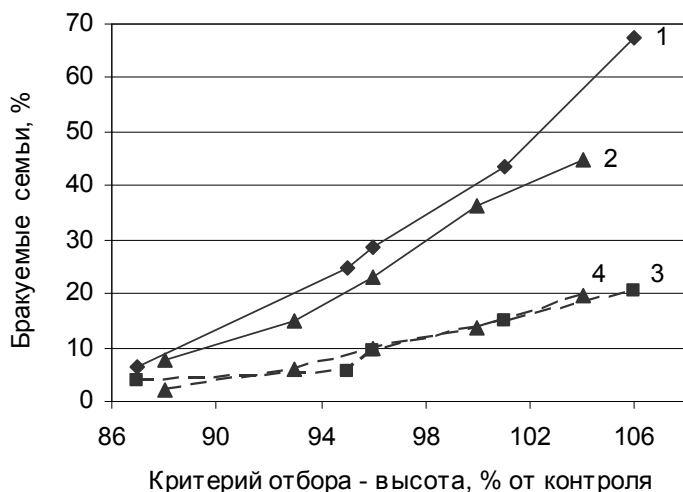


Рис.21. Отбор (браковка) семей в 8 лет и потери лучших семей в 21 год (лучшие семьи – от 110 %): 1 и 2 – бракуемые семьи в потомстве соответственно естественных насаждений и культур; 3 и 4 – потери лучших семей в потомстве соответственно естественных насаждений и культур.

Если критерий повысится и в 21 год к лучшим относить семьи уже с высотой от 115%, то их отбор возможен по критерию 101% от высоты контроля, с браковкой в среднем 45% и с прежней потерей 10% лучших семей (рис.22).

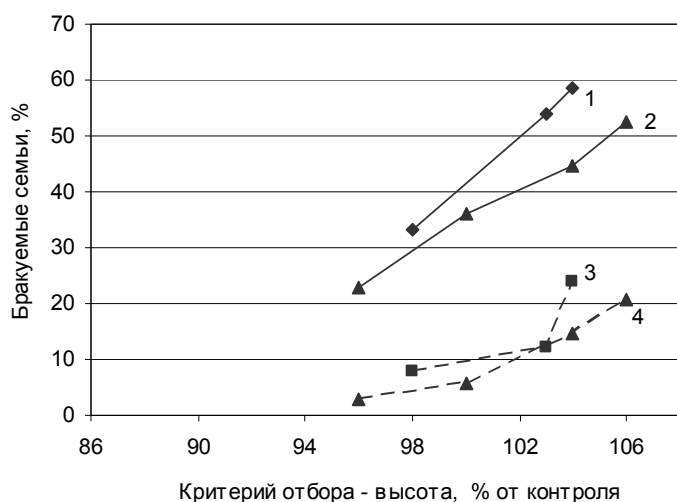


Рис. 22. Повышенные критерии браковки семей в 8 лет и потери лучших семей в 21 год (лучшие семьи – от 115 %): 1 и 2 – бракуемые семьи в потомстве соответственно естественных насаждений и культур; 3 и 4 – потери лучших семей в потомстве соответственно естественных насаждений и культур

Глава 7. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

7.1. Обсуждение результатов и доказательство положений, выносимых на защиту

В разделе проводится обсуждение и анализ полученных результатов и выводов из разных разделов работы, суммарно и последовательно доказывающих положения, выносимые на защиту.

7.2. Выводы

1. Разработанная технология многообъемных испытаний потомства древесных пород способствовала получению массовых данных о высотах потомства, которые позволили выявить латентные тенденции естественного и искусственного отбора.

2. В развитии деревьев обнаружен обладающий надежностью 70–76% возраст выявления (7–10 лет) будущих деревьев-лидеров по их стволикам: у сосны больше средних размеров, а у ели больше средних размеров на 10% и более, при этом в самом раннем возрасте (4–5 лет) надежность составляет 64–65%. Из мелких в 4–7 лет стволиков вероятность формирования крупных стволов составляет не более 4% у сосны и не более 3–7% у ели.

3. В развитии древостоев ели с малой начальной густотой (1.0 и 1.3 тыс. шт./га) в наиболее распространенных условиях обнаружено, что в 45–120 лет суммарный объем крон есть величина постоянная и изменяется, соответственно, в пределах 50.6–52 и 46.4–47.5 тыс. м³/га; эта биологическая константа является пределом, сверх которого полог древостоя уже не может заполняться биомассой.

4. Суммарный объем крон в древостое определяется его начальной густотой, которая детерминирует и предельные значения текущего прироста по запасу. После пика этого прироста (в 25–40 лет) древостой адаптирован именно к своей линии развития (модели роста), обладает ее инерцией, и поэтому изменить развитие на более производительный рост после кульминации прироста по запасу какими-либо разреживаниями почти невозможно.

5. У *Pinus sylvestris* на постоянных лесосеменных участках (ПЛСУ) 76–88% семян формируют 50% деревьев и возможен отбор маточников с превышением семенной продуктивности до 2 раз. Временная (погодичная) повторяемость количества семян в шишке выше ($r = 0.60–0.78$), чем плодоношения ($r = 0.24–0.28$), поэтому число семян в шишке формирует групповую структуру популяции, состоящей из 2–3 групп с разной семенной продуктивностью.

6. Деревья сосны с большим числом семян в шишке обладают более высоким жизненным потенциалом своего потомства, тогда как особи с малой семенной продуктивностью производят в 2–3 раза меньше лучших семей.

7. До возраста 7–9 лет лидируют в росте потомства деревья сосны с тяжелыми семенами, но с 10 лет и далее лидерство переходит к потомствам из семян средней массы.

8. В потомстве пестрых семян сосны в 8 опытах из 11 частота лучших семей оказалась 129–227% от нормы, а у семян светлой окраски наблюдались резкие колебания этих частот по ценопопуляциям от нуля до 400%. Время прорастания семян ускорялось в ряду: темная окраска → пестрая окраска → коричневая окраска; время прорастания светлых семян из разных популяций изменялось от самого длительного до почти самого короткого.

9. Высота материнских деревьев сосны на ПЛСУ в 24–26 лет изменялась от 72 до 124% от среднего и влияла на рост потомства до 6 лет (наследуемость $h^2 = 2r = 0.25 \pm 0.07$), но связь нелинейная: у средних и высоких деревьев частота лучших семей оказалась 109–115% от нормы, а у низких и самых высоких – 75%. Начиная с 7 лет h^2 падает до нулевых значений, а частота лучших семей по четырем грациям высоты матерей уже достоверно не отличается от нормы и колеблется в пределах 96–106%. Это не позволяет рассчитывать на получение продуктивного потомства от высоких деревьев сосны.

10. Вариация высот семей сосны оказалась в среднем 9.2%, и при 15% и 0.5%-ном отборе возможно увеличение общей комбинационной способности (ОКС) на 9.4% и 14.5%. Эффект ОКС дополняют хорошие условия развития семян на ПЛСУ, влияющие на высоту потомства положительно (+5.6%), в связи с чем в целом возможно повышение высоты потомства на 15.0% и 20.1%. ОКС по двум урожаям семян имеет тесную связь с ее определением в четырех урожаях ($r = 0.74 \pm 0.03$). Это позволяет отбирать деревья с высокой ОКС всего по двум урожаям при условии, что высоты их семей в 4–9 лет в среднем будут не менее 106%, что в 2 раза снизит объемы испытательных культур, закладываемых семенами третьего и последующих урожаев.

11. На ПЛСУ 13%-ный отбор сосны на семенную продуктивность и на ОКС по 2–4 репродукциям увеличил выход семян у маточников на 12% и высоту их потомства на 10.8%. Морфотип этих деревьев следующий: высота 92–111% от средней высоты; размер шишек средний и крупный; число семян в шишке среднее и большое; масса семени средняя или чуть больше средней в ценопопуляции (5.8–8.2 мг) и любая их окраска.

12. Высота деревьев ели из культур влияла на рост 21-летнего потомства (наследуемость $h^2 = 2r = 0.37 \pm 0.04$), но связь нелинейная, и самые крупные из плюсовых деревьев увеличивают высоту потомства несущественно.

Наследуется «память на конкуренцию»: увеличение плотности искусственных ценопопуляций увеличивает высоту их потомства в густых, но снижает – в редких культурах с различиями до 13.4–19.1%.

13. История внутривидового конкурентного давления и плотности вблизи материнских деревьев ели влияет на их потомство прямо и опосредованно. Так, при их понижении высота потомства в искусственных ценопопуляциях с низкой плотностью (испытательных культурах) увеличивалась на 4.6%. Опосредованное влияние выражалось через сбег ствола: при его близких к средним значениях (1.2–1.3 см/м), в потомствах доля лучших семей с высотой от 115% возрастает в 1.5–2.4 раза.

14. У *Picea* × *fennica* выявлены разные тенденции отбора: при преобладании признаков *Picea abies* (в искусственных ценопопуляциях) в отношении массы семени действует стабилизирующий отбор, а при преобладании признаков *Picea obovata* (в естественных ценопопуляциях) – действует движущий отбор в направлении деревьев с легкими семенами.

15. Массовый отбор (плюсовая селекция) оправдан и его эффект достоверен только в 42% популяций *Picea* × *fennica*; в остальных он нейтрален и отрицателен. Ценопопуляции-лидеры превосходят аутсайдеров по высоте потомства в 21 год на 6–15%, и их диагностика возможна в возрасте 4 года с интенсивностью отбора около 60%, а диагностика лидеров среди семей – в возрасте 8 лет, по высоте от 101%, с допускаемой потерей числа будущих лидеров не более 10%.

7.3. Практические рекомендации

В свете полученных новых сведений, законов и закономерностей о развитии древостоев и выявленных тенденций естественного и искусственного отбора появляются основания для введения *новых правил* в управлении продуктивностью лесных насаждений, уходе за лесом и выращивании новых лесов с элементами искусственного отбора и селекции.

При плантационном выращивании древостоев *Pinus sylvestris* и *Picea* × *fennica*, с возрастом рубки в 60–65 лет, а также при уходе за лесом методами лесоводства необходимо выполнять следующие правила: отбор лидеров и минимизация густоты в 7–10 лет, прекращение регулирования густоты в 35 лет, достижение максимального прироста по запасу в 40 лет. При их соблюдении достигаются наивысшие и константные суммы объемов крон, обеспечивающие получение наибольших запасов крупномерной древесины.

Для такого выращивания леса необходим специальный отбор материнских деревьев и сепарация репродуктивного материала от ценопопуляций с малой начальной плотностью и максимально сомкнутых в 40–50 лет, причем в типах лесорастительных условий, совпадающих с таковыми при выращивании потомства. Вначале нужен отбор естественных и искусственных ценопопуляций по указанным критериям и только затем – плюсовая и индивидуальная селекция, с оценкой потомства в первых испытаниях *по высоте*, а в следующих – *по запасам* древостоев. Ценопопуляции (и деревья в них) оценивают по общему семенному потомству в раннем (4–7 лет) возрасте и сразу же используют в семеноводстве, создавая

ПЛСУ материалом из них. После этого в лучших происхождениях (60% ценопопуляций) выделяют плюсовые деревья в 50-60 летнем возрасте, включая в критерии отбора параметры сбег ствола в пределах 1.2–1.3 см/м, заготавливают семена от 2 урожаев и отбирают деревья с высокой ОКС. Затем испытывают еще 2 урожая семян с оценкой уже запаса древостоя в потомствах и набирают кандидатов для сорта-популяции, с одновременной закладкой ЛСП-П. Это обеспечит непрерывную инновацию результатов с повышением продуктивности выращиваемых из улучшенных семян промышленных лесных плантаций в конце цикла исследований до 20%.

Проверка массового искусственного отбора (плюсовой системы селекции) в ценопопуляциях сосны и ели показала, что эта система мероприятий является по-прежнему гипотезой, нуждающейся в доказательствах ее положительного применения в каждой конкретной ценопопуляции, насаждении и древостое. Наши исследования доказали ее бесперспективность в естественных ельниках и на постоянных семенных участках сосны в Пермском крае; как система мероприятий она эффективна только в культурах ели, с повышением высоты 21-летнего потомства от плюсовых деревьев на 5.1%.

Публикации по теме диссертации

Рецензируемые научные журналы и издания:

1. *Рогозин М.В.* К вопросу об отборе урожайных деревьев сосны обыкновенной // Лесной журнал, 1978. № 6. С. 72-74.
2. *Рогозин М.В.* Ранняя диагностика быстроты роста сосны обыкновенной в культурах// Лесоведение, 1983. № 2. С. 66-72.
3. *Рогозин М.В.* Объем выборки при изучении выхода семян из шишек сосны обыкновенной // Лесн. х-во, 1987. №12. С. 41-43.
4. *Прокопьев М.Н., Рогозин М.В.* Создание культур сосны биогруппами из двух растений//Лесной журнал, 1988. № 2. С. 114-115.
5. *Рогозин М.В.* Защита всходов сосны от полегания при испытании потомства деревьев//Лесной журнал, 1988, № 4. С. 112-113.
6. *Рогозин М.В.* Семеношение и рост потомства сосны обыкновенной постоянных семенных участков // Лесоведение, 1989, №6. С. 29-35.
7. *Рогозин М.В.* Отбор лучших потомств при сортоиспытаниях//Лесн. х-во, 1995. №6. С. 22-25.
8. *Рогозин М.В.* Рост потомства сосны в различных экологических условиях// Лесн. х-во, 1998. № 2. С. 37-38.
9. *Рогозин М.В.* Итоги 8-летних испытаний 525 семей ели сибирской в Пермском крае. // Лесн. х-во. 2008. № 1. С. 37-38.
10. *Разин Г.С., Рогозин М.В.* О законах и закономерностях роста и развития, жизни и отмирания древостоев//Лесн. х-во. 2010. № 2. С. 19-20.
11. *Рогозин М.В.* Наследуемость высоты сосны обыкновенной и ели сибирской в Пермском крае // Хвойные бореальной зоны, Т. 27, 2010, № 1-2. С. 181-184.
12. *Рогозин М.В., Жекин А.В.* Лесные генетические резерваты Пермского края и селекция ели // Хвойные бореальной зоны, Т. 27, 2010, № 1-2. С. 185-190.

Монографии:

13. *Рогозин М.В., Разин Г.С.* Лесные культуры Теплоуховых в имении Строгановых на Урале. Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2012. 210 с.

Статьи и материалы конференций:

14. *Рогозин М.В.* Устройство для выполнения лунок под саженцы: Информ. листок Пермского ЦНТИ № 516-85. Пермь, 1985. 4 с.

15. *Рогозин М.В.* Формирование постоянной лесосеменной базы для плантационного лесовыращивания //Физико-географические основы развития и размещения производительных сил Нечерноземного Урала: Межвуз. сб. научн. трудов / Пермь, ПГУ, 1986. С. 108-118.

16. *Рогозин М.В.* Рост потомства сосны от урожаев разных лет//Лесная геоботаника и биология древесных растений: Сб. науч. трудов. Брянский технологический институт, Брянск, 1987. С. 106-109.

17. *Рогозин М.В.* Скрытое влияние признаков дерева на рост потомства//Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: материалы междунар. симпозиума ИЮФРО (25-30 сент. 1989 г., Воронеж), Москва, 1989. С. 177-178.

18. *Рогозин М.В., Созин Л.В.* Становление и перспективы развития лесной селекции в Прикамье // Экологические основы воспроизводства хвойных лесов Прикамья: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, ПГУ, 1990. С.113-122.

19. *Рогозин М.В.* Динамика еловых лесов в генетических резерватах Пермской области//Тезисы докладов междунар. конф. «Экология таежных лесов». Сыктывкар. 1998. С. 55-56.

20. *Рогозин М.В.* Результаты 18-летних испытаний потомства деревьев сосны в Закамском лесхозе// Перспективы развития естественных наук в высшей школе: тр. междунар. науч. конф. Пермь, 2001. С. 8-11.

21. *Рогозин М.В., Запоров А.Ю., Жекин А.В.* Восстановление ресурсов сосны в Оханском районе после рубок 18-20 веков // Территория и общество: Сб. научн. трудов. Пермь, Перм. ун-т, 2002. С. 128-140.

22. *Рогозин М.В., Вахрушев С.Д., Груздев В.В.* Состояние лесных генетических резерватов в Пермской области // Материалы междунар. науч.-практ. конф. «Лесопользование, экология и охрана лесов». Томск, 2005. С.25-27.

23. *Рогозин М.В.* Самый крупный массив культур ели Ф.А. Теплоухова как объект исследований в лесной селекции//Проблемы озеленения и развития лесного комплекса: материалы науч.-техн. конф. Пермь: ПГСХА, 2005. С. 42-55.

24. *Рогозин М.В.* Обоснование организации ООПТ на базе выдающихся лесных генетических резерватов Пермского края// Антропогенная динамика природной среды: материалы науч.-практ. конф. Пермь, 2006 г. Том II. С. 69-72.

25. *Рогозин М.В.* Сохранение популяций древесных пород в Пермском крае// Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: материалы междунар. науч. конф., посвященной 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина 13-16 мая 2008 г. Часть 1. ПГПУ им. В.Г. Белинского. Пенза, 2008. С. 138-140.

26. *Рогозин М.В., Боронникова С.В.* Традиционная лесная селекция и инновационные генетические технологии в лесном хозяйстве// Лесохозяйственная информация ФАЛХ. М., 2008, № 3-4, с.57-58.

27. *Рогозин М.В.* Посадки леса в майорате Строгановых и проблема долговечности хвойных лесов//Уральская горнозаводская цивилизация. Строгановы: Альманах. Пермь: ООО «Типография «Астер», 2008. С. 33-36.
28. *Рогозин М.В., Жекина Я.А.* Сохранение биоразнообразия хвойных на ООПТ в Пермском крае//Антропогенная трансформация природной среды: материалы междунар. конф. (18–21 окт. 2010 г.)/ Перм. ун-т, 2010. Т.2. С. 199-204.
29. *Разин Г.С., Рогозин М.В.* О ходе роста древостоев. Догматизм в лесной таксации// Лесная таксация и лесоустройство, 2010. № 1 (43). С. 41-70.
30. *Рогозин М.В., Разин Г.С.* Популяционные законы в сообществах древесных растений//Экология и медицина: современное состояние, проблемы и перспективы: материалы междунар. конф. 2–3 ноября 2010 г. Москва: институт стратегических исследований, 2010. С. 30-33.
31. *Рогозин М.В.* Селекция ели сибирской по косвенным признакам и тенденции естественного отбора//Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: материалы III междунар. совещания по сохранению лесных генетических ресурсов. Красноярск, 2011-а. С. 123.
32. *Рогозин М.В.* Геобиологические сети Хартмана и Карри в испытательных культурах ели //Вестник Пермского ун-та. Серия Биология, 2011-б. №2. С. 54-60.
33. *Рогозин М.В.* Рост потомства ели в густых и редких испытательных культурах// Вестник Перм. ун-та. Серия Биология, 2011-в. № 4. С. 7-11.
34. *Рогозин М.В., Разин Г.С.* Лесные культуры Теплоуховых и современный научный поиск//Вестник Перм. ун-та. Серия Биология, 2011. №2. С. 7-11.
35. *Рогозин М.В., Разин Г.С.* Наследие А.Е. и Ф.А.Теплоуховых в лесном деле//Современное видение наследия лесничих Теплоуховых: материалы междунар. конф., посвященной 200-летию со дня рождения А.Е.Теплоухова. Пермь: ПГСХА, 2011. С. 142-145.
36. *Разин Г.С., Рогозин М.В.* О методических подходах построения таблиц хода роста //Лесная таксация и лесоустройство, № 1-2 (45-46). 2011. С.48-57.
37. *Разин Г.С., Рогозин М.В.* Теория естественной возрастной динамики одноярусных древостоев// Лесн. х-во. 2012. № 3. С. 41-42.
38. *Рогозин М. В., Голиков А. М., Комаров С. А.* Правые и левые формы ели в потомствах плюсовых деревьев в Пермском крае//Вестник Пермского университета. Серия Биология, 2012. № 2. С. 13-21.
39. *Рогозин М.В., Разин Г.С.* Развитие древостоя и его константы//Вестник Пермского университета. Серия Биология, 2012. № 2. С. 13-21.
40. *Рогозин М. В., Разин Г. С.* Константы в моделировании роста древостоев// Возобновляемые лесные ресурсы: инновационное развитие в лесном хозяйстве: матер. междунар. конф. 6-8 июня 2012 г., С-Петербург. С. 279-284.
41. *Нечаева Ю.С., Бельтюкова Н.Н., Пришивинская Я.В., Боронникова С.В., Рогозин М.В.* Анализ полиморфизма ДНК *Picea obovata* Ledeb. в Пермском крае// Биологические системы: устойчивость и механизмы функционирования: материалы IV Всеросс. конф.. Нижний Тагил, 2012. С. 93–96.

42. *Рогозин М.В.* Ретроспекция развития деревьев в культурах ели Ф.А.Теплоухова и диагностика быстроты роста//Лесн. х-во, 2012. №6. С. 37-40.
43. *Рогозин М.В.* Лесные культуры прошлого в селекции и инновационном семеноводстве//Проблемы воспроизводства лесов Европейской тайги: материалы Всероссийской научно-практич. конф. Кострома, 2012. С. 82–86.
44. *Рогозин М. В.* Величина семян и шишек сосны обыкновенной и рост потомства//Вестник Пермского ун-та. Серия Биология, 2012. №3. С. 11–17.
45. *Рогозин М. В.* Влияние окраски семян сосны обыкновенной на рост потомства // Вестник Пермского ун-та. Серия Биология, 2012. №3. С. 18–22.
46. Отбор лучших происхождений и семей ели сибирской// Лесное хозяйство, 2011. № 6. С. 36–38.

Рукописи:

47. *Рогозин М.В.* Конкурсные испытания семенного потомства у лесных пород и некоторые рекомендации по их проведению. Пермь: Перм. ун-т, 1983. 34 с. – Рукопись деп. в ЦБНТИлесхоз 16.08.83 № 237/лх-Д83.
48. *Рогозин М.В., Прокопьев М.Н., Разин Г.С.* Ранняя диагностика и типы роста у сосны обыкновенной. Пермь: Перм. ун-т, 1986. 17 с., библиогр. 60 назв. – Рукопись деп. в ЦБНТИлесхоз 04.06.87 № 598-лх87.
49. *Рогозин М.В., Исаков Ю.Н.* Оценка и отбор деревьев сосны по семенной продуктивности. Пермь: Перм. ун-т, 1987. 12 с. – Рукопись деп. в ЦБНТИлесхоз 05.06.87 № 600-лх87.
50. *Рогозин М.В.* Выполнение программы селекции сосны в Пермской области. Пермь: Перм. ун-т, 1990. 25 с. – Рукопись деп. в ВИНТИ 08.05.90 № 2468-В90.
51. *Рогозин М.В., Шимкевич. В.А.* Заготовка семян у деревьев ели для краткосрочных испытаний потомства. Пермь: Перм. ун-т, 1990. 6 с. – Рукопись деп. в ВИНТИ 08.05.90 № 2469-В90. Реферат в РЖ Лесоведение и лесоводство, 1990. № 8.56.266.
52. *Рогозин М.В.* Ступенчатые испытания потомства и модель ускоренного сортовыведения у лесных пород. Пермь: Перм. ун-т, 1990. 12 с. – Рукопись деп. в ВИНТИ 08.05.90 № 2470-В90.
53. *Рогозин М.В.* Селекция сосны обыкновенной на постоянных лесосеменных участках: Автореф. дисс. к. с./х. наук. Свердловск: УЛТИ, 1986. – 20 с.

Подписано в печать г. Формат 60x84/16

Усл. печ. л 2.2. Тираж 150 экз. Заказ....

614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15

Типография Пермского государственного
национального исследовательского университета