



DOI 10.21178/2079-6080.2019.3.38  
УДК 630\*232.315.2

## Взаимосвязь сохранности растений с уровнем генетического разнообразия по основным количественным признакам в насаждениях сосны обыкновенной и ели европейской

© А.С. Бондаренко

### **The relationship between the Scots pine and Norway spruce plants safety and the genetic diversity level on main quantitative characteristics**

**A.S. Bondarenko** (Saint Petersburg Forestry Research Institute)

The increasing role of selective planting material in reforestation requires close attention to the level of genetic diversity and stability of main forest-forming species stands created by forest breeding seeds. Currently, against the background of climate change and the increasing impact of human activity on the natural environment, such studies are of environmental importance, as well as of direct practical interest. The aim of the work is to assess the level of relationship between the Scots pine and Norway spruce plants safety and the genetic main quantitative characteristics diversity level. According to the results genotype has a significant impact on the plant safety, population structure and maintaining diversity in forest stands. For conservation of the stand sustainability is required to maintain a sufficiently high level of genetic diversity. Various Scots pine and Norway spruce families differ in the rate of the main biometric parameters distribution changing. This confirms the influence of genetic factors on the processes of self-thinning forest stands. The pressure of natural selection changes the genetic composition of the forest stands. The lowest value of genetic diversity is typical for a group of families with minimal plant safety. For decreasing the loss of rare genotypes in the early stages of ontogenesis, measures aimed at reducing the level of competition are recommended, primarily on the basis of the stand density regulating. Influencing of genetic factors on distribution curve for main biometric parameters are marked.

---

**Key words:** Scots pine, Norway spruce, plus tree family, seed progeny, progeny tests, safety, genetic diversity, heritability coefficient

**Взаимосвязь сохранности растений с уровнем генетического разнообразия по основным количественным признакам в насаждениях сосны обыкновенной и ели европейской**

**А.С. Бондаренко**

Возрастающая роль селекционного посадочного материала в лесовыращивании требует пристального внимания к уровню генетического разнообразия и устойчивости искусственных насаждений основных лесобразующих пород, созданных семенами с улучшенными наследственными свойствами. В настоящее время на фоне климатических изменений и возрастающего влияния результатов человеческой деятельности на природную среду такие исследования имеют природоохранное значение, а также непосредственный практический интерес. Целью работы является оценка уровня взаимосвязи между сохранностью растений в насаждениях сосны обыкновенной и ели европейской с уровнем их генетического разнообразия по основным количественным признакам. По результатам работы получены данные о том, что генотип оказывает существенное влияние на сохранность растений в насаждении и для поддержания разнообразия популяционной структуры и сохранения устойчивости насаждений требуется обеспечение достаточно высокого уровня генотипического разнообразия. Семьи плюсовых деревьев и у ели европейской, и у сосны обыкновенной различаются по скорости изменения характера распределения значений основных биометрических показателей, что служит подтверждением влияния генетических факторов на процессы самоизреживания насаждений. При этом давление естественного отбора изменяет генетическую композицию насаждения. Наименьшее значение генетического разнообразия характерно для группы семей с минимальной сохранностью растений. Для уменьшения потери редких генотипов на ранних этапах онтогенеза рекомендуются меры, направленные на снижение уровня конкуренции, прежде всего, на основе регулирования густоты насаждений. Отмечено выраженное влияние генетических факторов на характер кривой распределения растений по основным биометрическим показателям.

**Ключевые слова:** сосна обыкновенная, ель европейская, семья плюсового дерева, семенное потомство, испытательные культуры, сохранность, генетическое разнообразие, коэффициент наследуемости

Бондаренко Александр Сергеевич – ведущий научный сотрудник НИО селекции, воспроизводства и химического ухода за лесом, канд. с.-х. наук

E-mail: asbond@mail.ru

ФБУ «Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства»  
Санкт-Петербург, 194021, Институтский пр., 21

тел.: (812) 552-80-26

E-mail: mail@spb-niilh.ru

### **Введение**

Результаты изучения основных лесообразующих видов древесных растений положены в основу теоретического обоснования селекционных работ по сохранению, улучшению и воспроизводству генетического потенциала видов. При этом в лесном хозяйстве, как правило, происходит разграничение двух основных направлений: 1) быстрое получение качественной деловой древесины в высокопродуктивных культурах; 2) создание устойчивых насаждений, эффективно выполняющих свои основные средообразующие функции и не уступающих естественным популяциям по уровню генетического разнообразия.

Для решения первой из этих задач наилучшим образом пригодны приемы плюсовой селекции [4], для осуществления второй – использование имеющегося генофонда естественных насаждений [1]. При комплексном решении перечисленных задач в первую очередь необходимо ответить на вопрос – каким образом влияют селекционные методы на уровень биологического, прежде всего, генетического разнообразия? Ответ на этот вопрос приобретает особое значение в современных условиях, на фоне стремительно сокращающихся запасов природных ресурсов и обострённого внимания именно к возобновляемым ресурсам. Ключевую роль при этом приобретают леса, которые помимо ресурсных функций имеют первоочередное значение в экологическом плане как «зеленые легкие» планеты. Основную роль в сохранении стабильности лесных экосистем играет их биоразнообразие, и особую роль играет, прежде всего, генетическое разнообразие основных лесообразователей. Во всем мире прилагаются значительные усилия по изучению и сохранению биологического и генетического разнообразия лесных древесных пород для создания устойчивых лесных экосистем [1, 13, 18]. В связи с этим уровень генетического разнообразия, позволяющий осуществлять искусственный отбор в популяциях и обеспечивающий необходимую базу для улучшения при-

знака селекционными методами, становится основным критерием успешности выполнения комплекса мероприятий по селекционному улучшению лесов, а также гарантом устойчивости лесных экосистем. Учитывая комплексный характер решаемой проблемы, изучение уровня генетического разнообразия и его влияния на стабильность лесных экосистем является одной из актуальнейших проблем лесовосстановления. От того как соотносятся наследственные и экологические факторы, влияющие на рост дерева, в какой мере уровень генетического разнообразия обеспечивает стабильность экосистем, в конечном итоге зависит стратегия лесовосстановления. Кроме того, степень влияния генетических факторов на рост дерева определяет целесообразность применения методов селекции для повышения продуктивности и устойчивости древостоев с преобладанием основных лесообразующих пород.

Как влияют различные виды работ по лесовосстановлению, относящиеся как к селекционным видам работ, так и к работам общего плана, на уровень генетического разнообразия искусственных насаждений на различных этапах лесовосстановительных работ? Если говорить о неселекционных составляющих, определяющих уровень генетического разнообразия искусственных насаждений, то в первую очередь необходимо упомянуть о различиях в весе семян между различными деревьями, как в естественных насаждениях, так и на объектах лесного семеноводства [15]. Следовательно, при переработке лесосеменного сырья калибровка семян будет оказывать влияние на генетическую композицию в получаемых партиях семян [7]. При этом имеются данные о том, что гетерозиготы преобладают в эмбрионах во фракции крупных семян, а гомозиготы преобладают в мелких семенах [17].

В естественно возобновляющихся древостоях только очень небольшая часть прорастающих семян участвует в формировании насаждения. При выращивании сеянцев в

условиях питомника, напротив, большинство сеянцев, пересаживаемых потом на лесокультурную площадь, сформируют древостой. В одном из исследований были изучены генетические различия для сосны обыкновенной по изоэнзимным локусам между семенами и сеянцами, растущими в течение двух лет в естественном насаждении, а также с сеянцами из питомника [12]. При этом семена во всех вариантах были взяты из одного насаждения, то есть исходная генетическая композиция образцов сопоставима. Меньшие различия по частоте встречаемости аллельных вариантов были обнаружены между семенами и сеянцами в питомнике, большие – между семенами и сеянцами в лесных насаждениях, что говорит о том, что в питомниках наблюдаются меньшие изменения в генетической структуре. Наиболее вероятно, что это связано с более высокой скоростью элиминации инбредных особей в естественных условиях произрастания. Явное наличие отбора, влияющего на частоты генотипов на стадии от семян до сеянцев, показано также для некоторых других пород [10, 19].

Исследования с использованием генетических маркеров показали, что более жёсткий отбор наблюдается в насаждении по сравнению с таковым в питомниках. Закладка и последующий рост растений изучались в естественно выросших древостоях сосны обыкновенной, а также в искусственно возобновляемых на вырубке [5, 6]. При этом получены данные о том, что более интенсивный отбор после рубки по сравнению с отбором при искусственном лесовыращивании не оказывал существенного влияния на выживаемость и скорость роста растений. Опыт с искусственным лесовыращиванием демонстрировал в возрасте растений 11 лет даже большую сумму площадей сечений, чем при естественном заращивании площади. Эти эксперименты также показали, что естественно возобновившиеся насаждения не имеют преимуществ также по сохранности и скорости роста растений в высоту. Ряд исследователей выполнял сравнение

уровня генетического разнообразия (ожидаемой гетерозиготности) естественных и искусственных древостоев [9, 11, 14, 19]. При этом не было получено существенных различий по уровню генетического разнообразия между естественными и искусственными популяциями одного происхождения. Тем не менее, отмечается, что это не удивительно в силу значительного размера популяций [14].

Достаточно часто обсуждается вопрос о том, не будет ли селекция на скорость роста снижать общую устойчивость потомств вследствие отрицательной корреляции между скоростью роста и уровнем устойчивости растений, что в суровых северных условиях может быть поводом для различных спекуляций. Тем не менее, подобная связь может отсутствовать на индивидуальном уровне, что делает возможным одновременный отбор на повышение скорости роста и, по меньшей мере, сохранение устойчивости к неблагоприятным факторам среды. Два примера демонстрируют это.

По результатам измерения роста побегов у семенного потомства плюсовых деревьев было обнаружено, что межгрупповая вариация (для различных потомств) по длине побегов составляет до 80% общей вариации длины побегов [16]. Тем не менее, у полных сибсов в испытательных культурах, состоящих из семей, представленных тремя различными естественными популяциями, и тестируемыми в одинаковых условиях и заложенных в один год, было обнаружено, что продолжительность периода роста побегов составляет менее 50% от общего уровня варьирования продолжительности роста побегов. При этом часть семей показывали исключительно высокую скорость роста в течение короткого периода, а также быстрые темпы одревеснения побегов в осенний период.

Проведенные в скандинавских странах исследования показывают, что некоторые виды работ по селекционному улучшению лесов сопровождаются изменением генетической структуры лесных популяций, при этом

иногда происходит снижение адаптивности и полезности выращиваемых насаждений. Лучшим примером являются случаи неудачного переноса популяций в нетипичные для их произрастания условия. Тем не менее, большинство экспериментальных данных говорит о том, что искусственные насаждения по меньшей мере не уступают естественным лесам, которые они постепенно замещают, по уровню генетического разнообразия. Не следует также забывать, что большая часть насаждений в настоящее время — естественно возобновляемые, и леса будущего будут представлять собой мозаику из естественно возобновившихся и искусственно возобновляемых насаждений, из которых последние частично выращены из семян естественных насаждений, частично — из семян лесосеменных плантаций. Кроме того, имеются специальные участки, отведенные для охраны природы и реализации мероприятий по сохранению генетического разнообразия. Расширение ассортимента методов управления лесами будет, по утверждению Мак-Ниили [8], лучшей гарантией устойчивости лесов будущего.

#### **Объекты и методы исследования**

Целью работы является оценка уровня взаимосвязи между сохранностью растений в насаждениях сосны обыкновенной и ели европейской с уровнем их генетического разнообразия по основным количественным признакам. Для достижения поставленной цели выполнялись: оценка состояния испытательных культур этих пород с вычислением показателей сохранности растений в рамках каждой из семей плюсовых деревьев; измерение основных биометрических показателей с последующей статистической обработкой результатов полевых измерений, а также вычисление показателей наследуемости в узком смысле, являющихся мерой генетического разнообразия семенного потомства плюсовых деревьев и их клонов на лесосеменных плантациях. Полевые обследования были выполнены на одном участке испытательных культур

ели европейской и двух участках испытательных культур сосны обыкновенной, расположенных в Ленинградской области:

- ель европейская — Ломоносовское л-во, Гостилицкое уч. л-во, кв. 161, выд. 19, площадь 4,2 га, 1976 г. закладки, 90 семей;

- сосна обыкновенная — Гатчинское л-во, Елизаветинское уч. л-во, кв. 59, выд. 7, площадь 6,5 га, 1995 г. закладки, 38 семей;

- сосна обыкновенная — Тихвинское л-во, Пригородное уч. л-во, кв. 37, выд. 19, площадь 3,0 га, 1997 г. закладки, 44 семьи.

Исследования проводились по единой методике. На каждом из выбранных полей испытательных культур производится подеревный учет с измерением основных биометрических показателей: высоты дерева с точностью до 10 см, и таксационного диаметра на высоте 1,3 м с точностью до 1 см. Кроме того, выполнялась идентификация семейственной принадлежности растений в соответствии со схемой смещения, приведённой в паспорте испытательных культур, а также подеревно учитывалось количество погибших растений. На основании полученных данных вычислялись показатели сохранности растений в рамках каждой из семей.

Измерение высоты деревьев в испытательных культурах высотой выше 5 метров при наличии подлеска и в стесненных условиях производилось при помощи ультразвукового высотомера Haglof Vertex IV. В работе участвуют три человека: один выполняет измерение с прибором на расстоянии, приблизительно равном высоте дерева, второй — крепит к стволу дерева ультразвуковой датчик (как правило, используется метод, подразумевающий измерение базисной точки на высоте груди), третий — записывает результаты замеров в ведомость. При отсутствии помех в виде подлеска и при невысокой густоте культур (обычно в культурах старшего возраста — 25 лет и более) предпочтительным инструментом в силу большей производительности работ является лазерный высотомер-дальномер (Vertex Laser VL402). При этом работу выпол-

няют два человека: один измеряет высоту с наведением лазерного прицела на вершину дерева с расстояния, приблизительно равного высоте дерева, второй – осуществляет запись в журнал. При таком методе измерений через каждые 20-40 метров учетного ряда производится контроль выровненности поверхности участка на основе наведения лазерного прицела на высоту глаз на расстоянии, равном высоте дерева, и при наличии выраженного уклона участка, превышающего 10 см высоты на 10 м, измерения корректируются введением соответствующих поправок на значения высоты дерева. При выровненной площади участка испытательных культур (проверяется не менее чем в пяти различных точках участка) используются измерения высот по одной точке (Vertex Laser VL402). Данный метод измерения высот растений позволяет достичь наибольшей производительности выполняемых измерений. В испытательных культурах младшего возраста (до 30 лет) с целью получения максимальной информации производится сплошное измерение высот растений. При возрасте культур свыше 30 лет сплошное измерение высот часто затруднительно в силу ограниченной видимости крон и невозможности визуального определения высоты всех представленных на участке деревьев. В этом случае производится замер не менее 5 экземпляров в каждом варианте, затем на основе данных сплошных замеров диаметров и выборочных данных о высотах производится расчёт регрессионного уравнения, а по данным о диаметре ствола интерполяцией вычисляются соответствующие значения высоты.

Для определения густоты и сохранности посадок по отдельным семьям и повторностям в испытательных культурах сосны и ели выполнялись замеры длины рядов и отдельных отрезков семей при помощи лазерного высотомера-дальномера Vertex Laser VL402. Кроме того, при проведении замеров основных биометрических показателей помимо имеющих на момент учета деревьев в ряду учитывались пустые посадочные места на ме-

сте выпавших растений, что позволило впоследствии рассчитать фактическую сохранность семей и отдельных повторностей в рамках этих семей.

При выполнении полевых работ производилось подеревное измерение основных биометрических показателей растений. В связи с тем, что продуктивность древостоев прямо пропорциональна высоте и диаметру ствола деревьев, указанным прямым признакам уделяется основное внимание при исследовании. Кроме того, значительный интерес представляет динамика роста дерева в высоту, определяемая на основе измерения годичных приростов в высоту. Такой анализ выполняется на основе использования результатов замеров высот растений в предыдущие годы (при наличии таких данных).

В качестве показателя доли генетической составляющей в общей фенотипической изменчивости признаков (уровень генетического разнообразия) используется коэффициент наследуемости в узком смысле, рассчитываемый как доля аддитивных компонентов генетической дисперсии признака в общей фенотипической изменчивости. В данном исследовании наследуемость в широком и узком смысле определялась по стандартным методикам [2, 3], на основе расчёта соответствующих компонентов дисперсии исследуемых признаков.

В качестве меры генетического разнообразия семенного потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной и ели европейской используется отношение генотипической дисперсии, обусловленной аддитивной генетической составляющей, к общей фенотипической дисперсии признака. При этом генотипическая дисперсия определяется как межгрупповая дисперсия для набора средних семейных значений (для семей определённого участка испытательных культур). Паратипическая дисперсия признака, обусловленная влиянием факторов окружающей среды, рассчитывается как средняя внутригрупповая дисперсия в рамках семей (случайная состав-



ляющая варьирования). В свою очередь, общая фенотипическая дисперсия является мерой общей изменчивости признака и представляет собой сумму генотипической и паратипической дисперсий. Отношение генотипической дисперсии к общей фенотипической дисперсии является коэффициентом наследуемости в узком смысле и служит мерой генетического разнообразия того или иного набора семей (семенного потомства плюсовых деревьев). Расчет коэффициентов наследуемости выполняется с использованием показателей варьирования, полученным на основе расчетов однофакторного дисперсионного анализа. При этом расчет производится по формуле (1):

$$h^2 = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_{ph}^2} \quad (1)$$

где:  $h^2$  – коэффициент наследуемости в узком смысле;

$\sigma_f^2$  – межгрупповая (между семьями) дисперсия признака;

$\sigma_{ph}^2$  – общая (фенотипическая) дисперсия признака.

При этом общая фенотипическая дисперсия признака складывается из межгрупповой дисперсии  $\sigma_f^2$  и случайной дисперсии (2):

$$\sigma_{ph}^2 = \sigma_f^2 + \sigma_e^2 \quad (2)$$

где:  $\sigma_f^2$  – межгрупповая (между семьями) дисперсия признака, рассчитываемая в соответствии с результатами однофакторного дисперсионного анализа;

$\sigma_e^2$  – остаточная (случайная) дисперсия.

На основе оценки уровня генетического разнообразия для разных наборов семей, сгруппированных по разному принципу, производится оценка уровня генетического разнообразия этих наборов и сопоставление его с другими наборами семей. Группировка семей выполнена, прежде всего, по уровню сохранности растений (для оценки влияния сохран-

ности на уровень генетического разнообразия, по густоте и другим параметрам).

Объединение семей в три группы сохранности выполнялась по принципу равной представленности количества семей:

- группа семей с минимальной сохранностью растений;

- группа семей со средним уровнем сохранности растений;

- группа семей с максимальной сохранностью растений.

При этом в силу того, что такая группировка выполнена по принципу равной представленности количества семей для разных участков испытательных культур, получаем разные показатели сохранности растений в пределах этих групп.

### Результаты и их обсуждение

Для определения влияния на уровень сохранности насаждений генетического разнообразия в рамках тех или иных наборов генотипов, представленных на разных участках ели европейской и сосны обыкновенной, выполнен расчёт значений коэффициентов наследуемости в узком смысле отдельно по разным группам сохранности насаждений в разном возрасте – по данным варьирования показателей, полученным на основе дисперсионного анализа. С той же целью, а именно для выявления взаимосвязи между уровнем разнообразия в более широком смысле и сохранности выполнена оценка значений коэффициентов варьирования основных биометрических показателей в рамках разных групп семей по уровню сохранности растений.

В соответствии с результатами выполненных исследований доля аддитивной генетической составляющей в фенотипической изменчивости основных биометрических показателей (коэффициент наследуемости в узком смысле  $h^2$ ) на различных участках и для разных возрастов испытательных культур ели европейской в Ленинградской и Псковской областях для диаметра ствола составляет от 0,04 до 0,13, для высоты – от 0,09 до 0,16. Для сос-

ны обыкновенной значения коэффициентов наследуемости диаметра ствола для изученных испытательных культур варьируют в пределах 0,01-0,05. Для высоты деревьев сосны обыкновенной данный показатель составляет 0,12-0,25. При этом коэффициенты наследуемости диаметра ствола имеют тенденцию к уменьшению в течение первого класса возраста, достигая незначимых с практической точки зрения величин 0,01-0,04.

На участке испытательных культур сосны обыкновенной в кв. 59 Елизаветинского участкового лесничества Ломоносовского лесничества Ленинградской области во всех группах сохранности растений наблюдаются достоверные на уровне значимости 0,05 различия между семьями по значениям основных биометрических показателей. Уровень значимости различий между семьями плюсовых деревьев по основным биометрическим

показателям и рассчитанные для этих признаков значения компонентов дисперсии приведены в таблице. Следует отметить, что при переходе от группы с минимальной и средней сохранности к группе с максимальной сохранностью растений наблюдается незначительное падение коэффициента наследуемости для такого биометрического показателя, как высота ствола. При этом наибольшее значение показателя уровня генетического разнообразия наблюдается в группе со средним уровнем сохранности растений. Для такого биометрического показателя, как диаметр ствола, наибольшие значения получены в группе с максимальной сохранностью растений ( $h^2 = 0,019$ ). Значения коэффициентов наследуемости по объему ствола во всех группах сопоставимы друг с другом и находятся в диапазоне 0,03-0,05.

Таблица

Показатели варьирования и влияния генетических факторов (семейственной принадлежности) на значения основных биометрических показателей деревьев по группам сохранности растений в испытательных культурах сосны обыкновенной и ели европейской (однофакторный дисперсионный анализ)

Наименование показателя	Дисперсия признака					
	F-критерий	Уровень значимости различий между генотипами (p)	Остаточная случайная	Межгрупповая	Общая фенотипическая	Коэффициент наследуемости в узком смысле ( $h^2$ )
<i>Сосна обыкновенная, испытательные культуры, кв. 59 Елизаветинского участкового лесничества Ломоносовского лесничества</i>						
Группа семей с минимальной сохранностью растений						
Диаметр, см	2,14	0,008	10,56	0,14	10,70	0,013
Высота, м	5,77	< 0,001	1,60	0,27	1,87	0,142
Объем ствола, м <sup>3</sup> × 10 <sup>3</sup>	2,07	0,012	339,10	12,71	351,81	0,036
Группа семей со средней сохранностью растений						
Диаметр, см	2,81	< 0,001	9,49	0,08	9,57	0,008
Высота, м	7,59	< 0,001	1,93	0,33	2,26	0,145



Объем ствола, м <sup>3</sup> × 10 <sup>3</sup>	2,60	0,001	421,29	17,57	438,86	0,040
Группа семей с максимальной сохранностью растений						
Диаметр, см	4,66	< 0,001	9,86	0,19	10,04	0,019
Высота, м	5,62	< 0,001	1,83	0,27	2,10	0,127
Объем ствола, м <sup>3</sup> × 10 <sup>3</sup>	2,45	0,004	374,00	17,12	391,11	0,044
<i>Сосна обыкновенная, испытательные культуры, кв. 37 Пригородного участкового лесничества Тихвинского лесничества</i>						
Группа семей с минимальной сохранностью растений						
Диаметр, см	3,92	< 0,001	8,88	0,52	9,39	0,055
Высота, м	3,87	< 0,001	1,29	0,14	1,43	0,101
Объем ствола, м <sup>3</sup> × 10 <sup>3</sup>	2,81	< 0,001	365,56	25,81	391,37	0,066
Группа семей со средней сохранностью растений						
Диаметр, см	4,38	< 0,001	9,33	0,43	9,76	0,044
Высота, м	10,58	< 0,001	1,14	0,36	1,50	0,240
Объем ствола, м <sup>3</sup> × 10 <sup>3</sup>	2,38	0,003	286,72	13,35	300,07	0,044
Группа семей с максимальной сохранностью растений						
Диаметр, см	6,80	< 0,001	9,30	0,28	9,58	0,029
Высота, м	8,41	< 0,001	1,20	0,22	1,42	0,158
Объем ствола, м <sup>3</sup> × 10 <sup>3</sup>	3,18	< 0,001	204,95	11,50	216,45	0,053
<i>Ель европейская, испытательные культуры, кв. 161 Гостилицкого участкового лесничества Ломоносовского лесничества</i>						
Группа семей с минимальной сохранностью растений						
Диаметр, см	2,456	< 0,001	24,15	0,56	24,71	0,023
Высота, м	1,929	0,002	4,69	0,07	4,76	0,014
Объем ствола, м <sup>3</sup> × 10 <sup>3</sup>	3,018	< 0,001	23573	753	24326	0,031
Группа семей со средней сохранностью растений						
Диаметр, см	2,305	< 0,001	20,15	0,31	20,45	0,015
Высота, м	2,129	0,001	3,76	0,05	3,81	0,013
Объем ствола, м <sup>3</sup> × 10 <sup>3</sup>	2,560	< 0,001	18822	341	19164	0,018
Группа семей с максимальной сохранностью растений						
Диаметр, см	4,292	< 0,001	18,07	0,76	18,83	0,040
Высота, м	3,634	< 0,001	3,22	0,11	3,33	0,033
Объем ствола, м <sup>3</sup> × 10 <sup>3</sup>	4,855	< 0,001	17267	850	18117	0,047

На участке испытательных культур сосны обыкновенной в Пригородном участковом лесничестве Тихвинского лесничества так же, как и на участке в Ломоносовском лесничестве между семьями во всех группах сохранности растений наблюдаются достоверные на уровне значимости 0,05 различия по значениям основных биометрических показателей. При этом аналогично предыдущему участку наибольшее значение показателя генетического разнообразия для высоты дерева соот-

ветствует группе семей со средним уровнем сохранности растений (коэффициент наследуемости составляет 0,24). Минимальное значение уровня генетического разнообразия по высоте отмечено в группе семей с минимальной сохранностью растений. В ходе оценки уровня генетического разнообразия по диаметру ствола выявлено снижение данного показателя при переходе от группы с минимальной сохранностью растений к группе с максимальной сохранностью. По показателю объе-

ма ствола чёткой зависимости не выявлено: наибольшее значение наблюдается в группе с минимальной сохранностью (0,07), наименьшее – в группе со средним уровнем сохранности растений (0,04).

При анализе уровня общего варьирования биометрических показателей на участках сосны обыкновенной производилась оценка значений коэффициентов варьирования в рамках групп семей по сохранности растений. При этом получены сопоставимые значения этого показателя для разных групп сохранности растений. В частности, на участке испытательных культур сосны обыкновенной в кв. 59 Гостилицкого участкового лесничества Ломоносовского лесничества (закладка 1995 г.) коэффициент варьирования диаметра ствола составил 32-33%, высоты дерева – 19-20%, объема ствола – 65-70% для разных групп семей. При этом выраженной тенденции в изменении данного показателя по группам сохранности не выявлено. Сходная картина получена на участке испытательных культур сосны обыкновенной в кв. 37 Пригородного участкового лесничества Тихвинского лесничества (закладка 1999 г.): коэффициент варьирования высоты дерева равен 15% для всех групп семей, коэффициент варьирования диаметра ствола – 31-32%, объема ствола – 55-60% для разных групп семей по сохранности растений. Таким образом, в молодых насаждениях сосны обыкновенной (первый класс возраста) не выявлено чётко выраженной взаимосвязи между сохранностью насаждений и уровнем общего и генетически обусловленного варьирования насаждений. Аналогичное испытательным культурам сосны обыкновенной сопоставление уровня генетического разнообразия и уровня сохранности насаждений выполнено и в отношении ряда участков испытательных культур ели европейской.

При использовании данных по участку испытательных культур ели европейской с большей представленностью растений в семьях получаем закономерное повышение уровня достоверности различий между семьями в

группах сохранности: различия между семьями достоверны в рамках всех групп сохранности для всех биометрических показателей (табл.).

На данном участке при переходе от групп с минимальной и средней сохранностью растений к группе с максимальной сохранностью наблюдается небольшое увеличение значения коэффициентов наследуемости для всех основных биометрических показателей: от 0,013-0,031 в группах с минимальной и средней сохранностью растений до 0,033-0,047 в группе семей с максимальной сохранностью растений.

В целом для участков испытательных культур сосны обыкновенной и ели европейской наименьшее значение генетического разнообразия, выраженное коэффициентом наследуемости в узком смысле, характерно для группы семей с минимальной сохранностью растений.

Как показали более подробные исследования, это связано с тем, что на территории подавляющего большинства участков испытательных культур группа с минимальной сохранностью растений характеризуется сопоставимым с другими группами уровнем межгруппового (межсемейственного) варьирования биометрических показателей и более высоким по сравнению с другими группами сохранности уровнем общего и случайного (внутрисемейственного) варьирования. Это приводит к более низким значениям коэффициентов наследуемости в узком смысле в рамках группы семей с минимальной сохранностью растений. В связи с этим для уменьшения потери редких генотипов на ранних этапах онтогенеза можно рекомендовать меры, направленные на снижение уровня конкуренции в древостое. Прежде всего, для этих целей целесообразно использовать регулирование такого параметра насаждений, как густота насаждения.

#### **Выводы**

На основании проведенных исследований хода роста и дифференциации семей и соответствующей оценки уровня генетиче-

ского разнообразия искусственных насаждений ели европейской и сосны обыкновенной можно сделать следующие выводы:

- семьи плюсовых деревьев различаются по уровню сохранности растений на участках испытательных культур сосны обыкновенной и ели европейской, что говорит о генетической обусловленности данного показателя;

- разные семьи плюсовых деревьев ели европейской и сосны обыкновенной различаются по скорости изменения характера распределения значений основных биометрических показателей, что служит подтверждением влияния генетических факторов на процессы самоизреживания насаждений. При этом следствием давления естественного отбора является изменение генетической композиции насаждения;

- группа семей с минимальной сохранностью растений характеризуется сопоставимым с другими группами уровнем межсемейственного варьирования биометрических показателей и более высоким уровнем внутрисемейственного варьирования показателей, что приводит к более низким значениям коэффициентов наследуемости в узком смысле в рамках группы семей с минимальной сохранностью растений. В связи с этим для уменьшения потери редких генотипов на ранних эта-

пах онтогенеза можно рекомендовать меры, направленные на снижение уровня конкуренции в древостое. Прежде всего, для этих целей целесообразно использовать регулирование такого параметра насаждений, как густота;

- наибольшие значения основных биометрических показателей характерны для группы семей с минимальной сохранностью растений, что связано с повышенным уровнем конкуренции и более интенсивной элиминацией отстающих в росте особей, что приводит, с одной стороны, к низкой сохранности растений, а с другой – к более высоким значениям основных биометрических показателей. Тем не менее, различия по значениям основных биометрических показателей между группами сохранности семей не превышают 5% и не имеют практического значения.

- отмечается выраженное влияние генетических факторов на характер кривой распределения растений по основным биометрическим показателям. Таким образом, генотип оказывает существенное влияние на картину сохранности растений в насаждении, и для поддержания разнообразия популяционной структуры и сохранения устойчивости насаждений требуется обеспечение достаточно высокого уровня генотипического разнообразия.

#### БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Ирошников, А.И. Генетические факторы устойчивости и продуктивности лесных биоценозов / А.И. Ирошников // Продуктивность и стабильность лесных экосистем: Тез. докл. Междунар. симп. – Красноярск, 1982. – С. 28–29.
2. Котов, М.М. Применение биометрических методов в лесной селекции: Учеб. пособие / М.М. Котов, Э.П. Лебедева. – Горький: ГГУ, 1977. – 120 с.
3. Роне, В.М. Генетический анализ лесных популяций / В.М. Роне. – М.: Наука, 1980. – 160 с.
4. Семериков, Л.Ф. О генетико-селекционном аспекте сохранения и улучшения лесов России / Л.Ф. Семериков, Ю.Н. Исаков, В.В. Тараканов, В.Л. Семериков, Н.В. Глотов // Лесохозяйственная информация. Науч.-техн. информ. сборник / Гл. ред. В.В. Страхов. – 1998. – № 9-10. – С. 29–39.
5. Ackzell, L. A comparison of planting, sowing and natural regeneration for *Pinus sylvestris* (L.) in boreal Sweden / L. Ackzell // Forest Ecology and Management . – 1993. – № 61. – P. 229–245.

6. Ackzell, L. Some genetic aspects of human intervention in forest regeneration: considerations based on examples from an experiment in northern Sweden / L. Ackzell, D. Lindgren // *Forestry*. – 1994. – № 67. – P. 133–148.
7. Lindgren, D. Fractionation of seed orchard seed by weight does have genetic implications / D. Lindgren // *Silva Fennica*. – 1982. – Vol. 16, № 2. – P. 156–160.
8. McNeely, J.A. Lessons from the past: forests and biodiversity / J.A. McNeely // *Biodiversity and Conservation*. – 1994. – № 3. – P. 3–20.
9. Muona, O. Effective population sizes, genetic variability, and mating system in natural stands and seed orchards of *Pinus sylvestris* / O. Muona, A. Harju // *Silvae Genetica*. – 1989. – Vol. 38, № 5-6. – P. 221–228.
10. Muona, O. Genetic change between life stages in *Pinus sylvestris*: allozyme variation in seeds and planted seedlings / O. Muona, R. Yazdana, D. Rudin // *Silvae Genetica*. – 1987. – Vol. 36, № 1. – P. 39–41.
11. Muona, O. Genetic comparison of natural and nursery grown seedlings of *Pinus sylvestris* using allozymes / O. Muona, A. Harju, K. Karkkainen // *Scandinavian Journal of Forest Research*. – 1983. – № 8. – P. 37–46.
12. Muona, O. Population genetics in forest tree improvement. In: A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler and B.S. Weir (eds.). *Plant population genetics, breeding and genetic resources* / O. Muona // *Sinauer, Sunderland, Mass.* – 1989. – P. 282–298.
13. Parviainen, J. Tasks of forest biodiversity management and monitoring Deriving from International Agreements / J. Parviainen // *Silva Fennica*. – 1996. – Vol. 30 (2-3), Special issue on Climate Change, Biodiversity and Boreal Forest Ecosystems. – P. 373–377.
14. Savolainen, O. Genetic comparisons of natural and artificial populations of *Pinus sylvestris* / O. Savolainen, R. Yazdani // *Genetic variation in European populations of forest trees*. Sauerlanders Verlag. – Frankfurt am Main, 1991. – P. 228–234.
15. Skroppa, T. Diallel crosses in *Picea abies*. Variation in seed yield and seed weight / T. Skroppa, T. Tho // *Scandinavian Journal of Forest Research*. – 1990. – Vol. 5. – P. 355–367.
16. Skroppa, T. Provenance variation in shoot growth components in Norway spruce / T. Skroppa, S. Magnussen // *Silvae Genetica*. – 1993. – Vol. 42, № 2-3. – P. 111–120.
17. Szmidi, A. Genetic composition of seed orchard crops / A. Szmidi // *Forest Ecology and Management*. – 1987. – № 19. – P. 227–232.
18. Toman, M.A. Sustainable Forest Ecosystems and Management: A review article / M.A. Toman, P.M.S. Ashton // *Forest Science*. – 1996. – Vol. 42, – № 3. – P. 366–377.
19. Yazdani, R. Genetic structure of a *Pinus sylvestris* L. seed tree stand and a naturally regenerated understory / R. Yazdani, O. Muona, D. Rudin, A.E. Szmidi // *Forest Science*. – 1985. – Vol. 31. – P. 430–436.

#### REFERENCE

1. Iroshnikov A.I. Geneticheskie faktory ustojchivosti i produktivnosti lesnyh biocenozov [Genetic factors of stability and productivity of forest biocenoses]. *Produktivnost' i stabil'nost' lesnyh jekosistem*, tez. dokl. mezhdunar. simp, Krasnojarsk, 1982, pp. 28–29. (In Russian)
2. Kotov M.M., Lebedeva Je.P. Primenenie biometricheskikh metodov v lesnoj selekcii [Application of biometric methods in forest tree breeding]. Ucheb. posobie, Gor'kij, 1977, 120 p. (In Russian)
3. Rone V.M. Geneticheskij analiz lesnyh populjacij [Genetic analysis of forest populations]. Moscow, Nauka, 1980, 160 p. (In Russian)

4. Semerikov L.F., Isakov Ju.N., Tarakanov V.V., Semerikov V.L., Glotov N.V. O genetiko-selekcionnom aspekte sohraneniija i uluchsheniija lesov Rossii [On genetic and selection aspect of conservation and improvement of Russian forests]. *Lesohozjajstvennaja informacija*. 1998, no. 9–10, pp. 29–39. (In Russian)
5. Ackzell L. A comparison of planting, sowing and natural regeneration for *Pinus sylvestris* (L.) in boreal Sweden. *Forest Ecology and Management*, 1993, no. 61, pp. 229–245.
6. Ackzell L., Lindgren D. Some genetic aspects of human intervention in forest regeneration: considerations based on examples from an experiment in northern Sweden. *Forestry*, 1994, no. 67, pp. 133–148.
7. Lindgren D. Fractionation of seed orchard seed by weight does have genetic implications. *Silva Fennica*, 1982, vol. 16, no. 2, pp. 156–160.
8. McNeely J.A. Lessons from the past: forests and biodiversity. *Biodiversity and conservation*, 1994, no. 3, pp. 3–20.
9. Muona O. Population genetics in forest tree improvement. In: A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler and B.S. Weir (eds.). *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sinauer, Sunderland, Mass, 1989, pp. 282–298.
10. Muona O., Harju A. Effective population sizes, genetic variability, and mating system in natural stands and seed orchards of *Pinus sylvestris*. *Silvae Genetica*, 1989, vol. 38, no. 5-6, pp. 221–228.
11. Muona O., Harju A., Karkkainen K. Genetic comparison of natural and nursery grown seedlings of *Pinus sylvestris* using allozymes. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1983, no. 8, pp. 37–46.
12. Muona O., Yazdani R., Rudin D. Genetic change between life stages in *Pinus sylvestris*: allozyme variation in seeds and planted seedlings. *Silvae Genetica*, 1987, vol. 36, no. 1, pp. 39–41.
13. Parviainen J. Tasks of forest biodiversity management and monitoring Deriving from International Agreements. *Silva Fennica*, 1996, vol. 30 (2-3), Special issue on climate change, Biodiversity and Boreal Forest Ecosystems, pp. 373–377.
14. Savolainen O., Yazdani R. Genetic comparisons of natural and artificial populations of *Pinus sylvestris*. *Genetic variation in European populations of forest trees*. Saurlanders Verlag, Frankfurt am Main, 1991, pp. 228-234.
15. Skroppa T., Magnussen S. Provenance variation in shoot growth components in Norway spruce. *Silvae Genetica*, 1993, vol. 42, no. 2-3, pp. 111–120.
16. Skroppa T., Tho T. Diallel crosses in *Picea abies*. Variation in seed yield and seed weight. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1990, vol. 5, pp. 355–367.
17. Szmids A. Genetic composition of seed orchard crops. *Forest Ecology and Management*, 1987, no. 19, pp. 227–232.
18. Toman M.A., Ashton P.M.S. Sustainable forest ecosystems and management: a review article. *Forest Science*, 1996, vol. 42, no. 3, pp. 366–377.
19. Yazdani R., Muona O., Rudin D., Szmids A. Genetic structure of a *Pinus sylvestris* L. seed tree stand and a naturally regenerated understory. *Forest Science*, 1985, vol. 31, pp. 430–436.

Статья поступила в редакцию 27.09.2019