

**М. В. РОГОЗИН**

**СЕЛЕКЦИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ  
ДЛЯ ПЛАНТАЦИОННОГО ВЫРАЩИВАНИЯ**



Пермь 2013

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Естественнонаучный институт

**М. В. РОГОЗИН**

**СЕЛЕКЦИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ  
ДЛЯ ПЛАНТАЦИОННОГО ВЫРАЩИВАНИЯ**

Монография

Пермь 2013

УДК 582.47: 630\*232.1: 630\*165: 630\*5 (470.53)

ББК 443.813 – 4 (2Рос – 4 Пер)

Р 59

## Рогозин М. В.

Р 59 Селекция сосны обыкновенной для плантационного выращивания [Электронный ресурс]: монография / М. В. Рогозин; М-во образования и науки РФ, Перм. гос. нац. исслед. ун-т, Естественнонауч. ин-т. - Электрон. текстовые дан. (2,02 Мб). - Пермь: [б. и.], 2013. – 200 с.  
<http://www.elibrary.ru>; <http://www.campus.psu.ru/library/node/176827>

ISBN 978-5-7944-2148-4

Рассматривается онтогенез сосны и ели, селекция сосны на общую комбинационную способность (ОКС). Дается анализ литературы, а также приводятся собственные данные, полученные в результате крупных опытов, моделирующих отбор и раннюю диагностику роста растений, древостоев и потомства. Представлены расчеты наследуемости высоты на потомстве в 3–18-летнем возрасте, полученном от 910 деревьев, растущих на семенных участках и имеющих возраст 20–26 лет. Продемонстрированы последствия теоретических заблуждений в лесоведении, лесоводстве и таксации леса. Приведены новые правила в лесной селекции для плантационного выращивания.

Книга адресована лесоведам, селекционерам и генетикам, занимающимся выведением промышленных сортов лесных пород и выращиванием лесов.

Издание доступно на сайте ПГНИУ, на персональной страничке преподавателей: Internet Explorer [www.psu.ru](http://www.psu.ru) »personalnye-stranitsy-prepodavatelej/r/.

УДК 582.47: 630\*232.1: 630\*165: 630\*5 (470.53)

ББК 443.813 – 4 (2Рос – 4 Пер)

Издается по решению ученого совета Естественнонаучного института  
Пермского государственного национального исследовательского университета

*Рецензенты:*

**Ю. Н. Исаков** — д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник Научн.-исслед. ин-та лесной генетики и селекции;

**В. В. Тараканов** — д-р с.-х. наук, директор Западно-Сибирского филиала Ин-та леса им. В.Н.Сукачева СО РАН

---

*Научное издание*

**Рогозин Михаил Владимирович**

Издается в авторской редакции

Подписано в печать 07.06.2013. Формат 60x84/16. Усл. печ. л. 11,63

Редакционно-издательский отдел Пермского государственного национального  
исследовательского университета. 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Типография Пермского государственного национального исследовательского университета  
614990, Пермь, ул. Букирева, 15

ISBN 978-5-7944-2148-4

© М. В. Рогозин, 2013

© Пермский государственный национальный  
исследовательский университет, 2013

## О г л а в л е н и е

ВЕДЕНИЕ .....	5
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ .....	9
1.1 Ареал, популяции и сохранение генофонда сосны и ели .....	9
1.2 Развитие отдельных деревьев и ранняя диагностика их роста ....	16
1.3 Развитие древостоев .....	20
1.4 Краткая история лесной селекции в России .....	35
1.5 Результаты селекции: плюсовой, индивидуальной и селекции ценопопуляций .....	38
1.6 Наследуемость признаков и перспективы селекции хвойных .....	48
2. ОБЪЕКТЫ, ОБЪЕМЫ РАБОТ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ	57
2.1 Объекты и объемы исследований .....	57
2.2 Исходный материал для селекции сосны .....	58
2.3 Планирование объема выборки в испытаниях потомства .....	63
2.4 Технология многообъемных испытаний потомства .....	70
2.5 Методы исследования и анализа данных .....	71
3. РАЗВИТИЕ ДЕРЕВЬЕВ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР .....	73
3.1 Развитие деревьев в культурах сосны .....	73
3.2 Краткие сведения о развитии деревьев в культурах ели .....	78
4. СЕМЕНОШЕНИЕ СОСНЫ И РОСТ САЖЕНЦЕВ .....	83
4.1 Дискретность семеношения на постоянных семенных участках ...	83
4.2 Качество семян у матерей с разным выходом семян из шишек .....	89
4.3 Семеношение матерей и рост потомства в 3–6 лет .....	94
4.4 Величина шишек, масса семени и рост потомства до 18 лет .....	100
4.5 Влияние окраски семян на рост потомства .....	107
4.6 Окраска и время прорастания семян .....	111
5. СЕЛЕКЦИЯ В ИСКУССТВЕННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ .....	113
5.1 О конкуренции, эпигенетике и онтогенезе древостоев .....	113
5.2 Выбор системы селекции для плантационного выращивания .....	116
5.3 Достоверность показателей коэффициента наследуемости .....	119
5.4 Наследуемость высоты в возрасте потомства 3-18 лет .....	121
5.5 Когда возможен ранний отбор полусибовых семей сосны .....	132

6.	ОТБОР НА ОБЩУЮ КОМБИНАЦИОННУЮ СПОСОБНОСТЬ	134
6.1	Рост семей от одного урожая семян в разных условиях	134
6.2	ОКС и рост потомства от урожаяев разных лет	136
6.3	ОКС и морфотип лучших матерей Очерского ПЛСУ	138
6.4	ОКС матерей Нижне-Курьинского ПЛСУ	139
6.5	Морфотип лучших матерей Нижне-Курьинского ПЛСУ	144
6.6	Лесоводственный и генетический выигрыш использования семян сосны, получаемых на ПЛСУ	146
7.	ВЫВОДЫ, ПЕРСПЕКТИВЫ И УРОКИ ИЗ ИСТОРИИ	150
7.1	Выводы и их обсуждение	150
7.2	Рекомендации для рабочих программ лесной селекции	158
7.3	Уроки истории лесной селекции	160
	ЛИТЕРАТУРА	169

## ВВЕДЕНИЕ

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 уже второе столетие. Хвойные леса, что остались здесь в обжитых районах, низкопродуктивны и их запасы снизились настолько, что рубить их стало нерентабельно (Шутов, 2011). 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 частные и эмпирические решения технологий выращивания и ухода 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 посадочного материала с совершенно особенными технологическими свойствами, а именно, с интенсивным ростом в условиях *слабой* конкуренции. Т. е. современная эволюция хвойных, направляемая человеком, не увязывается 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; Проскураков, 1981; Бузыкин и др., 1983; Маслаков, 1984; Мартынов, 2010), но причины такого группового размещения неясны.

Хвойные виды на территории России изучались в основном в плане изменчивости в пределах ареала вида (Правдин, 1964, 1975), или на значительной его части (Мамаев, 1970; Милютин, 1985; Попов, 2005; Черепнин, 1980). Есть продуктивные попытки выяснения истории расселения хвойных в голоцене (Санников и др., 2012) и выяснения границ их популяций (Санников и др., 1997; Путенихин, 2000; Видякин, 2004). Вместе с тем мало изучены аспекты их современной эволюции, а именно, два ее направления: естественная эволюция и эволюция искусственная, инициированная антропогенным вмешательством в биогеоценозы рубками, а также селекцией.

Вполне очевидно, что направляемая человеком эволюция хвойных и ее аспект «селекция» будут эффективны при использовании закономерностей естественной эволюции. Цикл смены поколений у хвойных составляет десятки лет и на первом этапе желательно выяснить изменения хотя бы в первом поколении. В этом плане результаты в селекции хвойных могут быть очень интересны. Однако мы столкнулись с недостаточной их репрезентативностью и с отсутствием ответов на вопросы, вскрывающие механизмы естественного отбора. Было понятно, что тенденции эволюции могут быть обнаружены только на больших выборках, позволяющих обнаружить слабые связи. Мы не ждали корреляций даже среднего уровня, так как понимали, что они давно уже использованы естественной эволюцией. Поэтому для доказательства достоверности слабых связей между

родителями и потомством мы стремились использовать выборки большого объема. При планировании всего эксперимента и его частных методик это привело к разработке оригинальной технологии многообъемных испытаний потомства древесных растений в сочетании с минимизацией числа испытываемых растений в каждом из потомств (Рогозин, Разин, 2012-а).

Онтогенез хвойных растений можно рассматривать 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 древостоев.

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 насаждениями.

Таким образом, исследования 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.

**Цели исследования** заключались в выяснении закономерностей развития деревьев и древостоев в онтогенезе и выявлении тенденций эволюции при разных методах искусственного отбора в ценопопуляциях *Pinus sylvestris* (L.) (сосна обыкновенная, далее сосна) в Пермском крае. Для достижения намеченных целей 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. Выяснить минимальный возраст оценки скорости роста у потомства отдельных деревьев (семей) и потомства ценопопуляций сосны.

4. Предложить пути использования обнаруженных закономерностей в лесной селекции и семеноводстве при создании древостоев сосны с заданными полезными свойствами.

#### **Научная новизна.**

1. Выяснено, что снижение плотности лесных культур повышает соответствие размеров растений в молодом (4–10 лет) и более старшем возрасте (29–40 лет), что позволяет проводить отбор деревьев-лидеров в плантационных культурах начиная с 4-5-летнего возраста.

2. Впервые показана возможность ранней диагностики роста потомства с отбором лучших популяций по оценкам роста их потомства начиная с 4 лет,



а лидеров среди семей – с 8 лет с достаточной для таких первых оценок надежностью.

3. На массовом материале доказано отсутствие наследуемости роста в высоту и, в связи с этим, несостоятельность идеи массового отбора (плюсовой селекции) у сосны обыкновенной.

**Практическая значимость исследований.** После изучения общей комбинационной способности сосны по 2-5 урожаям выделено 37 «предэлитных» деревьев. Результаты работ используются в учебном процессе кафедры биогеоценологии и охраны природы ПГНИУ и кафедры лесоводства и ландшафтной архитектуры ПГСХА в дисциплинах «Лесоведение» и «Селекция растений». Для плантационного выращивания предложена непрерывная инновация результатов селекции сосны, с повышением продуктивности выращиваемых из улучшенных семян промышленных плантаций на первом этапе до 10% и далее до 15%.

**Благодарности.** Считаю своим долгом выразить благодарность Ю.Н. Исакову за инициацию множества идей и рабочих гипотез, Г.С.Разину и А.М.Голикову за обсуждение проблем развития древостоев, которые в значительной мере определили направления настоящих исследований.

В проведении полевых работ при закладке опытных питомников и культур в 1989-2006 гг. значительную помощь оказывали директора, главные лесничие, лесничие и мастера леса Закамского (Горбачев В.С., Фильченков Ю.И., Сретенский А.В) и Пермского лесхозов (Чирков Л.Ф), Очерского, Рождественского и Юго-Камского лесничеств (В.И.Богатырев, Н.П.Ширинкин, Л.В.Воробьева, Т.Р.Шардакова), сотрудники аппарата управления Пермскими лесами и лесоустроительной экспедиции Пермского края за долгие 30 лет – В.А.Шимкевич, Н.А.Боровиков, В.В.Балков, М.А.Данилов, В.В.Груздев, Е.Э. Морозов, М.Л. Чикун, В.В.Нечаев.

Автор благодарен своим помощникам в сборе и обработке полевых материалов – коллегам по работе и сотрудникам ЕНИ ПГУ А.В.Демшину, А.Ю.Запорову, А.В.Жекину, Л.В.Кувшинской, Н.В.Жекиной.

В период подготовки рукописи ценные замечания были получены от д. б. наук проф. В.А.Верещагиной, д. б. наук проф. Ильминских Н.Г, д. с./х. наук Тараканова В.В.

Всем им – моя искренняя признательность.

В работе использованы результаты инициативных исследований автора 1977-2012 гг. и НИР «Формирование постоянной лесосеменной базы для плантационного выращивания хвойных в Пермской области/Отчет о НИР (заключительный) для Министерства лесного хозяйства РСФСР. Рук. М.В.Рогозин. Пермский ун-т. Пермь, 1991.– 67 с». Отчет депонирован в ВИНТИ. Инв. № 0291 0038970.

# 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

## 1.1. Ареал, популяции и сохранение генофонда сосны и ели

В России наиболее ценными хвойными породами для промышленного выращивания являются сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* (L.) и виды рода *Picea*, главным образом ель европейская *P. abies* (L.) Karst. и ель сибирская *P. obovata* Ledeb с их многообразными переходными формами, часто называемыми елью гибридной или финской (Правдин, 1975; Дыренков, 1984). Во многом процессы естественной эволюции и отбора у этих видов семейства *Pinaceae*, могут быть сходными и поэтому анализ их онтогенеза и селекции целесообразно проводить совместно.

Сосна обыкновенная чрезвычайно пластична и занимает самый широкий спектр экологических ниш из лесных пород, способна селиться на крайне обедненных и контрастных по влажности субстратах – от горных пород и сухих песков до сфагновых болот, где она не встречает конкуренции со стороны других видов. Будучи малотребовательна к почвенным условиям, являясь «двойным ксерофитом», обладая устойчивостью к заморозкам и способностью к быстрому расселению, она превосходно справляется с ролью «пионера» на лишенных растительности территориях, и в то же время выступает в роли лесообразователя, занимая преимущественно песчаные и супесчаные почвы (Морозов, 1980; Бобров, 1978; Булыгин, 1991). Она светолюбива и конкурирует с елью только на богатых и влажных суглинистых почвах, чувствительна к избыточной засоленности и мерзлотности почв. Благодаря этим особенностям сосна широко расселилась по территории Евразии, характеризуясь самым большим среди лесообразующих видов ареалом, размещенным в пределах 37-70° с.ш. и 7-126° в.д., в котором подавляющая часть сосновых лесов произрастает на территории России (Морозов, 1931; Шиманюк, 1964; Правдин, 1964).

Ареал видов рода *Picea*, главным образом *P. abies* (L.) Karst. и *P. obovata* Ledeb. с их переходными формами (*P. fennica*, *P. edioxima*, *P. uralensis* и т.д.) занимает до половины площади европейского субконтинента или около 5.7 млн. км<sup>2</sup> (Сукачев, 1934, 1964; Толмачев, 1954; Rubner, 1956; Правдин, 1975; Spragg, Barnes, 1980; Дыренков, 1984).

Лесосеменное районирование сосны обыкновенной, ели европейской, сибирской и финской было разработано в 1979 г. и в пределах бывшего СССР были выделены лесосеменные районы, при этом для ели гибридной специальных районов не выделялось (Лесосеменное..., 1982).

В пределах ареалов систематики и биогеографы выделяют различные географически приуроченные внутривидовые подразделения. Основателем биогеографического подхода к проблеме вида считают С.И.Коржинского (1892). Представление о популяции появилось в работах начала XX века,

рассматривавших поведение признака в группах особей, понимаемых как бесконечные и изолированные друг от друга совокупности (менделевские популяции), внутри которых осуществляется панмиксия (Hardy, 1908; Haidane, 1927; Fisher, 1930; Wright, 1951). В работе С.С.Четверикова (1926) популяция рассматривалась как эволюционная единица, которая генетически гетерогенна в связи с возникающими, преимущественно рецессивными и поэтому скрытыми от действия естественного отбора мутациями, где впервые были указаны факторы эволюции: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и естественный отбор. Эта работа инициировала развитие популяционной генетики и учения о микроэволюции (Stebbins, 1950; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Шмальгаузен, 1968; Майр, 1974).

В ботанике понятие о популяции сформировалось в работах эколого-генетического направления (Turgesson, 1922а,в, 1931; Clausen, 1951; Синская, 1948, 1963; Розанова, 1946; Завадский, 1968), в которых была выявлена ведущая роль естественного отбора и сформулированы представления о местной популяции и экотипах. В работах фитоценологического направления был выделен раздел о популяциях в сообществе растений (Работнов, 1983; Злобин, 1984; Любарский, 1976; Марков, 1986; Смирнова, 1987 и др.), с введением понятия о ценопопуляции. «Ценоценовая популяция вида включает в себя все особи данного вида в пределах ценоза независимо от их фенотипического состояния, экологических и генотипических особенностей» (Петровский, 1961). То есть ценопопуляция – это совокупность особей данного вида в границах одного фитоценоза, занимающего определённый тип условий местообитания (ТУМ). Именно в этом ключе применительно к рассматриваемым здесь видам нами решался вопрос изучения популяций, в которых ценопопуляции всегда имеют меньшие размеры, занимая лишь часть их популяционных полей. Этот термин наиболее адекватен для древостоев культур и постоянных лесосеменных участков (ПЛСУ), а применительно к естественным насаждениям мы использовали термин «происхождение», так как под ним понимались близкие по структуре ценопопуляции в пределах, например, одного лесничества.

Существует несколько определений популяции. В общем виде популяция определена как основная единица существования, приспособления и эволюции вида (Завадский, 1968). «Популяция – форма существования вида, обладающая всеми необходимыми условиями для самостоятельного существования и развития в течение неограниченно длительного промежутка времени и способная приспособительно реагировать на изменение внешней среды» (Шварц, 1971, с. 487). «Под популяцией понимается совокупность особей определённого вида, в течение большого числа поколений населяющая определённое пространство, внутри

которого осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции» (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, с.40). «Популяция – это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и собственное экологическое гиперпространство...» (Яблоков, 1987, с. 150.).

Различия в определениях связаны с тем, что популяцию изучают генетики, экологи, эволюционисты, используя разные подходы, а возникающие разногласия вызваны сложной структурой вида и исследователи придают разную значимость уровням иерархии. По мнению А.В.Яблокова (1987) эти споры бесконечны, если подходить к определению только с экологической или только с генетической точек зрения.

Объем популяции лимитируется возможностями поликросса. Ряд исследователей считает, что она мала и не превышает 1,5 га (Stern, 1972; Stern, Gregorius, 1972; Санников и др., 1976; Санников, Гришина, 1979), по мнению других она велика и составляет тысячи гектаров (Мамаев, 1970; Koski, 1970; Sarvas, 1970; Мамаев, Семериков, 1981; Семериков, 1981, 1986).

Первая точка зрения основана на дальности эффективного распространения пыльцы и семян. Так, у ели европейской и ели Шренка это расстояние не превышает 50–70 м (Дылис, 1948, Langner, 1953; Wright, 1955); у сосны обыкновенной основная масса пыльцы в насаждении распространяется в пределах 30–35 м (Stern, Gregorius, 1972; Санников, Гришина, 1979; Ефимов, 1997; Koski, 1970), а семена распространяется на расстояние до 250–300 м и лишь единичные семена встречаются на расстоянии 500 м (Санников, 1992). Поэтому и границы элементарной популяции гипотетически могут определяться радиусом эффективного разлета пыльцы, равным 50–70 м. В качестве центров элементарных популяций предлагалось принимать сгущение плотности в древостоях с границами в зонах разрежений (Санников и др., 1976).

Согласно второй точки зрения объём популяции может быть очень большим, так как пыльца за счёт конвекционных потоков образует пыльцевое облако на высоте 200–250 м и разносится до 600 км (Koski, 1970). И.В.Петрова и С.Н.Санников (1996) отмечали массовый занос пыльцы сосны в мае 1963 г. в г. Свердловск из Курганской области, с расстояния 300 км.

Для локализации границ популяций необходимы детальные исследования с использованием фенетических и биохимических признаков, изучении ее структуры с нахождением признаков с низким уровнем эндогенной (внутрикронной) изменчивости и высоким – индивидуальной изменчивости. Такие признаки могут использоваться для характеристики популяционной структуры в масштабе ареала вида; в качестве генетически

маркерных признаков (фенов) возможны признаки генеративных органов. При таком подходе на Урале для сосны были выделены 5 групп популяций, а в их пределах - 16 популяций (Мамаев, 1970, 1972).

Фенетическое направление получило развитие в работах Л.Ф.Семерикова (1986), Л.И.Милютин (1985), А.И. Видякина (1991, 1995, 2004), В.П. Путенихина (2000). Размеры популяции в непрерывном ареале оцениваются в сотни тысяч гектаров (Мамаев, 1970; Видякин, 1999; Милютин 1988), однако ареал лиственницы Сукачева на Урале оказался дизъюнктивен и представлен ее колониями, с площадью всего несколько сотен га (Путенихин, 2000). На востоке Европейской части России на основе морфофенотипического анализа признаков шишек, семян и соотношений их линейных размеров (Видякин, 1991, 1995) выделены границы популяций для сосны обыкновенной (Видякин, 1999, 2004).

Популяционная структура хвойных представляет собой систему иерархически соподчинённых внутривидовых элементов. Она состоит из популяций, групп популяций, миграционных зон. Так, у сосны обыкновенной на востоке Европейской части России имеется 15 групп популяций и 4 миграционные зоны, а в пределах Кировской области имеется 17 популяций. Популяции располагается в границах физико-географического района и объединяются в группы, занимающие крупные формы рельефа: возвышенности, низменности, равнины, долины крупных рек. Смежные популяции объединяются в миграционные зоны. Ширина границ между популяциями около 20 км. При этом «фены» не адаптивны, но маркируют популяции и их комплексы (Видякин, 1999, 2004).

Исследования генетической структуры популяций с использованием анализа аллозимов подтвердили проведенные на морфофенетическом уровне разделение их ареала на иерархические внутривидовые элементы (Пчелин, 1998; Путенихин, 2000; Политов, 2007; Милютин и др., 2009). Изучение электрофоретической изменчивости первичных генных продуктов – ферментов и белков максимально "приближает к гену" (Глотов, 1983). По ним оценивают долю полиморфных локусов, среднее число аллелей на локус, наблюдаемую и ожидаемую гетерозиготность, степень генетической дифференциации выборок (Левонтин, 1978). Сосна обыкновенная в этом отношении – самая полиморфная из всех пород России (Алтухов и др, 1989; Янбаев и др., 1989; Семериков и др., 1998).

Оценка степени генетической дивергенции позволяет рассчитать критерии, по которым возможен объективный анализ о степени расхождения исследуемых выборок в генетическом отношении. Так, дистанция между «неустоявшимися» видами с неполной репродуктивной изоляцией составляет около 0,100 (Гончаренко и др., 1998) и пропорциональна их удаленности (Шурхал и др., 1989; Семериков и др., 1993; Санников и др., 1997). Критерием выделения природных популяций принято считать

существенные генетические различия между ними, для чего используется метод изоферментного анализа, позволяющий на информации о частотах аллелей оценить степень внутри- и межпопуляционной дифференциации. Исследования с помощью данного метода показали, что природные популяции ели в Республике Беларусь, Карелии и Средней Сибири находятся в равновесном состоянии и соотношение генотипов не отличается от ожидаемого в соответствии с законом Харди-Вайнберга (Ильинцев, 1998; Милютин и др., 2009). Популяции характеризуются слабой межпопуляционной дифференциацией и ее низкая степень у ели европейской и сибирской обусловлена тем, что большая часть изменчивости распределяется внутри популяций (97.3–98.1%). В странах Западной Европы у сосны обыкновенной и ели европейской 95–98% аллозимной изменчивости также обусловлена внутривнутрипопуляционной дифференциацией и только 2-5% – межпопуляционной (Bergmann, 1974; Lundkvist, Rudin, 1977).

Исследования по сосне обыкновенной в России в большей части ее ареала на Русской равнине и Западной Сибири выявили низкую генетическую дифференциацию равнинных популяций при существенных ее различиях у суходольных и болотных популяций и неоднородности горных популяций на Южном Урале и Карпатах, что, очевидно, вызвано их значительной экологической гетерогенностью (Семериков, 1991; Семериков и др., 1993; Петрова, Санников, 1996; Милютин и др., 2009).

В контрастных типах леса (сосняк лишайниковый и багульниковый), произрастающих на расстоянии друг от друга всего в 12 км, также были выявлены существенные различия по целому ряду генетических параметров (Белоконь и др., 2004) и из 24 изученных локусов в шести наблюдалась достоверная гетерогенность аллельных частот и существенно различались значения средних гетерозиготностей ( $H_o = 0.159 \pm 0.037$  и  $H_o = 0.208 \pm 0.043$ ).

Однако в большинстве перечисленных работ показано, что в пределах географического района смежные популяции генетически однородны и их низкая генетическая дифференциация (за исключением популяций из контрастных условий) объяснима слабой пространственной изоляцией и результатом стабилизирующего (балансирующего) отбора (Политов, 2007). Вместе с тем их однородность в различных типах лесорастительных условий не согласуется с данными о различном росте потомств географически удаленных популяций (Молотков и др., 1982;) и эдафических экотипов (Голиков, 2010, 2011). В отличие от ранее принятого взгляда на популяцию как на элементарную эволюционную единицу вида (Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973), в настоящее время популяции древесных видов рассматривают как сложную систему, состоящую из микропопуляций, субпопуляций и изопопуляций (Wright, 1951; Хохрин, 1977; Голиков, 2011). Предложенная концепция генетической устойчивости популяционных систем (Алтухов и др., 1989) раскрывает механизм постоянства



генетического разнообразия в популяциях, который удерживается благодаря тому, что популяция взаимно уравновешивает его понижения и повышения в своих структурных компонентах и действие естественного отбора не приводит к их эволюции.

В связи с этим у хвойных особый интерес представляет явление диссимметрии (Хохрин, 1975; Бакшаева, 1971; Голиков, 2011; Гольданский и др., 1986; Golikov, 1989). Наиболее весомый вклад в ее изучение внес А.В.Хохрин (1977). Он выделил новую изменчивость – диссимметрическую, обусловленную левизной-правизной филлотаксиса, которая проявляется на морфологическом уровне в строении побегов и шишек. Она включает в себя явление энантиоморфизма, под которым понимается существование в популяциях правых и левых форм, которые различаются по направлению на стволе винтовой спирали крепления хвои. Поэтому любая популяция двойственна и состоит из левых и правых изопопуляций–двойников. Предложена гипотеза об их полигенном наследовании с кодоминированием и материнским эффектом. Выделены шесть морфотипов, коррелирующих с быстротой роста и урожайностью (Хохрин, 1977).

В соответствии с вышеизложенным можно полагать, что при вовлечении древесных видов в селекцию в качестве эволюционной единицы может выступать некоторая группа растений, изолированная от других особей вида какими-либо барьерами. Искусственные ценопопуляции древесных растений (географические, популяционные и испытательные культуры, ЛСП и ПЛСУ) рассматриваются и как объекты селекции (Шутяев, 1992). Вполне очевидно, что такие объекты, а также естественные ценопопуляции отражают биоразнообразие вида и должны быть сохранены (Мамаев и др., 1984; Мамаев, Махнев, 1996; Примак, 2002).

Рассматривая состояние лесов в Европейской части России, И.В.Шутов (2011) приводит данные о сокращении площади хвойных лесов за период с 1931 по 1999 гг. в таких областях как Вологодская с 90 до 55%, в Пермской с 90 до 60%, в Вятской с 71 до 55%, в Костромской с 70 до 48%. Причем запасы поступающих в рубку лесов в северных лесах снизились настолько, что рубить их стало нерентабельно. Положение настолько серьезно, что рассматриваются варианты вовлечения в рубку даже средневозрастных насаждений для покрытия дефицита хвойной древесины, остро ощущаемой целлюлозно-бумажными комбинатами (Шутов, 2011). Положение усугубляется ежегодно и расчетная лесосека по хвойному хозяйству, например, в Пермском крае на 2008 год и далее впервые преодолела отметку в 50% и в использовании лесных ресурсов край стал лиственным, а не хвойным (Лесной план..., 2008).

В недалеком прошлом (Воропанов, 1950; Юргенсон, 1958; Чертовской, 1978; Дыренков, 1984) еще встречались обширные массивы нетронутых лесов во многих районах европейской части России. В последние

десятилетия леса испытывают здесь негативные последствия колебаний климата (Ковалев, Феськов, 2002) с массовым усыханием еловых лесов на более чем 1,6 млн. га (Ковалев, 2002; Чупров, 2008) и сильнейший антропогенный пресс, вызванный дефицитом древесины (Шутов, 2011), который приводит к повышению интенсивности и нарушениям правил рубок ухода (проходных рубок) и распространению заболевания корневой губкой после таких «рубков дохода» (Битков, 2008; Ковалев, Феськов, 2002).

Сохранение генетических ресурсов сосны (Рогозин и др., 2002) и ели (Рогозин, 1998-б; Рогозин и др., 2005) в Пермском крае вызывает тревогу. Лесные генетические резерваты (ЛГР), выделенные ранее во многих субъектах РФ (Положение..., 1982) с введением Лесного кодекса (2006) уже не защищались законом, как и многие другие объекты единого генетико-селекционного комплекса (ЕГСК). Поэтому для каждой из лесных пород Пермского края вначале было обосновано минимальное количество ЛГР (Рогозин и др., 2007), а наиболее выдающиеся предлагалось (Рогозин, 2006) сразу выделить в особо охраняемые природные территории (ООПТ). Это рассматривалось как превентивная мера для сохранения ценных популяций древесных пород в Пермском крае, в том числе и ценопопуляций культур Теплоуховых (Рогозин, 2008), которые наиболее важны в селекции ели и инновационном семеноводстве (Рогозин, Жекин, 2010).

Анализ существующих ООПТ в Пермском крае показал (Лесной план..., 2008; Рогозин, Жекина, 2010), что популяции сосны обыкновенной сохраняются на ООПТ в 14 районах. При отсутствии компактных территорий продуктивных сосняков с нормативной площадью (500 га и более) для сохранения их уникальных популяций допустимы и меньшие площади (от 100 га). Эти территории добавляют для сосны еще 8 районов и ее генетические ресурсы оказываются защищены всего в 23 районах и 20 лесничествах или примерно на половине территории края.

Популяции главной по значимости хвойной породы края – ели гибридной сохраняются в соответствии с нормативами (Положение..., 1982) на ООПТ только в 6 районах края. Для сохранения ее уникальных популяций также можно использовать ООПТ с площадью от 101 до 500 га; они добавляют для ели еще три района и ее генетические ресурсы оказываются защищенными всего в 9 районах или примерно на 1/5 территории края. При этом в интенсивно эксплуатирующих ее ресурсы северных районах как раз и нет надлежащего их сохранения.

Для сохранения биоразнообразия нами предложено дополнительно выделить ООПТ категории «природные резерваты лесообразующих пород» в количестве до 40-60 шт. на общей площади примерно 40 тыс. га (Лесной план..., 2008). Однако данное обоснованное расчетами предложение наталкивается на сильнейшее противодействие, так как ограничивает заготовки древесины. Это вполне в русле недалновидной лесной политики

и отвечает характеру истощительного пользования лесом, которые привели к тому, что в России почти не осталось крупных площадей с продуктивными массивами хвойных лесов (Шутов, 2011).

## **1.2. Развитие отдельных деревьев и ранняя диагностика их роста**

Прогноз возможных размеров растений в будущем по их размерам в молодом возрасте называют ранней диагностикой быстроты роста (Шеверножук, 1980). Прогноз же таксационных показателей древостоя называется ходом роста и представлен множеством таблиц для основных лесообразующих пород, классифицированных по множеству входных данных: классам бонитета, лесорастительным условиям, зонам и регионам (Верхунов, Черных, 2007; Швиденко и др., 2008). Для правильного выращивания леса нужны совпадения оценок продуктивности, полученные на этапе индивидуального роста и в древостоях. Для этого должны быть вскрыты биологический механизм и законы развития растений в древостое, стратегия и тактика онтогенеза в конкретных условиях (Романовский, 1995).

Вопрос ранней диагностики роста возникает на всех этапах выращивания леса. Отбор лучших по развитию растений практикуется давно и в нем, казалось бы, все ясно. Однако при выращивании дендроценозов растения десятилетиями испытывают конкурентное давление соседей. Это давление динамично и меняется с возрастом; с возрастом меняется и реакция растения на это давление. При изучении срубленных моделей исследователи выделяют различные типы роста деревьев (Эйтинген, 1962; Котов и др., 1977) и типы онтогенеза древостоев (Кравченко, 1971). В общем виде таких типов роста насчитывается до 10, например: медленный в раннем возрасте, затем усиленный; средний, затем медленный и вновь средний; средний, затем усиленный и другие сочетания.

В исследованиях Г.Р.Эйтингена (1918, 1962) в молодняках сосны на сотнях моделей были обнаружены настолько разнообразные линии роста, что иногда даже самые медленно растущие модели оказывались лидерами по приросту спустя 20 лет. Это весьма импонировало идеологии 1920-х годов, когда управление советским государством осваивали люди рабоче-крестьянского происхождения. Однако по работам Г.Р. Эйтингена невозможно было понять, насколько часто происходят такие резкие изменения в интенсивности роста. Казалось бы, надежность ранней диагностики определяется просто: модели разделяют на 2 ранга по росту в раннем возрасте – на быстро- и медленно растущие и спустя время фиксируют, сколько из них сохранили свой ранг. Можно ввести и большее число рангов (например, 5 «классов Кафта»), но ответ должен быть об их сохранении. Если бы по данным из работ Г.Р. Эйтингена такое разделение

было можно было сделать, то мы давно уже имели бы ясный ответ на вопрос о надежности ранних оценок (Рогозин и др., 1986).

В обзорах по ранней диагностике роста в лесной селекции (Шеверножук, 1980; Рогозин и др., 1986) констатируется, что ряд исследователей в Западной Европе пришли к выводу о том, что медленнорастущие в молодости потомства в дальнейшем, самое позднее через 28 лет, перегоняли быстрорастущие; с возрастом ослабевают и влияние лесотипологического происхождения семян на рост молодняков (Рубцов, Смирнова, 1976). В связи с проблематичностью раннего отбора продуктивных растений по прямым признакам предлагалось находить методы диагностики по косвенным скоррелированным признакам (Шеверножук, 1980). Однако надежды на них часто не оправдываются, так как многие признаки являются простым следствием интенсивного роста (Мамаев, 1972; Молотков и др., 1982).

В первые годы жизни на рост растений в основном влияют экологические факторы и эффекты материнского дерева, в особенности масса семени (Рубцов, Рубцов, 1975; Роне, 1980), наблюдается интенсивная смена рангового положения высот растений в возрастном ряду (Маслаков, 1980). Далее увеличивается влияние генетических факторов, наследуемость повышается (Раманаускас, Андриушкявичене 1981), рост изучаемых растений стабилизируется и становится возможной оценка генетической обусловленности роста в возрасте 5-7 лет (Хиров, 1972; Орленко, 1974; Schrum at al., 1975; Пааль, 1981; Маслаков, 1984; Данусявичюс и др., 1986; Ефимов, 1987; Барнишкис, 1986; Ворончихин и др., 1991; Ненюхин, 1997). Другие авторы отмечают стабилизацию роста после 10-15 лет и считают целесообразным начинать первые оценки скорости роста именно с этого возраста (Ромедер, Шенбах, 1962; Долголиков, 1974; Чудный, 1983; Биргелис, Рашаль, 1988; Пирагс и др., 1989; Мордась и др., 1998). В эти годы у сосны начинается период максимального роста, что и позволяет выделять лучшие потомства (Демиденко, Тараканов, 2008; Ефимов В.М. и др., 2010).

Рост деревьев в древостое за длительное время не остается постоянным. Деревья средних размеров неустойчивы, а наиболее постоянные ранги имеют самые толстые и самые тонкие деревья (Мошкалёв, 1957; Зейде, 1970; Дворецкий, 1966; Комин, 1970). Изучение роста у 365 модельных деревьев сосны в Поволжье показало (Котов и др. 1977), что от 10 до 80 лет сохранили темпы роста 46% высоких и 42% низких моделей. У средних моделей стабильность наблюдалась с 20 лет лишь у 35% деревьев.

Наиболее детальные исследования роста деревьев сосны в молодняках проведены Е.Л. Маслаковым (1980, 1981, 1984, 1999), в результате которых был открыт «ранговый закон роста» деревьев в древостое. Согласно этому закону деревья с самого раннего возраста (8-10 лет) растут, в основном соблюдая сложившиеся в этом возрасте исходные пропорции. Так, в

групповых посадках сосны корреляционное отношение между площадями сечения деревьев в 10 и 40 лет равно  $h = 0,88$ , а в 15 и 40 лет связь почти функциональна:  $h = 0,99$ . В других 15-летних культурах и в естественных молодняках такого же возраста деревья-лидеры определились уже в 5-7 летнем возрасте. Этот закон подтвердили исследования в республике Коми (Паутов, 1984). В культурах закон проявляется сильнее. Так, в естественных молодняках только 30% деревьев сохранили свои ранги по высоте, тогда как в культурах их было уже 57% (Куншуаков, 1983).

Давно известно позитивное влияние сортировки посадочного материала. Размеры сеянцев влияли на рост сосны до 20-летнего возраста и отбор лучших растений повышал рост культур до 10%. В дальнейшем влияние сортировки, по-видимому, перекрывается действием ценотических факторов и не было прослежено (Szymanski, 1979).

В селекции наиболее выгодны потомства со стабильным ростом. Ожидание появления семей с иными типами роста при испытании потомства позволит несколько увеличить в последующем число элитных деревьев, однако это увеличит и сроки оценки элитности. При сравнении оценок потомства у сосен элиотта и сосны желтой в возрасте в 10 и в 25-29 лет отмечается (Namkoong, Conkl, 1976; Squillace, Gansel, 1974), что короткий срок позволяет подвергнуть испытаниям больше семейств, что в свою очередь приводит к высокой интенсивности селекции и большему выигрышу.

Высокая эффективность ранней диагностики скорости роста была установлена в 20-летних испытаниях 135 семей сосны ладанной с интенсивным прореживанием (Lambeth и др, 1983). Корреляция между высотами семей в 5 лет и средними объемами деревьев в 20 лет составила в среднем 0,71. Есть и возражения против отбора семей в раннем возрасте. D. Lindgren (1984) полагает, что в Швеции сосн должна проходить испытание навалами снега, для чего необходима высота 2-4 метра.

По мнению ряда авторов (Картель, Манцевич, 1970; Куиндзиньш и др., 1972) оценка потомства в раннем (10-15 лет) возрасте имеет вероятностный характер и надежность ее неизвестна. Для снижения неопределенности оценки продуктивности потомства рекомендуется проводить в 20-30 лет (Ромедер, Шенбах, 1962; Роне, 1980; Основные положения..., 1994).

Ствол дерева сосны состоит из метамеров (годичных приростов в высоту), и каждый из них находится под контролем одного комплекса генов. Это даёт возможность изучать генетическую структуру сообщества на основе анализа изменчивости годовых приростов, не прибегая к изучению аллозимов (Драгавцев, 1974; Исаков, 1974; Драгавцев, Дьяков, 1982; Рыжкова, Исаков, 1984; Яковлева, 1984, 1985). Низкой изменчивостью и большим приростом в высоту обладают высокогетерозиготные растения (Духарев, 1980; Исаков, 1999). Считается, что они имеют селективное преимущество (Роне, 1980; Lundkvist, 1982; Старова, Янбаев, 1990) и что особи с низкой вариацией годового прироста имеют генетически

обусловленный быстрый рост в высоту, что даёт основание для их использования при отборе клонов сосны на ЛСП (Пааль, 1981; Исаков, 1999; Ненюхин, 1997). Это позволяет проводить анализ уровня гетерозиготности деревьев не прибегая к смене поколений (Крутовский и др., 1987).

Скорость роста в дискретном представлении тождественна годичным приростам (Маслаков, 1984). При ее исследовании целесообразно использовать отдельные приросты, либо их сумму за ряд лет, по которым деревья в фазе индивидуального роста (Маслаков, 1999) и клоны сосны имеют существенные различия (Бондаренко, 2001). При анализе роста древесных пород используется анализ временных рядов и методы математического моделирования (Карманова, 1976; Кофман, Кузьмичев 1981; Кофман, 1986). Предполагается, что тип роста дерева и его вегетативного потомства наследственно обусловлен (Роне, 1980) и дает информацию о его генетических характеристиках (Бондаренко, 2001).

Анализ метамеров может быть отнесен к части генетики, ныне определяемой как «эпигенетика» (Vanyushin, 1984) и которая связана с проблемой «наследственного осуществления» генетической программы в онтогенезе. Древесные растения являются удобными объектами в этом отношении, поскольку позволяют проводить анализ фенотипического эффекта на одной и той же генетической основе в течение многих лет (Драгавцев, Утемишева, 1975; Исаков, 1991; Isakov, 1998). Эпигенетика только развивается (Харченко, Глазко, 2006) и для нее нет основополагающего стержня – не разработана общая теория онтогенеза (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966; Шеверножук, 1980).

Все исследователи не отрицают необходимости выяснить критерии раннего отбора лучших происхождений и семей и признаки, по которым такой отбор возможен. «Очень дискуссионным» назван это вопрос в обзоре В.В.Тараканова (2003) и предприняты продуктивные попытки снизить возраст первых оценок роста у сосны до 10 лет. Так, в географических культурах сосны 1975 г., где были представлены 37 климатипов, оказалось, что если бы мы хотели гарантированно сохранить все 7 лучших в 30 лет популяций (19%), то в 10 лет нам пришлось бы сохранять 15 климатипов; при этом эффективность отбора у сосны по диаметру ствола оказалась явно ниже, чем по высоте (Ефимов и др., 2010).

В целом онтогенез дерева является нестационарным процессом (Хованов, 1969), что ограничивает использование стандартных статистических методов (Исаков, 1999). Следует отметить, что оценка клонов и материнских деревьев по метамерам высоты происходит в фазе индивидуального роста на открытых территориях, практически без конкурентного давления на растения. По-сути, оценивается рост отдельных разобщенных растений, тогда как для промышленных сортов нужна оценка их продуктивности в сомкнутых плотных сообществах – древостоях.



### 1.3. Развитие древостоев

При изучении закономерностей строения древостоев обнаружилось, что выдвинутые концепции постоянства и единства в строении насаждений (Третьяков, 1927; Тюрин, 1931) не являются универсальными и всеобщими, действуют лишь в узком диапазоне условий и поэтому оказались нужны не всеобщие, а дифференцированные по регионам нормативно-справочные материалы для таксации. В настоящее время отмечается отсутствие адекватных таблиц хода роста насаждений основных лесных пород, по которым возможны прогнозы развития насаждений (Верхунов, Черных, 2007). Еще раньше, в 1980-е годы, отмечалось, что в изучении причинных связей между приростом леса и окружающей средой сделаны лишь первые шаги (Антанайтис, Загреев, 1981, с. 70). Тогда уже была известна биогеофизическая теория и прогноз самоизреживания леса Г.Ф.Хильми с формулой, имеющей три биофизические составляющие: поглощаемую листьями солнечную энергию, норму расхода солнечной энергии на поддержание жизнедеятельности и норму расхода солнечной энергии на прирост единицы запаса (Хильми, 1957). Ее теоретическая обоснованность несомненна, но сложность определения входящих в нее величин делают бесполезным ее применение в моделях хода роста (Верхунов, Черных, 2007). В частности, поглощаемая солнечная энергия определяется фотосинтезирующей поверхностью листьев в пологе древостоя, которая теснее всего связана вначале с их массой и объемом и затем – с объемом крон, которые и производят древесину.

Лесная таксация детально изучает лесную продукцию и традиционно ее интересует главным образом запас древесины, который появляется в результате «работы» полога древостоя. Но эта производящая древесину субстанция менее всего интересовала таксаторов и рассчитывалась иногда в виде объема сучьев и в редких случаях в виде диаметров и объемов крон. По своему хозяйственному значению они стоят на последнем месте, но в биологическом смысле именно они – главные. Однако при изучении древесного прироста так вопрос даже не ставился; зависимость прироста древостоя от динамики объемов крон не изучалась и тема прироста рассматривалась даже без увязки с ходом роста древостоев. Отмечалось, что такая увязка крайне необходима (Антанайтис, Загреев, 1981, с. 187).

Разработанные в эти годы модели прогноза прироста древостоя имели лаг прогноза в 5 лет и обеспечивали точность  $\pm 5-8\%$  при вероятности 68% (Никитин, Швиденко, 1978). Они используются до сих пор и вполне удовлетворяют практику в отношении учета лесов, который не так давно еще корректировался лесоустройством раз в 10 лет (Багинский, 2011). Но если для учета лесов такой прогноз достаточен, то для лесовыращивания нужен прогноз на 50-70 лет, при котором ошибки предложенных в 1970-е годы

моделей возрастут до 50-80% и прогнозы по ним становятся неприемлемы. Далее лесная таксация была ориентирована на инвентаризацию лесов и прогнозные модели роста в ней не разрабатывались (Разин, 2010).

О лесе известно как сложном образовании природы, явлении физико-географическом и биологическом. Число сформулированных биоэкологами популяционных закономерностей по данным Н.Ф.Реймерса (1994, с. 79) очень высоко – до 20, а быть может, и значительно больше. Многие из них взаимодополняют друг друга. Так, «закон популяционного максимума Ю. Одума» конкретизируют «теория лимитов популяционной численности Х.Андреварты–Л.Бирча» и «теория биоценотической регуляции численности популяции К.Фридерихса» (по Реймерсу, 1994). В общем виде влияние численности популяции на ее продуктивность сформулировал А.А.Уранов (1965): «Наиболее доступный способ количественного выражения жизненности популяции вида состоит в определении количества органического вещества, производимого популяцией на единице территории за год. ...Она зависит от количества особей и возрастает при увеличении численности до некоторого предела – оптимальной численности и уменьшается при ее увеличении выше оптимальной».

В лесной таксации, лесоводстве и особенно в лесных культурах известны сотни работ, посвященных влиянию густоты на рост насаждений. Предпринимались попытки установить параметры оптимальной полноты и густоты в древесных сообществах теоретическими расчетами (Ипатов, 1966; Дылис, 1969; Ипатов, Тархова, 1975; Мартынов, 1976; Калинин, 1978; Галицкий, Комаров, 1979; Кофман, Кузьмичев, 1981; Стяжкин, 2005).

Первые русские «Опытные таблицы запаса и прироста нормальных насаждений» опубликовал в 1846 г. Варгас де Бедемар. Эти таблицы в новом издании в 1897 г. и далее М.М.Орловым (1897) были переименованы в «Таблицы хода роста» (ТХР) нормальных насаждений. В новом названии таблиц слова «ход роста» образовывали уже новое понятие, смысл которого подразумевал «движение» роста, то есть его динамику. В первоначальных таблицах Варгаса де Бедемара такого смысла не содержалось. Однако новое название сразу прижилось, по-видимому, из-за краткости и широкой смысловой нагрузки слов, а также и удобной аббревиатуры сокращения.

В Лесной вспомогательной книжке (Тюрин и др., 1944) насчитывалось уже 28 единиц ТХР. В справочнике (Козловский, Павлов, 1967) приведены 113 ТХР, классифицированных как сомкнутые, нормальные, нормально сомкнутые, высокополнотные, модальные. В книге В.В. Загреева (1978) указано, что им собрано очень большое число имеющихся ТХР: нормальных древостоев 370 единиц и модальных 104. Наконец, в последней книге-справочнике (Швиденко и др., 2008) приведено свыше 120 ТХР, где общие для страны таблицы имеют наименование «Ход роста полных (нормальных) древостоев», а региональные называются «Ход роста полных древостоев».

В соответствии с буквальным смыслом слов «ход роста» из данных таблиц следует, что до возраста естественной спелости древостои должны оставаться в указанном состоянии – предельно сомкнутом, полном, нормальном. Однако опыт таксации лесов убеждает, что это не так, доля их с возрастом уменьшается и в спелых лесах редко встречается полнота 1,0 и это давняя аксиома для таксаторов (Разин, 1965, 1979).

Снижение полноты и бонитета были обнаружены на 145 пробных площадях за 100 лет наблюдений в лесной опытной даче МСХА им. К.А.Тимирязева (Итоги экспериментальных...,1964). Оказалось, что за 50 последних лет меняли бонитет на 1 класс 39% древостоев, на  $\pm 1$  класс с возвратом класса – 21%, на 2 класса – 25%, на 3 класса – 5% и только 10 % древостоев сохраняли его. Далее из этих данных была сделана выборка из 85 сосняков с нынешним 2 классом бонитета (в 80 лет), прослежено их прошлое и выяснено, что 20 и 40 лет назад они относились к самым разным бонитетам – от 1б до 4 (Разин, 1967). Изменения за 60 лет были следующими: улучшали бонитет по десятилетиям 32,5%, ухудшали 58% и были стабильны всего 9,5% древостоев. Т. е. 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 меняется на 90%, причем каждое десятилетие (табл. 1)?

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 (Кофман, Гуревич, 2001). На этих же данных исследования В.В.Кузьмичева (1977) показали, что время достижения насаждениями максимальной сомкнутости и полноты определяется начальной густотой и характером размещения деревьев. Вызывает удивление, почему за 60 лет после выхода этого капитального труда (Итоги экспериментальных...,1964) никто детально не проанализировал причины упомянутых изменений в росте этих опытных насаждений. Некоторые ученые до сих пор убеждены, что типы роста явление достаточно редкое и

связано со структурой (двучленностью) почвы, генетическими особенностями насаждений и т.д. (Багинский, 2011). При этом как-то забылось, что бонитеты были введены М.М.Орловым для оценки добротности условий местообитания, причем по косвенному результату действия этих условий – по высоте древостоев. То есть прямая оценка условий питания и увлажнения была заменена их косвенной оценкой по средней высоте древостоя в каком-либо возрасте. Возникает вопрос – а как же тогда быть, если эта косвенная оценка неустойчива у 90% древостоев, причем с изменениями до  $\pm 40\%$  высоты или до  $\pm 3$  классов бонитета? То есть масштабы изменений весьма велики (Рогозин, Разин, 2012а).

Впервые об изменении линий роста древостоев сообщалось еще в начале 20 века Флюри и Гуттенбергом, ссылаясь на которых Н.В.Третьяковым приводится пример, когда ель в 50 лет на трех участках имела высоты 13,5; 16,5 и 19,5 м, а в возрасте спелости таксировалась одним классом бонитета (Третьяков, 1937). Однако данные факты не анализировались. Даже в обзоре по прогнозированию роста древостоев (Свалов, 1978) о причинах изменения хода роста упомянуто вскользь. По-видимому, причиной такого ухода от анализа неудобных фактов было стремление приспособить бонитеты М.М.Орлова для множества условий и пород и группировки древостоев при составлении ТХР. Тем не менее, далее все-таки сделан вывод о том, что изменения классов бонитета с возрастом показали несовершенство бонитетной шкалы М.М.Орлова и ее пригодность для таксации древостоев только в статике (Свалов, 1979).

Этот вывод ключевой в понимании сущности вопроса о прогнозировании роста древостоев, однако он был проигнорирован и непригодные для прогнозов как в будущее, так и в прошлое ряды древостоев, подобранные по статичным классам бонитета стали широко применять при составлении таблиц хода роста. Парадоксально, но именно для прогноза роста эти таблицы и составлялись (Рогозин, Разин, 2012а).

По-видимому, классы бонитета прижились из-за простоты их применения и при обсуждении вопроса их использования в таксации именно простота, а также инерция их применения перевесила все другие аргументы. Безусловно, для оценки производительности местообитаний нужны какие-то критерии. Вместо классов бонитета это может быть тип леса (Сукачев, 1964), а в современной унификации – тип условий местопроизрастания (ТУМ), который не меняется во времени и может служить основой для классификации и учета лесов (Уитикер, 1980; Разин, 2010).

Составление ТХР с разделением на варианты развития древостоев по текущей (Лебков, 1965) и по начальной густоте (Разин, 1966; Разин, 1977, 1988) оказалось более трудным, так как требовался поиск естественных рядов развития, которые были не нужны при составлении ТХР на бонитетной основе (Давидов, 1968). По-видимому, для лесной таксации

прогноз развития древостоев оказался не важен и не нужен, так как при очередном лесоустройстве запасы каждый раз уточняют; поэтому и ТХР, адекватно отражающие естественный ход роста и содержащие прогноз развития, но намного более трудные для разработки, оказались лесной таксации не нужны. И не случайно наша критика ТХР нормальных насаждений (Разин, 2010; Разин, Рогозин, 2011) и наша теория естественной возрастной динамики одноярусных древостоев (Разин, Рогозин, 2012-а) встретила со стороны именно таксаторов неприятие существа проблемы и критику с неадекватными сравнениями (Багинский, 2011; Семечкин, Зиганьшин, 2010) и нашу ответную критику на эти статьи (Рогозин, Разин, 2012-а, с. 193-194; Разин, Рогозин, 2012-б).

Причины появления разных типов роста древостоев селекционеры и генетики еще только начинают выяснять (Исаков, 1999; Голиков, 2010), хотя их генетическая обусловленность обсуждается уже давно (Кравченко, 1971; Кузьмичев, 1977; Котов и др., 1977). Типы роста учитывают в сортоиспытаниях как неизбежность и поэтому отодвигают к возрасту спелости окончательные сроки оценки элитности (Роне, 1980; Указания..., 2000). Однако отсрочка оценки еще не гарантирует ее точность и надежность.

Ученые-таксаторы первыми обнаружили типы роста естественных древостоев (Третьяков, 1937), изучили их разнообразие и методы выделения в натуре (Лебков, 1965, 1989; Давидов, 1977), которым дается следующее определение (Лесная энциклопедия, 1986, Т.2, с 452): «Тип роста древостоев – числовой показатель, характеризующий скорость и траекторию изменения таксационных показателей древостоя... Сводка вариантов типовых рядов роста представляет систему типов роста, которая охватывает и с заданной точностью моделирует все естественное разнообразие линий роста древостоев». В энциклопедии приведены 16 типовых рядов хода роста в высоту сосновых древостоев, охватывающих возраст от 10 до 160 лет.

Причины появления разных типов роста древостоев не были объяснены. Поэтому, несмотря на противоречия и дискуссии (Давидов, 1968; Свалов, 1978) было принято решение унифицировать разработку новых таблиц хода роста и составлять их по статичным таксационным показателям насаждений в разных возрастных периодах, с подбором возрастного ряда для ТХР в натуре по классам бонитета М.М.Орлова (Загреев, 1978; Никитин, Швиденко, 1978). В последующем эти таблицы и другие, появившиеся позднее и составленные на той же методической основе (т. е. статичной по существу), а также множество так называемых модальных таблиц, были собраны в справочник (Швиденко и др., 2008). Однако приведение этих моделей в систему (Швиденко и др., 2003) по-прежнему не позволяло рассматривать их как прогнозные модели динамики развития насаждений. Неадекватность этих таблиц отмечалась неоднократно, с объяснением причин появления различных типов роста древостоев, возникающих как

естественная реакция сообщества на задаваемый в начальный период развития параметр (начальную густоту), определяющий затем всю дальнейшую динамику их роста (Разин, 1967; Разин, 1979; Разин, Рогозин, 2012-а). «Реальные древостои растут совсем не так, как это показывают таблицы хода роста нормальных и модальных насаждений» (Кузьмичев, 1977, (по Семечкину, Зиганьшину, 2008). На отсутствие ТХР, правильно отражающих развитие древостоев, обращено внимание в последнем учебном пособии МарГТУ по лесной таксации: «...Рост конкретных древостоев происходит по иным закономерностям, чем это отражено в таблицах хода роста. Процессы саморегуляции лесных фитоценозов охарактеризованы пока недостаточно» (Верхунов, Черных, 2007, с. 304). Проф. В.К.Хлюстов (2011) прямо указывает, что действующие в каждом лесном районе местные таблицы хода роста, не отображают динамики роста конкретных насаждений; при этом автор особо отмечает, что классы бонитета не отображают и экологических условий произрастания лесов.

Отмеченные проблемы с классами бонитета и типами роста древостоев существует давно и вынуждает лесные науки искать чисто эмпирические пути решений для регламента той или иной технологии выращивания леса. В отсутствии общей теории каждая из наук ищет свои оптимальные параметры выращивания леса опытным путем, часто уходящим за пределы жизни ученого-исследователя. Появились работы по обобщению опыта искусственного выращивания леса (Мерзленко, 1972; Миронов, 1977; Писаренко, 1977; Прокопьев, 1981; Бабич, 1993; Чернов, 2008; Родин, 2005; Мерзленко, Бабич, 2011) и работы, развивающие идею выращивания хвойных на плантациях (Гаврилов, 1969; Шутов, 1985; Рябоконе, 1978, 1990; Плантационное..., 2007), однако по-прежнему нет работ, претендующих на обобщения, значимые для теории онтогенеза древостоев, которые могли бы быть использованы при выращивании леса и при рубках ухода. Частично вопрос решен для молодняков с открытием «рангового закона роста деревьев в древостое» (Маслаков, 1980). Однако неясно, как сохраняются ранги до возраста спелости и поэтому типы роста деревьев остаются в статусе гипотезы, причем без ответа на ключевой вопрос: какой процент молодых деревьев сохранили свои ранги до спелого возраста. По существу, сейчас непонятно, как же развивается древостой после 30-40 лет, так как только до этого возраста прослежено изменение рангов роста (Маслаков, 1980; Паутов, 1984; Бондаренко, 2001; Бузыкин и др., 1985; Демиденко, Тараканов, 2008; Ефимов В.М. и др., 2010; Кузьмина, Кузьмин, 2010).

Тот или иной тип роста считать внутренним свойством дерева (именно так он и предстает перед исследователем при изучении ствола) в полной мере нет оснований до тех пор, пока не определено влияние конкуренции и эдафических условий как по отношению к отдельному дереву, так и по отношению к древостою в целом. Во многих работах показана возможность



изучения генетической структуры сообщества растений на основе анализа изменчивости и корреляции годовых приростов в сообществе, отражающих типы роста дерева (Драгавцев, 1974; Исаков, 1974; Драгавцев, Дьяков, 1982; Рыжкова, Исаков, 1984; Яковлева, 1985; Исаков, 1999). Однако в данных работах не было значительного влияния конкуренции на тренды метамеров (годовых приростов), так как исходный материал включал растения в условиях свободного развития на ПЛСУ и ЛСП. Кроме того, период наблюдений был ограничен 30 годами. Поэтому если для отдельных деревьев концепция о наличии у них разных типов роста, обусловленных генетически, имеет под собой основания, то для древостоев и ценопопуляций пока только предположительно можно считать «генетическими» наблюдаемые у них типы роста, о которых иногда упоминают со ссылкой на исследования лесных генетиков (Багинский, 2011).

Эпигенетические причины появления разных типов роста еще только начинают выясняться (Нестеров и др., 1975; Горячев, 1999; Исаков, 1999; Голиков, Жигунов, 2011), хотя их генетическая обусловленность обсуждалась давно и их учитывают в испытаниях потомства как «неизбежное зло», отодвигая сроки оценки элитности (Роне, 1980; Указания..., 2000). Однако отсрочка оценки еще не гарантирует ее точность и надежность.

В целом можно констатировать, что в настоящее время принято считать, что «ранги роста деревьев меняются» и причины этих изменений неизвестны. И хотя ученые-таксаторы первыми изучали их, но так и не объяснили их причины и предпочли использовать более простые модели хода роста по классам бонитета. Искусственность этих моделей, составленных по классам бонитета, отмечалась давно, а появление типов роста древостоев было объяснено их различиями по начальной густоте, определяющей все дальнейшее развитие древостоев (Разин, 1965, 1967; Разин, Рогозин, 2009).

Сложность развития древостоя с множеством переменных, вынуждало изучать развитие древостоя, как общее явление, по его частям. При этом практика постоянно требовала применения полученных новых знаний. Для адекватного описания естественного развития древостоев оказался продуктивным подход, предложенный Г.С.Разиным при составлении таблиц хода роста с учетом начальной густоты (Шинкаренко, Дзедзюля, 1983).

Для простых одноярусных древостоев Г.С.Разиным (Рогозин, Разин, 2012-а) были разработаны 5 законов динамики, а также общий закон возрастной динамики простых одновозрастных 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 и морфометрических признаков (объем ствола и кроны, абсолютную полноту, запас и общую производительность, устойчивость и 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-а).

Следствиями закона являются постоянные изменения рангов всех таксационных показателей по мере развития древостоя. Так, при выращивании культур ели увеличение начальной густоты от 0,8 до 8,3 тыс. шт./га класс бонитета понижается на 1.2 единицы или на 18% по высоте к возрасту 60 лет (Рогозин, Разин, 2012-а). В ельниках с малой начальной густотой (1.8-4.5 тыс. шт./га) общий объем крон, несущий в себе фотосинтезирующий аппарат древостоя, в 30 лет и далее оказывается в несколько раз больше, чем в густых древостоях (от 11.5 тыс. шт./га и более), что приводит к резкому снижению запасов. Причиной низкой полноты чаще всего является прохождение древостоями состояния предельной сомкнутости ввиду большой начальной густоты их в молодости. Сами древостои плохо регулируют густоту и нуждаются в ее оптимизации. При регулярном разреживании они переходят на более производительные линии. Это дает возможность революционного изменения способов выращивания древостоев на основе оптимальных программ (Разин, 1980, 1981, 1989; Разин, Рогозина, 1986). Поэтому можно однозначно утверждать, что начальная густота и конкуренция между растениями в решающей степени определяют всю последующую жизнь насаждения (Разин, Рогозин, 2010-а).

Самые ранние упоминания о действии данного закона относятся к 1908 г. (цит. по Верхунову, Черных, 2007, с. 303): «Так, результаты наблюдений А. Schwappach (1908) на 150 постоянных пробных площадях в сосновых насаждениях показывают, что ни одно из них не смогло долго сохранить начальную полноту. В последующем наивысшей полнотой отличались другие древостои, бывшие до этого более низкой полноты». Действие этого закона подтверждается и многолетними опытами на «плантациях быстрого роста» (Гаврилов, 1969; Рябоконт, 1978, 1979, 1990).

Данный закон напрямую касается и селекционеров. Логический анализ ситуации со сменой рангов в географических культурах с его использованием обнаруживает истинную причину их смены. На возраст от 20 до 40 лет приходятся предельные значения сомкнутости крон в древостоях, с начальной густотой в пределах 3-5 тыс шт./га. В этот период наблюдается наивысшая конкуренция между растениями, которая «перекрывает» действие наследственных факторов, и наибольший запас древесины будет у самых высоких и густых вариантов и именно они раньше всех достигнут предельной полноты, после чего начнут снижать ее и сокращать прирост. Повторные измерения у них после достижения предела полноты зафиксируют снижение роста и оценка варианта понизится; при этом на первые места выйдут варианты, у которых ранее показатели

полноты были меньше. Однако далее новые лидеры достигнут предельных полнот и вновь уступят первые места другим вариантам. Вполне возможны случаи, когда лидерами будут заурядные по первым измерениям потомства. Поэтому необходимы изреживания и снижение густоты, причем относительная полнота должна быть одинаковой, а густота – индивидуально подбираемой для каждого варианта (Рогозин, Разин, 2012-а).

Если изреживания в культурах проводились не оптимальным образом, то тогда смену лидеров определяли в основном ценотические причины и генетическая обусловленность «типов роста» у климатипов тут не при чем. Можно выращивать культуры при свободном стоянии деревьев и тогда конкурентный «шум» не будет искажать действие генетических факторов. В пользу выращивания быстрорастущих генотипов в условиях редкого стояния высказывались С. С Lambeth и др., (1983) и Е.С. Franklin (1970, 1972), которые полагали, что генотипы, хорошо растущие до смыкания крон, могут не годиться для роста в условиях конкуренции; корреляции между ростом в раннем и позднем возрасте могут быть нулевыми, понижаться и повышаться по мере смыкания и размыкания крон. Эти модели поведения генотипа возможны, если рост дерева вне и в условиях конкуренции контролируется разными генами (Lambeth и др., 1983).

В работах по биопродуктивности сосновых лесов на Урале определена динамика ряда показателей полога древостоя, определяющих прирост леса. Так, оказалась высокой связь диаметра дерева с массой хвои ( $\eta=0,86-0,98$ ) и общей массой кроны ( $\eta=0,82-0,96$ ). Запасы хвои после максимума снижаются и их динамика сходна с текущим приростом. Экстремум запаса хвои соответствует кульминации текущего прироста древостоя по запасу (Нагимов, Деменев, 1989). Фотосинтетический аппарат древостоев через клетки камбия производит продукцию в виде древесины и мы изучаем именно его результаты работы (Ходасевич, 1982). Вопросы, «правильно заданные» этому аппарату, могут дать ответы с высокой эвристичностью. Например, как оценивать и каким прибором «задать кронам деревьев вопрос» о том, насколько они активны – будут весьма информативны, хотя окажутся и сложны в исполнении. Эти вопросы связаны с теорией биополя, введенной в биологию А.Г.Гурвичем (1991), который открыл митогенетическое излучение. Источник поля А.Г Гурвич связывал с центром клетки, позже с ядром, в конечном варианте теории – с хромосомами. Поле объекта в целом, согласно позднейшим представлениям, существует как сумма излучений полей живых клеток. При этом поле имеет векторный, а не силовой характер, то есть его излучения улавливаются другими членами сообщества на далеких расстояниях между ними (Гурвич 1991).

Известная концепция конкуренции на основе пространственного взаимодействия между растениями (Сукачев, 1953), в том числе с математическими расчетами (Мартынов, 1976; Ковязин, 1989), используемая

в биогеоценологии (Сукачев, 1964), в изучении структурной организации дендроценозов (Кофман, Кузьмичев, 1981, Бузыкин и др., 1985; Горячев, 1999), в изучении динамики густоты культур с учетом доли правых и левых форм сосны и ели (Голиков, Бурый, 2008), а также в многочисленных исследованиях влияния густоты на продуктивность древостоев не может объяснить в полной мере все эффекты отношений внутри вида между растениями.

В основе взаимоотношения растений со средой и между собой лежит материально-энергетический обмен, который чрезвычайно разнообразен – от обмена метаболитами и перераспределения элементов питания и воды до взаимодействия электрических полей, генерируемых растениями (Казначеев, Михайлова, 1981; Гуляев, Годик, 1984). Взаимодействие природных электромагнитных полей с полями растений имеет значение в информационных связях растений со средой и между собой (Титов, 1978). Эти поля дополняют концепцию «фитогенных полей» А.А.Уранова, где поля ограничивались контурами растения – длиной корней, границами кроны (Уранов, 1965), а также концепцию «ценогенного поля» А.Е.Катенина (Почвы..., 1972). Известен и «эффект группы» Ю.В.Титова с энергетической настройкой колебаний активности процессов обмена у растений на режим колебаний в своей взаимодействующей группе растений (Титов, 1978, с. 126).

У древесных пород обнаружены и более сложные настройки особей друг на друга. Так, противоположные по характеру настройки активности зафиксированы в 180-летних древостоях у ели и пихты на Урале, где деревья с разной динамикой прироста по диаметру образовали биогруппы, а деревья с близким типом прироста росли, как правило, на значительном расстоянии друг от друга (Горячев, 1999). Это сложное явление можно рассматривать и с позиций эпигенетики (Харченко, Глазко, 2006), а также как результат длительного отбора в биогруппу в качестве соседей правых и левых форм по филлотаксису хвои, у которых различны предпочтения: левые формы предпочитают прямой свет и слабую конкуренцию, а правые – рассеянный и толерантны к конкуренции (Голиков, 2011).

Используемые в физике методы обнаруживают сверхслабые излучения растений, но в полевых условиях они неприменимы. Но можно фиксировать реакцию растений на эти сигналы, в интерпретации И.С.Марченко (1995) «...по движению растений» (ветвей одного дерева относительно ветвей другого) и «растеканию растений в системе» (развитию полога древостоя); при этом малая величина излучения стимулирует заполнение экосистемы растениями, а большая – тормозит и «...предел растеканию наступает при максимуме напряженности биологического поля». Концепция биополя объясняет отворачивание побегов и растений друг от друга, колебания прироста в зависимости от сомкнутости, динамику изреживания, постоянство объема ветвей в единице объема полога древостоя и другие

явления, не объяснимые с позиций известных физических и химических взаимодействий (Марченко, 1973, 1995).

Наличие экстремумов сомкнутости крон и пиков сомкнутости полога (Разин, 1979; Разин, Рогозин, 2011), а также совпадение максимумов текущего прироста и запасов хвои (Нагимов, Деменев, 1989) подтверждает действие основных законов экологии при заполнении пространства экосистемы растениями (Реймерс, 1994, с. 78). Эти законы обусловлены действием физических, химических и энергетических взаимодействий между растениями (часть которых мы знаем как конкурентные). Поэтому нет никаких противоречащих фактов и теорий для принятия гипотезы о том, что механизмом саморегуляции в сообществе растений могут быть их биополя, излучающие сигналы самой различной физической природы, еще не изученные и во многом неизвестные.

Концепция биополя активно обсуждалась в 1970-е годы и для древостоев были обнаружены доказательства его сильнейшего воздействия на прирост еловых культур еще до смыкания крон, хотя объяснение давалось другое. При исследовании культур ели, заложенных с разной начальной густотой (Кайрюкштитс, Юодвалькис, 1976) было обнаружено заблаговременное, за 2-3 года до смыкания крон, резкое снижение в 2 раза их прироста, начавшееся при расстоянии между кронами в 0,4 м; далее, после прорастания крон друг в друга на расстояние до 1 м, прирост плавно увеличивался в 1,6 раза относительно достигнутого минимума. Причины таких колебаний данные авторы объяснили «сменой внутривидовой конкуренции на взаимную толерантность». Однако описать обнаруженное явление еще не значит объяснить его причины. В настоящее время данное явление учитывают и для предотвращения торможения роста плантационных культур рекомендуются разреживания еще до начала смыкания крон в рядах уже в возрасте 9–13 лет (Большакова, 2007).

Однако при разреживаниях и уходах в плантационных культурах оставляют и биогруппы, сформировавшиеся из 2-3 растений высших рангов роста (Шутов и др., 2001; Плантационное..., 2007). Столь противоположные рекомендации (не допускать раннего смыкания, но оставлять группы) – требуют рассмотрения закономерностей пространственного размещения растений более подробно. Впервые о групповой структуре древостоев упоминают И.В.Логвинов (1955) и Н.Д.Лесков (1956). В опытной лесной даче Тимирязевской сельхозакадемии в спелых насаждениях группы растений и пустые места образовывались независимо от того, возникали ли древостои естественно или создавались культурами разной густоты (Нестеров, 1961). На Урале биогруппы в древостоях изучались В.В.Плотниковым (1968). Однако в аридной зоне в распределении расстояний между растениями не найдено отклонений от случайного (Жиринов, 1970), обнаружено и многообразие их распределений (Патацкас, 1964).

Количественный анализ ценоотических эффектов в размещении деревьев по территории в синузиях подростa, молодняках, средневозрастных, приспевающих и спелых насаждениях сосны, ели и березы с анализом распределения частот наименьших расстояний между деревьями показал (Ипатов, Тархова, 1975), что на всех участках обнаружено групповое размещение деревьев и, например, в приспевающих и спелых насаждениях встречаемость групп у сосны со средним расстоянием между деревьями 65-204 см имеет частоту 28-50%; у ели в распределении наименьших расстояний наблюдаются пики со средним расстоянием между деревьями 50-122 см и на таких расстояниях встречается 44-48% растений. Эти исследования подтверждают публикации (Комин, 1973; Бузыкин и др., 1983; Василевич, 1969), которые свидетельствуют о том, что в природе хотя и наблюдается случайное размещение травянистых и древесных растений, но преобладает групповое, контагиозное (Ипатов, Тархова, 1975).

Исследования в этом направлении показали, что групповая структура свойственна популяциям сосны обыкновенной (Чудный, 1976) и ели тянь-шаньской (Проскуряков, 1981a), где в пространственной структуре насаждений биоотруппы выступают как управляющие центры (Проскуряков, 1981). В хвойных насаждениях Северо-Запада РФ деревья-лидеры с раннего возраста и до 30-40 лет размещаются нерегулярно, что создает неравномерное накопление запаса по площади насаждения (Маслаков, 1984); далее биоотруппы сохраняется до возраста спелости, причем их разреживание рубками ухода существенно не увеличивает прирост оставшихся растений (Сеннов, 1999). В последних работах (Мартынов, 2010) показано, что групповая структура в насаждениях имеет место и с возрастом приближается к случайной (но не становится случайной полностью), подтверждая этим данные о структуре сосняков в Сибири (Бузыкин и др., 1983); при этом в средневозрастных древостоях характер размещения деревьев был предопределен местоположением деревьев-лидеров в молодняках (Маслаков, 1981). В наших исследованиях в рядовых культурах сосны 40-летнего возраста у рядом растущих деревьев сходство (корреляция) 15 приростов по высоте оказалось достоверно выше, чем у любых других сравниваемых пар деревьев (Рогозин, 1980). В географических культурах структура древостоев также неоднородна (Малышев, Щербакова, 1983).

При анализе роста клонов на ЛСП начинают использовать все более сложные методы изучения влияния условий среды с привлечением фотограмметрических и геодезических подходов (Трубина, Иванова, 2010).

Перечисленные выше работы по горизонтальной структуре древостоев рассматривающие биоотруппы деревьев как природное явление, обусловленное внутренними свойствами растений и меняющимися условиями среды, убедительно показывают, что в развитии древостоя действует множество законов, о которых мы еще не знаем и действие



которых проявляется как многообразие «случайных» сгущений деревьев. Био группой считают скопление деревьев (не менее двух), состоящих из деревьев-лидеров, или, в другой трактовке, из деревьев будущего. Критерием био группы можно принять расстояние между соседствующими деревьями в пределах, например, до 2,5 м, так как в спелых древостоях 1-2 класса бонитета расстояние между деревьями, рассчитанное на основании густоты в таблицах хода роста (Швиденко и др., 2008), составляет около 4 м и расстояния менее 3 м можно считать скоплением деревьев, а более 6 м – окнами в пологе древостоя.

При исследовании динамики био групп в культурах сосны в Опытном лесничестве БГИТИ, созданных площадками из 144 и 50 семян, было выяснено, что площадки, которые вначале прижились, в последующем в 31–34% случаев оказались пустыми или без наличия деревьев-лидеров в 38–47 лет (Марченко И.С., 1995, с. 109). Брянская школа лесоводов изучает вопрос о встречаемости био групп в насаждениях с 1973 года (Марченко, 1973). Так, в структуре 160-летнего сосняка лещинового состава 7С3Е обнаружено, что 37% деревьев сосны и 39% деревьев ели размещались био группами (Марченко С.И., 1983). В культурах сосны 13, 29 и 48-летнего возраста в Черниговской области 48% лучших деревьев располагались на расстоянии 25 м и менее, из которых 18% росли ближе 1.5 м друг от друга (Марченко, Брайко, 1985). В 35-летних культурах сосны с полнотой 1.0 57% лучших деревьев располагались в био группах, в т.ч. 17.6% росли ближе 1.5 м друг от друга, при этом различия в диаметрах одиночных деревьев и деревьев в био группах в этих культурах, а также во многих других ценозах оказались несущественны (Марченко и др., 1983).

Исследования в этом направлении позволили прийти к заключению, что случайное размещение деревьев на самом деле совсем не случайно и обусловлено биофизическими взаимодействиями в системе Земля-растение. Образование пустых мест и скоплений деревьев вызвано наличием дискомфортных и благоприятных зон. В последних растения растут ближе друг к другу и от 37 до 57% из них образуют группы. Эти закономерности привели исследователей к выводу, что необходимо изменить всю систему лесоводства, основанную на принципах равномерного размещения деревьев и на том, что древостой представляет собой совокупность растений, организованных борьбой за существование (Сукачев, 1953), в свете которых в основном и рассматривалась структура и взаимодействия в сообществах растений в учебниках (Ткаченко, 1962; Мелехов, 1980; Одум, 1986; Реймерс, 1994). Предложено отказаться от этих принципов и заложить в основу лесоводства принцип группового размещения деревьев по биологически активным зонам; в БГИТА разработан даже специальный учебный курс «Нетрадиционное лесоводство» (Марченко И.С., Марченко С.И., 1998).

На Урале В.Л.Малыхиным (Малыхин, 1984) изучалось потомство деревьев от биогрупп и одиночных плюсовых деревьев сосны; обнаружено увеличение влияния матерей на рост двухлетнего потомства при их принадлежности к биогруппе. Автор считает, что биогруппы являются более надежными объектами отбора, чем отдельные деревья. При этом выявление биогрупп, дающих быстрорастущее потомство, позволит сократить время на поиск требуемых комбинаций скрещивания. Данный тезис не лишен оснований, так как разлет пыльцы у сосны даже на открытом месте в основном ограничен 20–30 м (Ефимов, 1997).

Для геологического прогнозирования динамических процессов в литосфере Земли используют естественные магнитные и гравитационные поля и их связь с протяженными структурами в геоморфологии, имеющих в поперечнике размеры от 1 км и более. Изучение динамических гравитационных и магнитных полей в сочетании с анализом расчлененности рельефа позволяет обнаруживать как неустойчивые и опасные для строительства, так и стабильные места в литосфере (Чадаев и др, 2012). Однако воздействие этих мощных полей и протяженных структур Земли на растения геофизика не изучает, не говоря уже о более низких в иерархии полях, влияющих на биологические объекты.

В 1996 г. был разработан переносной прибор для обнаружения геофизических аномалий, геопатогенных зон, сетей Хартмана и Карри, подземных водяных жил, подземных коммуникаций и т.д. Прибор измеряет электромагнитную составляющую геомагнитного поля Земли, фиксирует «ауру» человека и разработан в Уфимском ГАТУ Кравченко Ю. П. Прибор выпускает ООО «Медико-экологическая фирма Лайт-2» (г. Уфа), e-mail: [astra@ufacom.ru](mailto:astra@ufacom.ru). В Интернете есть сведения о патогенных зонах в Москве и Санкт-Петербурге и рекомендации по их обнаружению на садовых участках. В отношении их действия на древесные растения известна пока только одна работа, в которой эти зоны, занимая 1.9% площади, достоверно снижали высоту деревьев в 21-летних культурах ели на 13.4 -14% (Рогозин, 2011-б).

В последние десятилетия развивается совершенно новое направление – волновая генетика и в ней упомянутые выше концепции также находят свое объяснение на еще более высоком (волновом, торсионном) уровне взаимодействий организма со средой (Гаряев, 1994), которые большинство ученых не принимают даже на уровне гипотезы. Однако ее опровержения не происходит, так как критика этого направления должна опираться знания нового уровня, а не на старые парадигмы.

В теоретическом плане поле биообъекта по А.Г. Гурвичу (1991) существует как сумма полей его живых клеток. Биополе дерева в таком случае будут образовывать клетки камбия и листья, а сумма этих клеток у всех деревьев – биополе насаждения. Предполагается, что оно выступает как ведущий фактор естественного изреживания насаждений. Для биополя

обнаружены и соответствующие константы, связанные с клетками камбия и ливствы. Первая из них – объем ветвей в 1 м<sup>3</sup> древесного полога (насыщенность сучьями). По данным И.С.Марченко, она мало зависит от бонитета и в сомкнутых насаждениях есть величина постоянная; например, в зоне живой части крон в сосняках 1 бонитета эта величина от 30 до 90 лет изменялась в очень узких пределах от 793 до 815 см<sup>3</sup>/м<sup>3</sup> (Марченко, 1995, с. 89). Вторая константа – это предел насыщения полога клетками камбия в живой части кроны. Анализ молодняков сосны, осины, березы показал, что площадь клеток камбия стремится к пределу, после чего не увеличивается и этот предел есть величина постоянная для каждой древесной породы. Поэтому «каждая порода создает древесный полог с определенной напряженностью биологического поля» (Марченко, 1995, с. 86; с. 91).

Открытые И.С.Марченко константы были нами проверены на 15 моделях роста древостоев ели, различных по стартовой густоте (Рогозин, Разин, 2012-б), в которых был найден стабильный показатель – сумма объемов крон. Он наблюдается в моделях с низкой начальной густотой (1.0-1.3 тыс. шт./га) и постоянен от 45 до 120 лет. При большей густоте в линиях его динамики в 25-35 лет появляется максимум, после чего показатель снижается и его стабильность не сохраняется. Обнаруженная биологическая константа подтверждает теорию И.С. Марченко о существовании биополя, которое выступает в качестве механизма регуляции и ограничения максимальной плотности биологического вещества в пологе древостоя.

Для селекции очень важны причины, по которым древостои меняют свой ход роста. Необходим анализ устойчивости роста климатипов в географических культурах, который рассматривают не всегда (Тимофеев, 1974; Хасанов, Демьянова, 1984; Николаева, Гузюк, 2009; Новикова, 2002; Giertych, 1991). Отчасти это связано с малой длительностью опытов, не превышающих 30-40 лет. Испытания географических культур в Украине показали, что медленнорастущие климатипы сосны во 2-3 классе возраста не ослабляют, а напротив, усиливают рост по высоте (Молотков и др., 1982). Т. е. ранги климатипов менялись и причины этого не были выяснены.

Результаты новой серии географических культур (Изучение..., 1972) показали следующее. На Европейском Севере России (Наквасина, 1999) при изучении 20-25 летних культур оказалось, что ранее, в 15-20 лет, происходило выравнивание южных климатипов по высотам. В пределах одного пункта испытания в средней подзоне тайги северные потомства отличаются ранней стабилизацией рангов и сохраняют их с возрастом. Климатипы, близкие к местному, стабилизируют ранги к 20-летнему возрасту. У южных потомств интенсивность роста с возрастом снижается.

При исследовании 37 климатипов сосны в Новосибирской области (Роговцев и др., 2008) в возрасте 30 лет отмечается различие в сохранности до 10 раз (от 250 до 2500 шт./га), неодинаковое соотношение отстающих и

лидирующих деревьев, с долей деревьев 4-5 классов Крафта по происхождению от 0 до 29%; авторы ожидают перераспределения рангов происхождений после удаления отстающих деревьев.

В Красноярском крае изучение географические культур 84 происхождений сосны показало, что их сохранность в возрасте 30 лет на участке с темно-серой лесной почвой варьирует от 6 до 60 %, а на песчаной почве в возрасте 33 лет – от полной элиминации до 93 %. В 25-30-летнем возрасте у ряда климатипов ранги менялись, при этом их положение на песчаной и суглинистой почвах неодинаковое. Например, контрольный вариант на песчаной почве по запасу занимал 47 место, а на темно-серой лесной – 21 место. Нижне-Енисейский климатип на песчаной почве занимал 16 место, а на темно-серой лесной – 8 место (Кузьмина, Кузьмин, 2010).

В Западном Забайкалье 24 сибирских климатипа сосны в 15 лет имели сохранность от 16 до 58% и были обычны различия в густоте в 1,5-2 раза; в отличие от географических культур в других регионах страны, здесь, в условиях резко континентального климата, наиболее высокую выживаемость имели климатипы, существенно снижающие прирост в экстремальные по дефициту влаги годы (Новикова, 2002, 2010).

В Ленинградской области в 32-летних географических культурах ели в последние 10 лет темпы роста по высоте у северных климатипов усилились при различиях до 2 раз в сохранности происхождений (Ямалеев и др., 2011).

В связи с вышеизложенным можно констатировать, что различия в сохранности климатипов вызывают изменения рангов их роста и трансформации, обусловленные достижением высокой полноты. Вероятны изменения рангов и далее. Этот нежелательный прогноз вытекает из законов развития древостоев, где изменения рангов роста определяется достижением предельных состояний по сомкнутости крон, зависимое от различий в начальной густоте, нестационарности онтогенеза, а также зависимости онтогенеза у длительно живущих древесных растений от изменений солнечной активности и климата (Молчанов, 1966).

#### **1.4. Краткая история лесной селекции в России**

На первых этапах становления лесной селекции исследования были направлены на изучение влияния происхождения семян на качество насаждений. В 30-50 годах 20 века развернулись исследования формового разнообразия основных лесообразующих пород СССР, которые дали обширные сведения о многих формах деревьев, выделяемых по ряду морфологических признаков (Молотков и др., 1982, Царев и др., 2010).

Ученые Дании, а затем Швеции в начале 50 годов предложили подразделять насаждения и деревья на селекционные категории исходя из их фенотипов: плюсовые, лучшие, нормальные, минусовые. Началась

селекционная инвентаризация лесов, размножение высокопроизводительных экземпляров семенами и вегетативным способом (Северова, 1958; Долголиков, 1974; Основные положения..., 1994).

В большинстве стран идея о значительном повышении продуктивности лесов за счет использования потомства плюсовых деревьев стала доминирующей (Ковалев, Буторина, 1982). Однако еще Н.И.Вавилов (1931) обращал внимание селекционеров на то, что под одинаковой внешностью фенотипов могут скрываться различные генотипы и отбор без генетического анализа может дать отрицательный эффект. Поэтому в программах селекции была обязательна оценка отобранных плюсовых деревьев с изучением их семенного потомства в испытательных культурах, закладываемых одновременно с клоновыми ЛСП или спустя несколько лет после них (Петров и др., 1981; Rubner, 1956; Steven, Carlisle, 1959).

В Белоруссии (Ковалевич, 1997) и странах Балтии бывшего СССР создание ЛСП осуществлялось с предварительным или одновременным испытанием плюсовых деревьев по потомству (Бауманис, 1977; Звиедре, Цинитис, 1988; Gabrilavicius, 1994; Baumanis, Lipins, 1995; Kairiukstis, 1995; Gabrilavicius, Danusevicius, 1996).

Первые программы лесной селекции в СССР были предложены Е.П.Проказиным (1962, 1972) и академиком Л.Ф. Правдиным (1967, 1975). Позитивный посыл данных работ многие годы определял развитие лесной селекции. Идеи плантационного семеноводства, плюсовой селекции и ожидаемые выгоды на этом пути обсуждались до 1980-х годов. С 1970 годов началась разработка рабочих проектов клоновых ЛСП. Опыт первых работ обобщался, схемы селекции уточнялись и развивались (Ненюхин, 1973, 1983; Смирнов, 1974; Царев, 1977; Гиргидов, 1976; Ефимов, 1978, 1981, 1989, 1991; Корецкий, 1988; Молотков, Патлай, 1990; Мольченко, 1992; Исаков, 1999; Тараканов, 2003), в том числе в региональном аспекте (Котов, 1982; Попов, Тучин, 1980). Широко проектировались объекты плантационного семеноводства (Николаюк, Яркин, 1984; Нестеркин, 1986; Яркин, 1990). Обобщался и зарубежный опыт (Райт, 1978; Петров и др., 1981).

Однако видные лесоводы (Нестеров, 1961; Мелехов, 1969; Мамаев, 1970) критически отнеслись к плюсовой селекции. Были предупреждения о недопустимости монопольного развития только одного направления в лесном семеноводстве еще в самом начале развертывания работ по селекционному семеноводству (Некрасова, 1958, 1981; Ирошников, 1975), а также об отсутствии теоретического обоснования широкого применения плюсовой селекции (Драгавцев, 1972).

Почти сразу появились сообщения о спешке, небрежности и ошибках при закладке ЛСП предприятиями лесного хозяйства при отсутствии грамотных специалистов (Этверк, 1972). Позднее пришло понимание причин, их порождающих. По мнению А.М.Шутяева «...если в западных странах это

направление отстаивали люди, считавшие его своим бизнесом, причем бизнесом дорогим, то в нашей стране ускоренное выполнение «производственных планов» привело к списанию большого количества отобранных плюсовых деревьев и ЛСП» (Шутяев, 2011).

Лесная селекция при реализации ее в практику приобрела некоторую инерцию в развитии, когда в 1980-е годы были приняты в основном две ее системы: отбор географических происхождений и плюсовая селекция. На основе последней были разработаны «Основные положения генеральной схемы развития лесного семеноводства основных лесообразующих пород в СССР на селекционной основе» (Яркин и др., 1980). Далее, после ее реализации, предполагался индивидуальный отбор в надежде получить более значимые селекционные эффекты и создание ЛСП второго порядка, для которых была нужна государственная программа испытательных культур (подобная программе закладки сети географических культур 1973 года), однако такой программы нет до сих пор (Шутяев, 2011).

В 1989 г. были подведены первые итоги реализации Генеральной схемы развития лесного семеноводства и они показали, что слаба надежда, что заложенные ЛСП будут эффективны. По мнению украинских ученых «...мы недооценили всю сложность этой проблемы и начали внедрять на больших площадях фактически незаконченные научные разработки» (Белоус, Кравченко, 1989). Оказалось, что только 10-30% семей превосходило контроль по показателям роста и «эффективность семенных плантаций, закладываемых на основе размножения лучших фенотипов без проверки по потомству оказалась заметно ниже прогнозируемой» (Ефимов и др., 1989).

В начале 21 века появились и более категоричные высказывания о бесперспективности этого направления селекции на основе данных о росте потомства плюс-деревьев в возрасте 15-20 лет (Авров, 2001; Видякин, 2010).

Организация лесного семеноводства и селекции в России определялась инструктивными документами (Основные положения по лесному семеноводству..., 1976, 1994; Наставление по лесосеменному делу..., 1994; Положение о выделении и сохранении..., 1982; Основные положения методики закладки..., 1982; Положение о государственном испытании..., 1994; Указания о порядке отбора..., 1995; ОСТ 56-35-96; ОСТ 56-74-96; Лесной кодекс..., 2006). Практически каждое десятилетие издавалось несколько новых учебников (Альбенский, 1959; Яблоков, 1965, 1962; Вересин, 1963; Гиргидов, 1976; Коновалов, Пугач, 1978; Любавская, 1982; Котов, 1997; Царев и др., 2000, 2002, 2010).

Настоящее время с 1995 г. характеризуется как период обобщений генетико-селекционных исследований лесообразующих пород (Титов, 1995; Ефимов, 1997; Ненюхин, 1997; Шеверножук, 1997; Ирошников, 1998; Гончаренко и др., 1998; Шутяев, 1991, 2007, 2011; Исаков, 1999; Видякин,

1999, 2004; Ткаченко, 2000; Тараканов, 2003; Наквасина, 1999; Попов, 2005; Туркин, 2007; Кузьмина, Кузьмин, 2010; Ямалеев и др., 2011).

В литературе прочно утвердилось мнение, что хвойные являются исключительно перекрестноопыляющимися видами и программы селекции рассчитаны только на такой тип опыления. Однако в работах Ю.Н.Исакова (1980, 1988, 1991) при изучении потомства, полученного при разных способах контролируемого опыления, оказалось, что деревья сосны по их реакции на самоопыление можно разбить на группы самостерильных, частично фертильных и самофертильных особей с наибольшей частотой первой группы, что и было основанием долгое время считать сосну только перекрестником. Было сделано заключение (Исаков, 1999), что эколого-генетическая изменчивость сосны имеет групповой характер, причем не обязательно группы должны иметь семейное происхождение; они могут сформироваться на основе общности нормы реакции, онтогенеза или системы размножения. Поэтому между популяцией, как элементарной эволюционной единицей и индивидуумом, как элементарной информационной единицей, должно быть помещено еще одно звено – группа родственных по подобию роста и типу семенного размножения генотипов («макрогенотип»). Вероятно, только такие группы будут гомеостатичны в следующих поколениях. Поэтому отбор плюсовых деревьев без учета их групповой структуры может привести к деградации (Исаков, 1999).

Следует дополнительно отметить, что в группы родственных по подобию роста генотипов могут быть объединены и морфотипы (изопопуляции) отличающиеся конкурентными, эдафическими и световыми предпочтениями, определяемыми по соотношению в них энантиоморф – правых и левых форм деревьев (Голиков, 2010, 2011).

### **1.5. Результаты селекции: плюсовой, индивидуальной и селекции ценопопуляций**

В России получили развитие следующие системы лесной селекции:

- отбор географических происхождений;
- плюсовая селекция;
- индивидуальный отбор (отбор по результатам испытания потомства);
- селекция популяций, происхождений, плюсовых насаждений;
- гибридизация.

Испытание географических происхождений - один из старых способов изучения наследственных различий между насаждениями из разных участков ареала и выявления перспективных климатипов (Ромедер, Шенбах, 1962). В России первые географические посадки сосны были созданы в 1878 г. М.К. Турским (Селекция лесных пород, 1982). Последние опыты,

заложенные по единой методике с точной регистрацией происхождений были развернуты в масштабе страны в 1970-х гг. (Приказ..., 1973).

Основные закономерности, выявленные в результате изучения этих опытов по сосне обыкновенной, совпадают с результатами исследований в других географических пунктах, заложенных ранее, а также с результатами экспериментов за пределами СНГ и сводятся к следующему (Тараканов, 2003): 1) лучшими или в числе лучших по продуктивности и устойчивости, как правило, оказываются местные климатипы; 2) в большинстве пунктов испытаний находятся лидирующие над местными инорайонные климатипы, происходящие из не сильно отдаленных от места испытания районов с лучшими или близкими лесорастительными условиями; 3) локальные популяции из пессимальных экологических районов узко адаптированы и неперспективны для интродукции; 4) климатипы из менее благоприятных условий отличаются худшим ростом, но регулярным семеношением.

Эти результаты существенно уточняют представления о внутривидовой пространственной структуре видов. Но масштаб оценок имеет укрупненный географический характер, соответствуя уровню комплексов близкородственных популяций (Петрова, Санников, 1996).

Отбор географических происхождений рассматривается прежде всего в плане допустимой переброски семян для лесовосстановления. Однако отбор лучших вариантов в самих культурах для гибридизации и использование лучших маточников в селекции на ОКС также рассматривается как важный элемент для всех систем лесной селекции (Патлай, 1980; Петров и др., 1981; Пирагс, Бауманис, 1988; Исаков, 1999, Ткаченко, 2000).

Результаты исследований множества авторов по системам селекции наиболее полно проанализированы В. В.Таракановым и В.П.Демиденко Я.Н.Иштутиным и Н.Т. Бушковым (Тараканов и др., 2001). Преимущества и особенности некоторых из этих систем в кратком изложении оказались следующими (далее по Тараканову, 2003, с. 47-55).

Метод отбора экотипов и популяций – один из наиболее надежных и испытанных. Эффективен при отсутствии местных автохтонных насаждений и обеднении генофонда. Нельзя исключить и отбор ценопопуляций с редким благоприятным сочетанием генов продуктивности и устойчивости (ПЛСУ, блоки ЛСП). Метод имеет преимущество в плане сохранения высокого уровня полиморфизма и задействования эволюционно сложившихся механизмов популяционного гомеостаза. Метод целесообразен на начальном этапе отбора при любой схеме селекции сосны (Тараканов, 2003, с. 48).

Массовый отбор показал невысокую эффективность по отношению к признакам продуктивности в связи с их низкой наследуемостью. Однако потенциал подхода может быть увеличен. С этой целью предложены различные методы: 1) косвенный отбор по качественным признакам-"фенам";



2) отбор плюсовых деревьев по "морфотипу элитного дерева"; 3) выравнивание экологического фона при отборе; 4) метод "фоновых признаков". По-сути, эти методы отражают два основных подхода к проблеме (Тараканов, 2003): идентификация лучших деревьев по наследственно устойчивым не зависящим от среды "маркёрам", генетически скоррелированным с интенсивностью роста, и минимизация или учёт "экологического отклонения" экологически лабильного селективируемого признака. При этом набор фенотипов, маркирующих генотипы с высокой продуктивностью, может быть своеобразным для каждой популяции. Для их выявления предложен метод "отбора плюс-дерева по морфотипу элитного" (Исаков и др., 1989). Что касается второго направления, то простейший подход заключается в отборе деревьев внутри куртин в однородных участках насаждений с контролем возрастной изменчивости (Петров, 1978). Другой способ заключается в учете площадей питания (Фаликов, 1976) или расчета индексных оценок селективируемых признаков относительно экологически лабильных – напр., ширины кроны. По-сути, это означает отбор на эффективность использования ресурсов питания и конкурентоспособность, интегрально отражающихся в идее отбора на продуктивность с единицы площади. Использование перспективного метода «фоновых признаков» (Драгавцев, 1973; 1994) ограничено недостаточной изученностью эколого-генетических корреляций признаков у сосны. Таким образом, массовый отбор у сосны остается пока малорезультативным, но его эффективность может быть повышена (Тараканов, 2003, с. 49-51).

Индивидуальный отбор осуществляется с использованием посемейных тестирований деревьев в испытательных культурах. Семейная селекция также относится к этому методу и заключается в отборе лучших семей с внутрисемейным отбором фенотипически лучших особей. Эта разновидность индивидуального отбора эффективна при высокой аддитивной генетической дисперсии признаков, что ограничивает её использование. Преимущество подхода – в скорости получения улучшенных семян, так как испытательные культуры обычно преобразуют изреживаемые в лесосеменные плантации (Райт, 1978; Молотков, Патлай, 1990). Индивидуальный отбор уязвим в плане зависимости от фона опылителей (Ефимов и др., 1989). Для повышения его надежности необходим отбор по ОКС, что достигается многократностью испытаний потомства плюс-деревьев. Обсуждаются вопросы о кратности испытаний, числе агрофонов, минимальном возрасте надёжной оценки потомств, густоте посадки, а также о контроле. Большинство ученых склоняются к необходимости поэтапных (ступенчатых) испытаний с постепенным уменьшением числа оцениваемых плюс-деревьев, с увеличением сроков испытаний и размера семей на каждом из последовательных этапов. Важны изучение конкурентоспособности (Сукачев, 1953; Петров и др., 1989) и закономерностей дифференциации

деревьев в древостое (Комин, 1970; Кузьмичев, 1977; Маслаков, 1984; Маслаков, 1999). Эти вопросы пока не разрешены на требуемом уровне и нуждается в специальной проработке (Тараканов, 2003, с. 51-53).

В кратком обобщении результатов испытаний потомства плюсовых деревьев основных лесообразующих видов в России и ближнем зарубежье отмечалось (Видякин, 2010), что в опытах разных авторов доля элитных семей изменяется от 0 до 90%. Причинами таких разных оценок могли быть: межпопуляционное варьирование аддитивной вариации селективируемых признаков; использование некорректных видов контроля; отсутствие статистической оценки различий между опытными вариантами и контролем; несовершенство методики закладки полевого опыта.

Низкий эффект плюсовой селекции обусловлен рядом объективных причин и главная из них - трудность идентификации генотипа по фенотипу, которая отмечалась ранее (Ромедер, Шенбах, 1962) и сохраняется до сих пор (Тараканов, 2003; Бондаренко, Жигунов, 2004; Драгавцев и др., 2008). Причиной низкого эффекта могло быть и малое число клонов. Вначале на ЛСП в 1970-1995 гг. вводили 20-30 клонов (ОСТ 56-74-84); далее это требование было поднято до 50 клонов (ОСТ 56-74-96).

Оценки наследуемости и расчет эффектов селекции на малых выборках имеют значительные статистические ошибки. Так, при выборке из 25 пар значений при  $t_{0,05}$  достоверна корреляция 0.40. Однако в селекции связи слабые и обычно ниже этого значения (Райт, 1978; Царев и др., 2010). Ошибки коэффициентов наследуемости вычисляются, как ошибки для коэффициентов корреляции и регрессии (Рокицкий, 1978), и при малых ее значениях и малой выборке статистическая ошибка наследуемости будет близка к ней самой. Поэтому и оценка эффекта отбора плюсовых деревьев на малых выборках из 20-30 потомств будет во многих случаях недостоверна, в том числе и для определяемой доли элиты. Для снижения ошибки нужны усреднения таких оценок по разным опытам (Доспехов, 1985).

В странах бывшего СССР большая часть испытаний потомства плюсовых деревьев проводилась на малых выборках и поэтому оценки имели значительный разброс: отрицательные (Этверк, 1981; Роне и др., 1980), нейтральные (Мордась, Богомаз, 1983; Мордась и др., 1998), умеренные (Снисарь, Пороша, 1988; В.А. Кублик 1998; Ефимов, 1989, 2000; Мосин и др., 1983) и полностью положительные, с наследуемостью высоты в 7-летнем возрасте на уровне +1,0 (Балабушка, 1983). Общая оценка результатов плюсовой селекции этого периода была следующей: «...эффект от плюсовой селекции, определяемый по быстроте роста испытательных культур, обычно не превышает 5–10%» (Петров и др., 1990).

На больших выборках доля «элиты» с достоверным превышением потомства плюс-деревьев над контролем на 10% и более оказываются уже в более узких пределах – от 2 до 22%, что и следовало ожидать из чисто

статистических предпосылок. Так, по данным П.И. Молоткова Г.А. и Шлончак Г.А. (1988) в Старопетровской ЛОС из 300 семей плюсовых деревьев большинство растёт лучше контроля, но элитных деревьев выделено всего 7 штук, что составляет 2.3 %. В Белоруссии среди 1022 плюсовых деревьев (в т.ч. 778 сосна) доля элиты у сосны по разным участкам испытательных культур в возрасте 10–13 лет составляет 13–18 %, а у ели 13–22% (Василевская, 1980; Поджарова, и др., 1981).

В приводимых результатах исследователи не показывали их статистические ошибки, что объяснялось трудностью объединения разнородных данных, с одной стороны, а с другой – процедурой расчета коэффициентов наследуемости, для которых ошибки в большинстве методик их расчета не предусматривались. Это «статистическое послабление» для данных о наследуемости существовало давно (Снедекор, 1961; Пирс, 1969) и сохраняется до сих пор в учебниках (Царев и др., 2010).

В последние годы появились новые сообщения о результатах испытания потомства плюсовых деревьев. При обзоре исследований обычно принимают во внимание результаты как можно большего числа авторов, однако в данном случае мы провели их сепарацию, исходя из изложенных выше соображений, и отобрали для оценки эффективности плюсовой селекции крупные опыты с числом полусибовых семей от 40 и более, в возрасте 8 лет и старше, опубликованные до 1.01.2012 г. в работах 7 авторов. При такой сепарации мы исходили из следующих предпосылок.

Во первых, оценки потомства в возрасте 7 лет и менее следует отнести к «подростковой» фазе, а в 8-15 лет – уже к «юношеской фазе» онтогенеза, в которой стабилизируется прирост семей по высоте (Ненюхин, 1997) и в возрасте 8-10 лет уже возможен отбор лучших климатипов с вероятностью около 50% (Роговцев и др., 2008; Ефимов и др., 2010).

Во-вторых, объем опыта имеет решающее значение для оценки статистического доверия к результатам. Выборка из более чем 40 семей уже не считается «малой» и репрезентативна для выявления корреляций слабого уровня, с которыми обычно и имеет дело биология (Снедекор, 1961; Лакин, 1973; Уитикер, 1980) и на основе которых рассчитывают затем коэффициенты наследуемости (Царев и др., 2002; Царев и др., 2010).

В результате обобщения данных таких крупных опытов мы получили данные по 549 плюсовым деревьям сосны обыкновенной по 8 опытам в 6 регионах и данные по 620 деревьям ели в 4 регионах. Оказалось, что превышение над контролем высоты потомства от всех плюсовых деревьев по регионам меняется: для сосны от -12.7 до +7%, составляя в среднем -1.1%, а для ели финской от +0.1 до +5.1%, составляя в среднем +2.7%. При этом достоверно превышали по высоте контроль от 3 до 34% семей сосны и от 4 до 22% семей ели (табл. 2).

Таблица 2

Результаты крупных испытаний потомства плюсовых деревьев хвойных в России (число 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		
<b><i>Сосна обыкновенная</i></b>					
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
<b><i>Ель гибридная (финская)</i></b>					
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

Эти результаты важны для общих стратегических оценок и планирования интенсивности отбора материала для закладки ЛСП-2. На их основе возможен расчет интенсивности отбора «элиты», который по приведенным данным составит для хвойных около 15%. Однако в конкретных популяциях его интенсивность имеет сильнейшие отклонения от этой средней величины, и эти отклонения в корне меняют всю стратегию селекции в каком-либо регионе. Так, плюс-деревья отдельных популяций, возможно, пока вообще не следует использовать в семеноводстве. Например, в одном из опытов в республике Коми потомство 129 семей сосны от плюсовых деревьев растет намного хуже контроля – на -1.7% (Туркин, 2007).

Однако встречаются и случаи, когда потомства в некоторых регионах или 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 (см. табл. 2). Отсюда следует важный вывод о том, что эффект применения плюсовой селекции по регионам России неоднозначен. О возможности получения подобных результатов предупреждали еще в 1970-е годы многие виднейшие лесоводы и селекционеры: всегда подчеркивалось, что нужны испытания семенного потомства (Некрасова, 1958, 1981; Драгавцев, 1972; Ирошников, 1976), затем они подтвердились множеством других результатов в 1980-е годы, о которых уже сказано выше. Наследуемость быстроты роста у древесных пород в принципе и не может быть одинаковой для разных популяций и на разных отрезках онтогенеза (Zobel, Talbert, 1984).

Индивидуальный отбор оценивают по средним показателям продуктивности потомства от группы лучших деревьев (Царев и др., 2010). Его эффект оказался выше, чем у плюсовой селекции: от умеренного сдвига высоты потомства в 5–10% (Бамбе, Роне, 1981; Туркин, 2007; Шейкина, 2004; Демиденко, Тараканов, 2008) до сдвига высот в группе лучших семей в 15–33% (Корецкий, 1988; Поджарова и др., 1981; Голиков, 2006; Видякин, 2010; Рогозин, Разин, 2012-а). Так, после испытаний 1022 семей сосны и ели в Белоруссии (Поджарова и др., 1981) среднее превышение групп лучших семей оказалось в пределах 18–33%; в Пермском крае 15% лучших семей ели среди потомства 152 плюсовых деревьев из культур имели в 21 год превышение по высоте 21% (Рогозин, Разин, 2012-а); в Кировской обл. и Удмуртии группы лучших семей сосны и ели превышали контроль на 15–17% (Видякин, 2010); в Псковской области их превышение у ели составило в среднем 25% (Голиков, 2006). Однако в других регионах у сосны среднее превышение высот в группе лучших семей не выходило за пределы 10% (Тараканов, 2003; Демиденко, Тараканов, 2008; Туркин, 2007; Шейкина, 2004).

Особенно важно отметить, что самые высокие результаты индивидуального отбора наблюдались в тех популяциях, где отмечался лучший рост потомства всех деревьев, взятых для изучения, в том числе от контрольных (минусовых и нормальных) и от смешанных образцов семян (Голиков, 2006; Туркин, 2007; Рогозин, Разин, 2012-а). Это вполне объяснимо, если признать, что в разных популяциях и наследуемость роста бывает разной (Молотков и др., 1982; Исаков, 1999; Тараканов, 2003; Царев и др., 2010).

В селекции популяций испытывают потомства: экотипов (из сухих, свежих, влажных условий), плюсовых и обычных высокопродуктивных насаждений, семена из разных районов области, края, республики (Основные положения..., 1994), блоков ЛСП и ПЛСУ (Исаков, 1999). Данные по этим позициям в России малочисленны и поэтому привлечем данные по ближнему зарубежью. Потомства популяций показывают различия между

крайними вариантами по высоте в пределах 4.6–16% (Поджарова, 1983; Прохорова, 1989; Рогозин, 2011-б). В Литве (Габрилавичюс, 1983) изучение 12-летних культур показало различия по высоте потомств 7 популяций на 11.3%, по диаметру – на 18% и по приросту последних 3 лет на 17–22%; при этом различия между семьями достигали 41%. В Белоруссии (Волович, 1983) изучение потомства 20 популяций ели в 15-летнем возрасте показало, что отдельные популяции уже с 5-летнего возраста постоянно растут с превышением над средней высотой в опыте, сохраняя ранги; достоверные различия обнаруживаются в 10 лет, которые в 15 лет закрепляются.

Отбор лучших популяций, как систему селекции, применили в Латвии (Раманаускас, Андриюшкявичене, 1981), где изучение 8-летнего потомства 14 популяций сосны показало следующее: при испытании на двух экологических фонах (свежий и сухой бор) различия в росте варьировали по высоте от 3 до 42%; потомства из лучших условий на бедных почвах растут хуже; только 1 популяция из 14 оказалась с высокой степенью адаптивности и энергией роста (селекционный дифференциал 20%); популяционный отбор следует считать не менее эффективным, чем семейный. Более устойчивый эффект в селекции популяций отмечен в Беларуси (Ковалевич, 1997).

Подведение итогов плюсовой селекции в Латвии показало, что потомства клонов семенных плантаций и плюсовых деревьев сосны в испытательных культурах, заложенных в 330 вариантах, повторными урожаями и на двух экологических фонах, имеют низкие результаты: при отборе 1:18 (5.6%) сдвиг составил в 13 лет по высоте всего 10.3 % с колебаниями превышений высот семей от – 19 до +15. При этом сравнение семей от урожаев разных лет показало, что положительные отклонения по высоте повторяются с частотой 0.16 и селекционный сдвиг не превышает 5–10%. Были сделаны выводы необходимости корректировки программ и стратегии селекции (Бамбе, Роне, 1981).

Таким образом, эффект селекции популяций в отношении высоты составляет 4,6-16% и оказывается в некоторых популяциях в два раза меньше, чем максимальные эффекты индивидуального отбора по группе лучших семей (15–33%), но часто бывает и равен ему, в особенности при селекции сосны, у которой индивидуальный отбор в некоторых регионах имеет эффект всего в 5–10%. То есть предсказуемых преимуществ для еще неизученных популяций индивидуальный отбор в России не имеет.

По-видимому, стремление быстрее получить желательный эффект и переоценка возможностей массового отбора на фоне недостатка информации о наследуемости продуктивности послужили причиной принятия решений, в которых создание ЛСП на базе не проверенных по потомству плюс-деревьев были основным звеном в программе селекции для всех лесных видов древесных растений в СССР (Гиряев, 1983). Тем более что и в мировой практике закладка ЛСП была начата практически во всех странах, осуществляющих программы селекционного улучшения лесов (Ефимов и др.,

1989). Было также очевидным, что на такой территории, как ареалы хвойных в России, необходимая для корректировки программ информация не могла быть получена в короткие сроки (Шутяев, 2011).

В самом начале развертывания работ по лесной селекции в 1970-е годы предполагалось, что этот вопрос должен решаться с учетом зональных лесорастительных условий, уровня ведения хозяйства, научной обоснованности программ. Все направления селекции возможны при интенсивном ведении хозяйства, тогда как в таежных и малолесных районах рационально ограничиться отбором популяций на продуктивность и устойчивость, индивидуальной селекцией на урожайность (Новосельцева, 1974). В Сибири также предлагалось «...учитывая неопределенный эффект плюсовой селекции параллельно использовать метод популяционного отбора, используя лучшие древостои локальных популяций как естественные семенные маточники, что обеспечит большую устойчивость создаваемых насаждений, чем потомство немногих плюсовых деревьев. Маточные древостои должны исключаться из сферы промышленного использования путем оформления их в качестве резерватов генофонда» (Некрасова, 1981).

Но в Белоруссии и Украине придерживались «плюсового» направления. В России также пошли по этому пути, оставив без внимания селекцию популяций (Некрасова, 1981; Шутяев, 2011). Однако аргументы в пользу селекции популяций были. Так, в Вологодской области испытания потомства ели из 8 популяций от 66 деревьев в 3-летнем возрасте показали (Попов, 1983), что высоты лучших семей превышали среднюю в опыте на 18–68%, а 3 лучших и 3 худших потомства популяций различались по средней высоте на 20–30%. Рекомендовалось не использовать популяции с медленнорастущим потомством и для каждого лесосеменного района предлагались следующие этапы селекции хвойных пород:

- отбор продуктивных популяций;
- оценка их потомства и организация в лучших популяциях семенных заказников;
- отбор в семенных заказниках плюсовых деревьев;
- оценка плюсовых деревьев по семеношению и росту потомства;
- вегетативное размножение (на ЛСП) плюсовых деревьев с хорошей скоростью роста потомства и семенной продуктивностью.

То есть в программе В.Я.Попова (1983) создание ЛСП предлагалось последним, пятым этапом, в отличие от Генеральной схемы развития лесного семеноводства 1980 года, где создание ЛСП следовало сразу за выделением плюс-деревьев и не обременялось сохранением их генофонда в естественной среде и испытаниями потомства.

В программах селекции обычно используют сочетание нескольких методов и ни один не может считаться главным до выяснения практических результатов. В лесной селекции применяют обычно следующую схему: отбор по потомству экотипов (популяций), массовый отбор внутри лучших

популяций, отбор по потомству (Райт, 1978; Драгавцев, 1981; Попов, Тучин, 1980). В нашей стране в программе лесной селекции эти и другие методы предусматривались (Основные положения ..., 1976). Однако основными были отбор плюсовых насаждений и деревьев, которые получили название «селекционной инвентаризации естественных насаждений». Эта схема селекции не обязывала исполнителей испытывать потомство. В дальнейшем это требование появилось (Основные положения ..., 1994).

Известно, что поведение (изменчивость во времени, в других условиях) средних оценок, полученных для группы растений, более устойчиво, чем поведение его отдельных членов. Поэтому потомства ценозов теоретически должны быть более устойчивы в росте, чем отдельные семьи и для них возможны ранние оценки роста. В Белоруссии для предварительного отбора быстрорастущих популяций ели были успешно применены оценки уже в 5-летнем возрасте с последующим их уточнением (Волович, 1983).

Исследование вопроса о раннем отборе лучших популяций сосны в Сибири (Ефимов и др. 2010) показало, что высокие корреляции ( $r_{s} \sim 0,8$ ) к высотам климатипов в 30-лет начинают в начальный период кульминации роста, в 10-12 лет, однако уже в возрасте 4–5 лет имеются корреляции с приростами как высоты, так и диаметра. При этом в возрасте 8–10 лет возможен отбор лучших вариантов при задаваемой интенсивности, например в 40%, для отбора в последующем, к 30 годам, 20% лучших географических происхождений. По этим данным можно определить, что надежность отбора быстрорастущих популяций в 10 лет – около 50%.

По-видимому, селекцию популяций важно просто начать и ранние оценки будут ориентиром для других систем селекции. При оценках по высотам объемы выборок в испытательных культурах сокращаются в разы (Туркин, 2007). Тогда число испытываемых происхождений и семей можно увеличить в десятки раз, что позволит увеличить генетический выигрыш селекции (Царев и др., 2010). В изучении популяций могут быть выделены приоритеты, в частности, определение их границ (Видякин, 1999), что сомнений не вызывает. Эта работа занимает годы. Ее результаты крайне нужны для селекции популяций, которая является наиболее приемлемой для использования в семеноводстве на данном этапе (Исаков, 1999).

Сейчас стала известна сложная структура популяций, включающая изопопуляции (Голиков, 2010, 2011), отличающиеся конкурентными, эдафическими и световыми предпочтениями, определяемыми соотношением энантиоморф (правых и левых форм). Поэтому параллельно надо изучать потомства разнообразных текущих состояний популяции, представленных насаждениями разных типов леса, типов вертикальной структуры (одно- и разновозрастных) и типов развития древостоев, которые определила их начальная густота. По результатам испытаний всегда можно отобрать лучшие варианты, не дожидаясь определения границ популяций.



Подводя итоги данных, полученных в России по плюсовой селекции, индивидуальному отбору и селекции популяций на выборках большого объема, можно констатировать следующее:

- для этапа массового отбора генетический сдвиг по регионам и популяциям меняются для сосны обыкновенной от -12.7 до +7,0%; достоверно превышали контроль 3–34% семей сосны и 4–22% семей ели. Прогнозировать его успех невозможно из-за большой вероятности разных оценок для популяций, от положительных и нейтральных до отрицательных;

- при индивидуальном отборе генетический сдвиг в группе лучших семей по разным популяциям также изменяется от малозначимого до очень высокого (от 5 до 33%), что также не позволяет априорно рассчитывать на его успех во всех случаях применения;

- в селекции популяций различия между крайними вариантами составляют от 4.6 до 16% ;

- в качестве общей и грубой средней оценки можно считать, что индивидуальный отбор в среднем дает генетический сдвиг около 19%, массовый отбор близок к нулю (для сосны -1,1%; для ели финской +2.7%), а в селекции популяций генетический выигрыш достигает 10%.

Ранее (Ефимов и др., 1989; Ефимов, 1991) сдвиг для этапа массового отбора по сосне (для ЛСП-1) оценивался на уровне 8 %, а к этапу индивидуального отбора (для ЛСП-2) – 35 % (по объёму ствола). Из проведенного анализа также следует, что для исключения случайного попадания на непродуктивные потомства нужны испытания популяций в лесосеменных районах еще до начала выделения плюсовых деревьев, что предупредит получение близких к нейтральным и отрицательных результатов в селекции хвойных.

Во всех системах селекции существует проблема генетической оценки плюс-деревьев в испытательных культурах. С ней связаны вопросы о минимальном возрасте надёжной оценки быстроты роста потомств, густоте выращивания, числе агрофонов, а также вопрос о контроле (Райт, 1978; Роне, 1980; Ворончихин и др., 1991; Ефимов, 1991; Семериков и др., 1998; Исаков, 1999; Тараканов, 2003; Туркин, 2007).

В особенности актуальны вопросы о раннем и «окончательном» возрасте, в котором продуктивность потомств может быть оценена достоверно, то есть с приемлемой вероятностью. Вопросы эти требуют анализа исследований по онтогенезу древесных растений.

## **1.6. Наследуемость признаков и перспективы селекции хвойных**

Генетическая ценность родительских деревьев выражается в терминах комбинационной способности – общей (ОКС) и специфической (СКС). По определению Д.С.Фолконера (1985), ОКС «представляет собой среднее значение по всем F1 , для которых данная линия является родительской, и ее

величина выражается как отклонение от общего среднего по всем кроссам». В отличие от общей, специфическая комбинационная способность относится к потомству, полученному от скрещивания двух конкретных родителей и может значительно отличаться от ОКС. Данные величины выражают в долях или процентах от среднего значения в контроле и получают оценки генетической ценности родителей, по которым рассчитывают ожидаемое генетическое улучшение на ЛСП-2 после отбора для нее матерей с высокой оценкой ОКС (Ефимов, 1997, 1999; Туркин, 2007; Шейкина, 2004).

Два типа комбинационной способности ОКС и СКС отражают различные типы взаимодействия между аллелями в генном локусе. ОКС представляет результат скрещивания со многими другими родителями и отражает ту часть его генотипа для определенного признака, которую родитель может передать своему потомству независимо от того, какие другие родители вовлечены в скрещивание. ОКС представляет аддитивный тип действия генов и родители с высокой ОКС рассматриваются как хорошие партнеры для скрещиваний. Большинство программ селекции использует аддитивную часть генетической дисперсии, с помощью которой рассчитывают значения наследуемости в узком смысле (Царев и др., 2010).

СКС отражают доминантное или эпистатическое взаимодействие между специфическими аллелями или генными локусами и используется в других, менее распространенных селекционных программах для лесных пород на двух направлениях. Первое направление – это получение в потомстве F1 гибридного потомства с эффектом гетерозиса с целью вегетативного размножения и выращивания лучших гибридов, второе направление еще менее известно, но его эффект может быть таким же высоким и преследует цель создания биклоновых ЛСП в результате нахождения удачных пар кроссов после отбора в качестве исходного материала высокосамофертильных деревьев (самоопылителей), то есть деревьев-родоначальников инбредных линий, с помощью которых возможно получение гибридного гетерозиса (Исаков, 1999).

Наиболее распространено получение оценок ОКС для древесных растений в результате изучения потомства от свободного опыления – семей полусибов в испытательных культурах на выравненном агрофоне в типичных для данного района условиях. Так как состав опылителей меняется, то необходимы испытания по меньшей мере семян дерева от трех урожаев (Шутяев, 2011; Указание..., 2000; Положение..., 1994). Тем не менее, во многих исследованиях используют оценки и по одному урожаю (Ефимов, 1997; Туркин, 2007; Шейкина, 2004; Митрофанов, Кузнецов, 2006).

Получение оценок СКС более трудоемко и осуществляется при изучении потомства, полученного в результате контролируемых скрещиваний, что требует применения сложных схем переопыления материнских растений (Фолконер, 1985).

Наследуемость (коэффициент наследуемости) означает отношение, указывающее с какой степенью родители передают свои свойства потомству и по которому можно производить расчет примерного выигрыша (сдвига при отборе). Различают наследуемость в широком ( $H^2$ ) и узком ( $h^2$ ) смыслах слова, принимающие значения в интервале от 0 до 1.0. Первая отражает суммарный вклад генетических различий в общую дисперсию признака, вторая – долю аддитивного компонента генетической дисперсии в общей дисперсии признака (Петров, 1973; Животовский, 1991; Царев и др. 2010):

$$H^2 = \sigma^2g / \sigma^2t ; \quad h^2 = \sigma^2a / \sigma^2t ,$$

где  $\sigma^2g$  – генотипическая дисперсия;

$\sigma^2t$  – общая дисперсия;

$\sigma^2a$  – дисперсия, обусловленная аддитивными генными эффектами.

Однако в практической селекции положенные в основу этих формул предположения биологического и статистического характера нарушаются и поэтому они служат лишь для качественных оценок перспективности отбора по исследуемым признакам, а также для обоснования схем и методов селекции (Петров, 1973, 1974; Петров и др., 1981; Царев и др., 2010).

Коэффициент наследуемости определяют по корреляции между особями той или иной степени родства (между клонами, полусибями, материнскими деревьями и их полусибовыми потомками и т.д.) на основе дисперсионного, регрессионного и корреляционного анализа. Показатель сходства (коэффициент внутриклассовой корреляции, коэффициент регрессии или корреляции) умножается на коэффициент, который оценивается на основе "коэффициентов путей Райта", отражающих степень родства (Царев и др., 2010).

Оценка наследуемости в широком смысле слова возможна также методами, не требующими смены поколений, что позволяет избежать сложных схем перекрестного опыления: методом эталонов и методом "фоновых признаков". Первый основан на оценке компонента экологической изменчивости по раметам (Дишлер, Рашаль, 1973). Второй – на эколого-генетических корреляциях и выделении "фоновых признаков", "маркирующих" экологические отличия конкретного места роста растений, имеющих слабую генотипическую дисперсию, но высокую паратипическую (экологическую) корреляцию с селектируемым признаком (Петров, Драгавцев, 1969; Гинзбург, Драгавцев, 1970; Драгавцев, 1973; 1981).

Метод перспективен и для решения важной проблемы идентификации генотипов по фенотипам (Пути генетического... 1985) и получил развитие в «Методе экологических поправок» (Драгавцев, Тараканов и др., 2008). Он заключается в аппроксимации криволинейной зависимости средней высоты растений на делянках методом скользящих средних (Тьюки, 1981). Это дает более реалистичные оценки эколого-генетических компонентов дисперсии, а

также повышает вероятность идентификации лучших семей в испытательных культурах с волнистым рельефом. Например, корреляция между рангами 30 семей по оригинальным и преобразованным данным составляет лишь 0.73, что свидетельствует о существенной ошибке в идентификации лучших семей (Драгавцев, Тараканов и др., 2008).

Наиболее многочисленны данные о наследуемости высоты ствола у видов сосны. Необходимо отметить, что у сосны обыкновенной наследуемость высоты и диаметра ствола существенно ниже, чем у многих других быстрорастущих видов рода *Pinus* (Райт, 1978). Ведущие украинские селекционеры (Молотков, Патлай 1990) сообщают о том, что этот показатель варьирует в зависимости от популяции, но в целом находится в пределах 0.1–0.2. Близкие оценки даются в других сводках (Роне, 1980; Селекция лесных пород, 1982; Пути генетического..., 1985; Бреусова, 1988; Ефимов, 1999; Царёв и др., 2002). В сравнении с сосной у ели гибридной отмечена несколько более высокая наследуемость быстроты роста у потомства плюсовых деревьев в Кировской (Ворончихин и др., 1991; Видякин, 2010) и Костромской (Голиков, 2006) областях.

Коэффициенты наследуемости меняются в зависимости от года сбора семян, условий выращивания и возраста потомств (Бамбе, Роне, 1981; Ефимов, 1981; Роне и др., 1980; Биргелис, Рашаль, 1988; Исаков, 1999; Matheson et.al., 1994). Наследуемость с увеличением возраста потомств может возрастать (Ефимов, 1991). В то же время имеются данные о расхождении оценок наследуемости, полученных по данным дисперсионного и регрессионного анализов и обычно первые завышены (Бауманис и др., 1975; Роне, 1980). Но даже в широких экспериментах со многими семьями наследуемость не может быть оценена без ошибки, а для ее точной оценки составляют специальные экспериментальные планы (Снедекор, 1961; Пирс, 1969) и, например, наследуемость, равная 0.15, не должна рассматриваться как слишком отличная от 0.20. Важным, но часто игнорируемым аспектом оценок наследуемости является их применимость только к отдельным популяциям, растущим в определенном отрезке времени с их изменением при изменении условий, когда генетический контроль становится другим по мере взросления дерева и они должны рассматриваться на вероятностном уровне (Zobel, Talbert, 1984). В особенности сильные изменения затрагивают данные по выборкам малого объема (Тьюки, 1981; Ефимов, 1997). Степень их изменения дискутируется, но наличие изменений мало кем оспаривается (Царев и др., 2010).

Приведенные данные свидетельствуют о сложной генетической обусловленности и экологической лабильности признаков продуктивности у хвойных. Вероятно, существенный вклад в генетическую дисперсию данной категории признаков вносят неаддитивные эффекты и на результаты анализа могут влиять эффекты конкуренции и взаимодействие "генотип-среда" (Shelbourne, 1972; Squillace, Gansel, 1974; Пути..., 1985; Котов, 1983;

Magnussen, Yeatman, 1987; Florence, Dancik, 1988; Falkenhagen, 1989; Петров и др., 1990; Драгавцев, 1994).

В отличие от продуктивности, физико-механические и анатомические признаки древесины хвойных видов отличаются довольно высокой наследуемостью, на уровне 0.5-0.8 (Царев и др., 2010).

Коэффициенты наследуемости  $H^2$  и  $h^2$  теоретически могут использоваться для предсказания эффективности отбора по формулам:

$$R = H^2 \times S \text{ (при вегетативном размножении)}$$

$$R = h^2 \times S \text{ (при семенном размножении)}$$

где  $R$  – генетический сдвиг и  $S$  – селекционный дифференциал (Falconer, 1960).

В иных интерпретациях генетический сдвиг называют селекционным эффектом (Ефимов, 1997), сдвигом при отборе и генетическим выигрышем (Царев и др., 2010). Селекционер может воздействовать на выигрыш, максимизируя наследуемость путем унифицирования и контроля за условиями среды. Это основной фактор, который используется при планировании создания испытательных генетических объектов. Увеличение выигрыша может быть получено и путем увеличения селекционного дифференциала, причем в искусственных популяциях больший эффект можно получить за счет увеличения показателя  $h^2$ , а в естественных – за счет увеличения селекционного дифференциала (Царев и др., 2010).

В период массового выделения плюсовых деревьев в 1970-80-е годы предлагались упрощенные методы их выделения в расстроенных насаждениях на основе массовых таблиц хода роста (Селекция..., 1982; Нестеркин, 1986) и с расчетами селекционного дифференциала относительно ближайших 5-7 деревьев (Ненюхин, 1973, 1983). В результате применения этих методов значительная часть плюсовых деревьев оказалась с низкими показателями, (Белоус, Кравченко, 1989; Тараканов, 2003).

В начальный период развития лесной селекции изучалось многообразие деревьев по множеству признаков, которые можно объединить под общим названием «косвенные признаки». Они не связаны напрямую с селекционируемым признаком, например, с объемом дерева, и не являются его частью, как, например, высота, диаметр и их приросты. Это формы по строению коры, ее окраске; тип ветвления, форма кроны, строение и окраска генеративных побегов, величина, форма, окраска шишек и семян и другие. Высказывалось предположение, что некоторые из них могут быть связаны с продуктивностью и необходимо их изучение для использования в селекции (Альбенский, 1959; Яблоков, 1962; Вересин, 1963; Гиргидов, 1976; Коновалов, Пугач, 1978). В дальнейшем их изучение стимулировало развитие фенетики и популяционной биологии, а также изучение структуры популяций древесных видов (Правдин, 1964, 1967, 1975; Попов, 2005; Яблоков, 1980, 1987; Видякин, 1991, 2004; Видякин, Глотов, 1999 и др.).

В перечисленных и многих других работах были выяснены различия в росте и качестве древесины у различных морфоформ, однако задача выяснения их влияния на рост потомства, за исключением влияния массы семени, в большинстве работ не ставилась. В опытах с гетерогенными партиями семян, представляющих собой смесь семян одной или нескольких популяций в Европейской части России оказалось справедливым заключение, что в большинстве случаев крупные растения получают из крупных семян или при посеве семян, извлеченных из крупных шишек (Тольский, 1950; Войчаль, 1953; Старченко, 1957; Дашкевич, 1961; Гиргидов, 1968, 1976). Но со временем различия в росте сглаживались и рост опытных культур выравнивался (Мишуков, 1966, 1974; Гиргидов, 1976; Рубцов, 1992).

Имеются и другие данные. Так, наблюдения за ростом потомства 14 деревьев сосны в течение 21 года показали, что самые быстрорастущие потомства выросли не из самых крупных семян, при наличии общей положительной связи между массой семян и ростом семей (Проказин и др., 1975). В Красноярском крае рост и сохранность 11-летних культур сосны из наиболее крупных семян (5% общего количества) оказались даже намного хуже, чем из семян обычной величины (Черепнин, 1980). Возможно, в отношении массы семени действует стабилизирующий отбор и поэтому потомства особей с семенами средних размеров обладают рядом селекционных преимуществ (Barnett, Dunlap, 1982; Urbanski, 1978).

Окраска семян у сосны также может иметь определенное селекционное значение (Долголиков, Осьминина, 1978). В Эстонии отмечалась меньшая всхожесть у светлых семян и худший рост сеянцев и 10-летние культуры из черных семян были на 8-13% выше, чем культуры из семян других окрасок (Пихельгас, 1971). На Украине были изучены 40-летние культуры, заложенные из 12 групп семян по окраске и существенно хуже сохранились культуры из светлых семян (Патлай, 1979). При исследовании семян сосны из 93 пунктов (Проказин и др., 1975) светлые семена характеризовались пониженной энергией прорастания, которая составляла 75% против 81% у черных и пестрых семян. В Минской обл. отмечалась меньшая повреждаемость культур побеговьяном, созданных из темных семян (Ростовцев, 1979), сеянцы из темных семян устойчивы также и к фузариозу (Горшков, 1966). Однако на Северо-западе России саженцы из светлых семян равнозначны семенам других окрасок (Долголиков, Осьминина, 1978).

Некоторые исследователи считают, что окраска связана с условиями и светлые тона присущи свежим и сухим сосновым борам, а семена с преобладанием темного оттенка – влажным условиям произрастания (Черепнин, 1980). В фенетических исследованиях изучение окраски семян показало, что она определяется тремя слоями, отличаются высокой наследуемостью и частота фенотипов третьего окрасочного слоя может служить в качестве маркеров популяций сосны (Видякин, 1991, 2001, 2003).

Суммируя изложенное отметим, что влияние признаков генеративных органов на потомства обусловлено не только простым физическим влиянием (большой размер семян – выше потомство), но и неоднозначными связями в последующем. Их использование будет эффективно после изучения конкретных насаждений, а в неизученных ценопопуляциях можно предполагать наличие желательных связей только априорно.

На ЛСП и ПЛСУ наблюдается наследственная предрасположенность к определенной интенсивности семеношения, которая сохраняется при вегетативном размножении и поэтому необходим отбор маточников с высокой семенной продуктивностью (Долголиков, 1973; Гайлис, 1974; Дрейманис, 1972, 1975; Ефимов, 1978; Манцевич, Сероглазова, 1979; Ефимов, 1997). В России к 1997 г. было заложено более 7 тыс. га этих объектов (Ефимов, 1997). Урожайность их составляет в начальный период устойчивого плодоношения в среднем 5 кг/га при максимальных урожаях до 15-20 кг/га (Ефимов, 1990; 1991).

Общее количество семян на деревьях и их качество определяется в основном женскими партнерами. При одинаковых таксационных показателях развития материнских деревьев наблюдаются резкие различия в массе семян, размерах шишек (Гиргидов, Гусев, 1976), а количество полнозернистых семян на деревьях изменяется от 0,15 до 11,2 тыс. шт. (Ефимов, Белобородов, 1977). На ПЛСУ сосны есть деревья, высокоурожайные по количеству шишек, но совершенно не дающие полноценных семян и относительный выход семян колеблется от 0 до 3%. При этом отмечается больший выход семян из ширококонусовидных шишек по сравнению с узкоконусовидными (Морозов, 1981; Котов, Вяткин, 1983).

Обильное семеношение в географических культурах энергию роста матерей не снижает и определенным образом не сказывается на качестве семян и росте сеянцев (Манцевич, 1975). На ЛСП между скоростью роста клонов сосны в высоту и интенсивностью семеношения отмечена положительная связь с высокой генетической обусловленностью обоих показателей, что позволяет сочетать их при селекции (Бондаренко, 2001).

При исследовании влияния опылителей на выход семян и качество всходов оказалось (Тучин, 1982; Попов, Тучин, 1980), что наиболее приемлемыми с точки зрения опылителей являются деревья, которые производят быстрорастущее потомство и имеют большой выход семян. При высоких показателях роста потомства некоторые клоны дают мало семян и дальнейшее размножение на ЛСП-2 такой элиты, как и использование плюсовых деревьев с невыясненной репродуктивной способностью, может оказать сильное влияние на стоимость семян (Данусявичус, 1985, 1986; Ефимов, 1987, 1997). Стимулирование семеношения повышают его, но не устраняет различий в семеношении между клонами, которое продолжает различаться в десять и более раз (Любич, Собинов, 1983; Белобородов, 1978, 1989; Бондаренко, 2001; Туркин, 2007).

В связи с этим отбор клонов для семенных плантаций второго поколения необходимо проводить по двум признакам – показателям урожайности и скорости роста семенного потомства (Тучин, 1982; Ефимов, 1997; Туркин, 2007). На существующих ПЛСУ можно проводить изреживание с учетом плодоношения деревьев (Потылев, 1983) и выхода семян из шишек (Котов, Вяткин, 1983; Морозов, 1981).

Изменчивость деревьев по интенсивности семеношения в естественных популяциях сосны и ели весьма высока и достигает различий в десятки и сотни раз (Мамаев, 1970, 1972; Морозов, 1976, 1980). На ЛСП различия между клонами имеют тот же порядок, что осложняет и нарушает сбалансированность их вклада в генный пул семян (Ефимов, 1997; Исаков, 1999). Например, на ЛСП из 22 клонов сосны в Сибири всего лишь 2-3 клон ежегодно продуцировали 50% семян и более (Тараканов и др., 2001).

В лесной селекции обозначилось также направление работ, которое рассматривает изменчивость химического состава растений. Обнаружены существенные различия по эффективности использования элементов N, P, K, Ca, Mg, Fe, Al, Zn, Cu, что проявляется в межпопуляционных, межсемейных и межклоновых различиях в их содержании на выровненном агрофоне у различных видов сосен, ели европейской и некоторых других древесных видов. Однако их наследуемость зависит от вида растений, условий тестирования и элемента, варьируя от недостоверных до высоких значений (Тараканов, 2003). Для сосны обыкновенной была показана генетическая обусловленность химического состава растений и несомненные достоинства анализа популяций по особенностям их элементного состава для повышения эффективности ее отбора на скорость роста и устойчивость, а также применение в качестве генетических маркеров концентраций «зольных» элементов Ca, K, Zn в хвое, причем последние наследуются более строго, чем «органогенные» элементы (Тараканов и др., 2007).

Изучение природных популяций сосны обыкновенной на Северо-Западе России по составу вторичных метаболитов в качестве молекулярно-генетических маркеров показали, что условия местопроизрастания оказывают достоверное влияние на хемотипическую структуру древостоев (Маслаков, Жигунов, 2004). На дренированных почвах явно преобладают хемотипы с кареновым типом метаболизма, а на почвах с избыточным увлажнением – с пиненовым. В свое время на использование монотерпенов хвои возлагались определенные надежды (Чернодубов, 1978; Ворончихин и др., 1979; Высоцкий, Акимов, 1981; Высоцкий, 1983), но их наследуемость оказалась сложной. Оказалась несостоятельны представления о строгом генетическом контроле метаболитов эфирного масла хвои, выявлено взаимодействие «генотип-годы» и аддитивный характер наследования монотерпенов (Исаков, 1999; Исаков и др., 1981).

Еще одно новое направление в лесной селекции может быть связано с альтернативными фенами – правым и левым вращением мест крепления



хвои на побеге, которые называются «энантиоморфы» (Хохрин, 1977). Так, изучение 28-летних культур с густотой посадки 1 и 4 тыс. экз. на 1 га показало, что в густых посадках правые формы превосходили левые по высоте на 7-8 % и по объему ствола на 33%. В редких посадках, наоборот, левые формы имели лучшие показатели (Голиков, Жигунов, 2011). В свете этих представлений может быть совершенно по-иному объяснено сильное влияние на рост ели в культурах направление их рядов (Верт и др., 1974).

Перспективной может оказаться диагностика засухоустойчивости растений на основе использования инфракрасного излучения (Зыков, 2003).

В последние годы традиционные направления в селекции и изучении популяций начинают дополнять генетические технологии (Семкина, 1985; Алтухов, 1989; Семериков и др., 1993; Белоконь и др., 2004; Политов, 2007; Рогозин, Боронникова, 2008; Резолюция..., 2010; Нечаева и др., 2012).

В заключение обзора литературы можно констатировать, что в лесных науках отмечается кризис, связанный с отсутствием общей теории онтогенеза. Для дендроценозов неясен механизм их изреживания, причины возникновения биогрупп и причины смены деревьев-лидеров с возрастом, а важная роль правых и левых форм еще только изучается. Нерешенность этих вопросов, тем не менее, устраивает некоторых сторонников классического лесоводства, так как иной взгляд на законы развития древостоев и правил ухода за ними и уже не оставит места для «рубок дохода» с неоправданным изъятием живых стволов из продуктивных насаждений.

В отсутствии общей теории развития дендроценозов каждая из лесных наук формирует свои устоявшиеся представления о закономерностях (парадигмы), периодически их модифицирует, но не обладает стремлением к их переосмыслению и решение вполне может прийти извне от других наук. Ряд проблем требуют безотлагательных исследований, без которых вряд ли удастся продвинуться вперед. К таким проблемам можно отнести:

- процессы в пологе древостоя при максимальной сомкнутости 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 хвои и листовой и его использование при выращивании искусственных лесов;
- наследуемость характера роста потомствами древостоев с отличиями в начальной густоте и при изменении фона выращивания;
- ранняя диагностика роста 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.

## 2. ОБЪЕКТЫ, ОБЪЕМЫ РАБОТ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

### 2.1. Объекты и объемы исследований

Тенденции естественного отбора и развитие деревьев сосны обыкновенной и ели гибридной изучались в восьми ценопопуляциях, расположенных в Сивинском, Закамском, Пермском и Добрянском лесничествах Пермского края. Ценопопуляции были созданы искусственно как производственные лесные культуры в разные годы, отличались равномерной полнотой и начальной густотой, с посадкой рядами. В качестве посадочного материала использовали у сосны 2-летние и у ели 3-летние сеянцы. Шесть участков представлены культурами сосны в возрасте 29–40 лет, создаваемыми на суглинистых почвах на старопахотных землях (три участка) и на песчаных и супесчаных почвах на гарях (также три участка). Два участка были культурами ели на суглинистых почвах в возрасте 70 и 78 лет. В культурах на модельных деревьях проводили ретроспективный анализ хода роста ствола до возможно более раннего возраста (табл. 3).

Таблица 3

Объекты и объем работ в искусственных ценопопуляциях (лесных культурах) сосны и ели

Порода	Возраст, лет	Пробные площади, шт	Моделей, шт	ТУМ, индекс	Класс бонитета	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					

Для изучения другого рода тенденций эволюции, возникающих при искусственном отборе (селекции), привлекалось 16 популяций, в т. ч. 4 искусственных популяции сосны (постоянные лесосеменные участки, ПЛСУ), 7 популяций ели естественного типа и 5 искусственных популяций ели (лесных культур), расположенных в средней части Пермского края, почти в центре Верхне-Камского лесосеменного района (Лесосеменное...,

1982). В общей сложности за период с 1978 по 2008 гг. исследовано семеношение у 2732 деревьев, всхожесть семян у 996 образцов, средние высоты растений в 1435 потомствах деревьев сосны и ели. Во всех проведенных испытаниях потомства последние измерения высот проведены у 62.5 тыс. растений по 1962 вариантам опытов (табл. 4).

Таблица 4

Объекты и объем работ в ценопопуляциях сосны и ели

Объекты исследований	Число, шт.	Исследованы показатели				Объем последних измерений во всех испытаниях, шт.*	
		Семеношение, шт. деревьев	Всхожесть семян, шт. образцов	Средняя высота растений, шт. вариантов			
				в потомствах	в контроле	семей и контроля	растений
ПЛСУ сосны	4	2 207	984	910	13	1 425	41 637
Естественные популяции ели	7	301	7	301	7	308	11 234
Искусственные популяции ели	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 урожая в шести опытах с разными условиями, у ели – один урожай в двух опытах с ИК на суглинистой и в ИК на супесчаной почве

В настоящей работе приводятся и обсуждаются результаты, полученные по сосне. Результаты по ели гибридной обсуждаются в контексте основных закономерностей и были приведены ранее в нашей монографии «Лесные культуры Теплоуховых в имении Строгановых на Урале: история, законы развития, селекция ели». Издание второе, дополненное. Пермь, 2012. Первое издание этой книги было посвящено 200-летию со дня рождения основателя этой династии выдающихся лесоводов нашего Отечества – А.Е.Теплоухову и вышло в свет в 2011 году накануне дня его рождения.

## 2.2. Исходный материал для селекции сосны

В исходный материал вовлекалось максимально возможное число деревьев. Расчеты показали, что если после испытаний с короткими сроками (до 7-10 лет) надежность выявленных кандидатов в сорт считать на уровне 50%, то для выведения сорта-популяции необходимо представить на Государственные сортоиспытания (ГСИ) до 60 деревьев-кандидатов (Рогозин, 1990). Ориентировочно мы приняли интенсивность отбора лучших семей в трех последовательных испытаниях потомства разных урожаев,

соответственно, 25, 50 и 50%. Это означало, что для выявления 60 кандидатов необходимо испытать потомство  $60/0.25/0.5/0.5=960$  деревьев и общая схема работы представлялась нам следующим образом. После первого испытания из 960 деревьев выделяем 240 лучших и испытываем у них второй урожай семян; далее по потомству выделяем из них 120 лучших и испытываем третий урожай, в котором выделяем необходимые для представления на ГСИ 60 деревьев-кандидатов в сорт-популяцию.

Отбор на скорость роста мы сочетали с отбором на семенную продуктивность и ее интенсивность предполагали на уровне примерно 50%. Поэтому исходный материал было необходимо удвоить, то есть изучить семеношение по меньшей мере у  $960 \times 2 = 1920$  деревьев.

Исходя из этих расчетов, в 1977 г. мы начали отбор урожайных маточников и испытания их потомства. В селекцию были вовлечены четыре участка ПЛСУ примерно одинакового возраста, расположенные на момент изучения в следующих лесхозах и лесничествах (табл. 5)

Таблица 5

Местонахождение и краткое описание постоянных лесосеменных участков сосны, использованных в качестве исходного материала селекции на момент начала исследований в 1977-198 гг.

Название	Лесхоз	Лесничество	Площадь, га*	Квартал		Год создания	Возраст лет**	Координаты	
				старый	новый			NC	EB
Очерский	Оханский	Очерское	2.0	23	22	1960	19	57°57'57''	54°40'29''
Пермский	Пермский	Пермское	3.0	28	107	1962	19	57°57'38''	56°25'41''
Левшино-1	Пермский	Левшинское	3.0	19	23	1962	19	58°6'50''	56°28'00''
Левшино-2	Пермский	Левшинское	4.0	19	23	1962	20	58°6'56''	56°28'00''
Нижне-Курьинский	Закамский	Нижне-Курьинское	3.0	46	18	1964	22	58°3'57''	56°2'36''

\* - изученная площадь; \*\* - возраст изучения первого семеношения

Левшинский ПЛСУ изучали в два приема: в 1978 и в 1979 гг. и поэтому введено их разграничение: «Левшино-1» и «Левшино-2».

Возраст деревьев на начало исследований колебался от 19 до 22 лет, густота – от 120 до 300 шт./га. Условия местопроизрастания на всех участках – типы леса сосняки и ельники кисличниковые, почвы суглинистые дренированные, за исключением Нижне-Курьинского участка, где почвы супесчаные, подстилаемые с 90 см плотным легким суглинком. Пермский и Левшинский ПЛСУ были созданы в 1962 г. посадкой по схеме 12×5 м

отборными сеянцами, полученными из семян, заготовленных в 1959 г. с крупных деревьев сосны в сосняке кисличнике 1 бонитета при прорубке просеки для нефтепровода в кв. 102 Пермского лесничества Пермского лесхоза вблизи бывшего базисного питомника. Другие ПЛСУ сформированы изреживанием культур, заложенных местными семенами в 1960 г.

Отбор урожайных маточников проводили по 1–3 урожаям. Всего плодоношение изучено у 1703 деревьев, что немногим меньше, чем планировалось, из них содержание семян в шишках в первом урожае изучено у 1375 деревьев (81%); далее семеношение изучалось в разные годы у меньшего числа деревьев, которые по итогам испытаний потомства оказывались лучшими. Всего получено 2207 образцов семян, из которых для 910 были проведены испытания на быстроту роста (табл. 6).

Таблица 6

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 закладывались в 1980-1991 гг. в Очерском, Оханском, Закамском, Пермском, Кудымкарском, Ильинском лесхозах (ныне одноименные лесничества). Заложено 11 участков 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. Сохранность растений составила в культурах от 70 до 46%, в школах от 92 до 40%. В испытательных культурах (ИК) и испытательных школах (ИШ) 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. 7).

Структура и порядок проведения испытаний у сосны оказались сложными и далее показаны годы сбора образцов семян и основные этапы испытаний, с кратким указанием на особенности выращивания потомства материнских деревьев (табл. 8)

Таблица 7

Испытательные культуры (ИК) и испытательные школы (ИШ),  
заложенные лабораторией экологии леса ЕНИ ПГУ в 1980-1990 гг.

Год закладки	Местонахождение			Площадь, га	Вид опыта и потомство	Число вариантов, шт.			Число растений, тыс. шт.
	лесничество	участковое лесничество	квартал			семей	конт-роль	все-го	
<b>Сосна обыкновенная, урожай семян разных лет</b>									
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
<b>Ель гибридная, урожай семян 1986 г.</b>									
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
<b>Всего</b>				<b>33.0</b>	<b>ИШ, ИК</b>	<b>1886</b>	<b>76</b>	<b>1978</b>	<b>80.2</b>

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.

Таблица 8

## Распределение потомства ПЛСУ по годам урожая и по видам испытаний

ПЛСУ	Материнских деревьев, шт.	Год урожая	Выращивание посадочного материала	Вид испытаний и почва	Возраст, лет	Число семей, шт.
Первые урожаи и испытания						
Очерский	102	1977	тепл (2),	ИК супесч.	4	102
			пит (2)	ИК суглин.	6	63
	53	1985	пит (2),	ИК песч.	9	53
Левшинский	171	1979	пит (1)	ИШ супесч.	3	171
	134	1985	пит (2)	ИК песч.	9	134
Пермский	216	1981	пит(2)+шк(2)	ИШ супесч.	4	216
Нижне-Курьянский	234	1982	тепл (1)	ИШ песч.	7	233
			пит(1)+шк(2)	ИК супесч.	18	121
		1983	пит(1)+шк(2)	ИК супесч.	18	30
		1985	пит (2)	ИК песч.	9	112
Итого	910					1235
Последние испытания						
Очерский	12	1990	тепл (1)	ИШ супесч.	4	8
Левшинский	63	1985	тепл (1)	ИШ супесч.	4	63
Пермский	21	1985	тепл (1)	ИШ супесч.	4	21
Нижне-Курьянский	34	1990	тепл (1)	ИШ супесч.	4	34
Итого	130					126
Всего вариантов испытаний потомства 910 материнских деревьев						1361

Примечание: пит – питомник; tepl – теплица; песч. – песчаные, супесч. – супесчаные, суглин. – суглинистые почвы.

Данная таблица послужила далее как основа для других таблиц при анализе результатов. В этих таблицах, помещенных в следующих главах, объем выборок оказывался меньше, так как некоторые данные не включались в анализ, например, по причине обрезки вершин у части деревьев.



На рисунке 1 показан общий вид семенных деревьев, которые служили исходным материалом для селекции сосны обыкновенной (рис.1).



Рис.1. Деревья на Нижне-Курьинском лесосеменном участке спустя 28 лет после начала исследований в возрасте 50 лет. Кора подрумянена у 30 деревьев, лучших по показателям ОКС по четырем урожаям.

### 2.3 Планирование объема выборки в испытаниях потомства

Сортоиспытания семенного потомства основных лесобразующих пород должны выявлять варианты, которые в конкретных лесорастительных условиях растут лучше контрольных в высоту не менее чем на 10 % (Ефимов и др., 1989) и в общем виде условия отбора потомств выражаются формулой (по Цареву, 1984):

$$t = \frac{\bar{x}_n - 1,1 \cdot \bar{x}_k}{\sqrt{m_n^2 + m_k^2}} = \frac{\Delta}{m\Delta} \geq t_{0,05}, \quad (2.1)$$

где  $t$  – критерий достоверности;



$X_n$ ;  $X_k$  – средняя высота растений соответственно отбираемого потомства и контроля;

$m_n$ ;  $m_k$  – ошибки высоты соответственно у отбираемого потомства и контроля;

$\Delta$  – разность (превышение над критерием отбора);

$m_{\Delta}$  – совокупная ошибка опыта;  $t_{0,05}$  – критерий Стьюдента (для 95% вероятности).

Обычно данные условия стараются выполнить при каждом испытании нескольких потомств, которые после этого считаются быстрорастущими. Однако если расчеты сделаны для одного испытания, то и выводы справедливы только для одного конкретного случая — семян одного урожая, выращенных в конкретных экологических условиях. В серии опытов они усложняются, поэтому мы рассмотрели совокупную ошибку опыта  $m_{\Delta}$  более подробно в наших работах (Рогозин, 1995; Рогозин, Разин, 2012-а). В кратком изложении результаты этих исследований сводятся к следующему.

$m_{\Delta}$  зависит не только от случайной изменчивости высот растений, но и от изменчивости высот, вызванных экологическими условиями, использованием семян урожаев разных лет, пересадкой растений. Они вызывают изменения в росте потомств, а следовательно, и соответствующие виды ошибок: случайные ( $m_{случ}$ ), экологические ( $m_{экол}$ ), сортировочные ( $m_{сорт}$ ), связанные с измерениями ( $m_{изм}$ ) и репродуктивные ( $m_{репр}$ ). Все они регистрируются одновременно и образуют ошибку репрезентативности, рассчитываемую на основе среднеквадратического отклонения в каждом потомстве следующим образом:

$$m_{\Delta} = \sqrt{m_1^2 + m_2^2 + \dots m_i^2}, \quad (2.2)$$

где  $m_1, m_2 \dots m_i$  – виды ошибок.

При заданном минимальном  $m_{\Delta}$  можно планировать объем семей, спектр лесорастительных условий или число испытываемых репродукций, выбирая лучшую стратегию выведения быстрорастущего сорта. Дисперсионный анализ применим только в отдельном испытании, а для объединения результатов ряда опытов необходимы расчеты в относительных величинах (средние значения и ошибки, выраженные в процентах от контроля, т. е. от 100 %).

Средняя *случайная ошибка* высоты потомства, рассчитанная по нескольким независимым средним (по Н. Н. Свалову, 1977), равна:

$$m_{случ} = \frac{1}{n} \sqrt{m_1^2 + m_2^2 + \dots m_n^2}, \quad (2.3)$$

где  $n$  – число испытаний (блоков, участков культур разных лет);  
 $m_1, m_2 \dots m_n$  – случайная ошибка в каждом испытании, %.

Из формулы 2.3 следует, что при проведении 2 испытаний средняя случайная ошибка оказывается в 1.41 раза меньше, при 3 испытаниях – в 1.73 раза, при 4 испытаниях – в 2 раза, при 5 испытаниях - в 2.24 раза меньше и т.д.

**Экологическую ошибку** можно задать до опыта априорно. Предположим, что отбираемое потомство имеет высоту не менее 110 % (критерий отбора). Более низкие деревья или происхождения в следующее испытание не включаются. По нашим данным, максимальная высота некоторых семей сосны обыкновенной в 6 – 8 лет достигает 130 – 132 %. Будем считать, что высоты, равные 110 и 130 %, – предельные и встречаются редко (1 % случаев). Тогда согласно правилу "плюс-минус три сигмы"  $\sigma = (130 - 110) / 6 = \pm 3.4$  %, где  $\sigma$  - среднеквадратическое отклонение. Этот приблизительный расчет не учитывает ряда распределения вариантов, который может оказаться логнормальным. Однако для упрощения расчетов полученная величина может служить ориентиром. При планировании эксперимента важно учесть среднее ожидаемое значение ошибки. Примем, что при испытании в одних условиях экологическая ошибка равна величине найденного среднеквадратического отклонения ( $m_{\text{экол}} = \pm 3.4\%$ ), при испытании в двух условиях она снизится в  $\sqrt{2}$  раз, трех – в  $\sqrt{3}$  и т.д.

**Ошибку сортировки** посадочного материала рассчитывали следующим образом. Предположим, что в потомствах бракуется от 10 до 30% отставших в росте сеянцев. Для выяснения влияния таких отклонений при сортировке мы провели специальное исследование (Рогозин, 1986), в котором однолетние сеянцы пересаживали в школу без выбраковки в шести повторностях: в первую – 10 самых крупных экземпляров, в остальные также по 10 сеянцев, размеры которых постепенно снижались. В 3-летнем возрасте их средняя высота составила 218 мм, а в повторностях, соответственно, 231, 225, 223, 211, 206 и 193 мм. Какая же ошибка в определении этого показателя возможна при разной интенсивности браковки? При наиболее часто применяемой 20%-ной браковке было бы высажено 48 из 60 растений и их средняя высота оказалась бы  $(231 \times 10 + 225 \times 10 + 223 \times 10 + 211 \times 10 + 206 \times 8) / 48 = 219,8$  мм; при 10%-ной браковке высота 54 оставленных растений оказалась бы на 1,1 % меньше, чем при 20%-ной браковке, а при 30%-ной она оказалась бы, напротив, на 1 % больше варианта с наиболее часто применяемой браковкой в 20%. Предположим, что случаи с отбраковкой менее 10 и более 30% сеянцев будут только у 5 % вариантов. Тогда пределы от -1.1 до +1 % будут не что

иное, как пределы  $\pm 2\sigma$  (плюс-минус две среднеквадратических ошибки), откуда для одного испытания ошибка  $m_{\text{сорт}} = (1.1 + 1.0) / 4 = \pm 0.52 \%$ .

**Ошибка измерения** состоит из ошибок, вызванных разной глубиной заделки корневой шейки сеянца и округлением высоты при ее измерении. Будем исходить из того, что глубина заделки в 95 % случаев имеет пределы от 0 до 3 см и средняя ошибка составит  $3.0/4 = \pm 0.75$  см (размах плюс-минус две ошибки для 95% случаев). В 5 лет при высоте растений 40 см относительная ошибка для одного растения составит  $(\pm 0.75 \text{ см}/40 \text{ см}) \times 100 = \pm 1.9\%$ , для 50 саженцев  $1,9 \div \sqrt{50} = \pm 0,27 \%$ . Ошибку округления высоты при измерении примем равной  $\pm 0.5$  см, откуда средняя ошибка составит  $(0.5+0.5)/4 = \pm 0.25$  см. Для одного растения ее значение будет равно  $(\pm 0.25 \text{ см}/40 \text{ см}) \times 100 = \pm 0.62 \%$ , а для 50 растений составит  $0,62 \div \sqrt{50} = \pm 0,09 \%$ . Суммируя их значения для расчета ошибки измерения в потомстве из 50 растений, получаем  $m_{\text{изм}} = \sqrt{0,27^2 + 0,09^2} = \pm 0,28\%$ .

**Репродуктивная ошибка** возникает в результате неодинакового качества семян и ее расчет наиболее сложен даже в упрощенном варианте. Если под термином «потомство» понимать всю совокупность потомков дерева, полученных из семян урожая за много лет, а под термином «семья» – потомство только одного урожая, то репродуктивную ошибку находят как среднюю величину, на которую отклоняются высоты семей от высоты потомства. Назовем ее семейной ошибкой ( $m_{\text{сем}}$ ) высоты потомства. Однако она включает не только репродуктивную, но и среднюю случайную ошибку и ошибку сортировки. Тогда ее можно определить по формуле:

$$m_{\text{репр}} = \sqrt{m_{\text{сем}}^2 - m_{\text{случ}}^2 - m_{\text{сорт}}^2}, \quad (2.4)$$

где  $m_{\text{сем}}$ ,  $m_{\text{случ}}$  – выборочные средние значения собственно семейной и случайной ошибок по формуле 2.3.

Расчет указанных величин можно начинать уже после испытания семенами двух урожаев. В этом случае для конкретного потомства известная формула для расчета ошибки средней выборочной величины в выборке из 2 значений примет следующий вид:

$$m_{\text{сем}} = \frac{\sigma}{\sqrt{N}} = \sqrt{\frac{(\bar{x}_1 - M)^2 + (\bar{x}_2 - M)^2}{2-1}} \div \sqrt{2}, \quad (2.5)$$

где  $N$  – число испытываемых репродукций ( $N=2$ );  $\bar{x}_1, \bar{x}_2$  – высота семьи при испытании семенами соответственно первого и второго урожая;  $M$  – средняя высота потомства.

Опуская детали расчетов семейной ошибки, в которой были использованы данные 3–5-летних испытаний потомства 164 деревьев сосны трех ПЛСУ, для чего были использованы семена двух урожаев и их испытаний в одинаковых экологических условиях, отметим, что в результате выполнения всех указанных выше процедур было выяснено следующее.

Оказалось, что в планировании этого эксперимента для снижения совокупной статистической ошибки несравнимо большую значимость имеет число испытаний потомства в сравнении с другим планируемым параметром – объемом выборки в потомстве (семье) в любом из испытаний. Поэтому следует стремиться всемерно увеличивать число испытываемых урожаев семян. При этом если планируется серия испытаний, то можно смело и значительно пожертвовать объемом выборки в каждом из них и сократить число растений в потомствах до минимума. Последняя мера не столь сильно снижает достоверность таких сложных опытов, как это принято считать и как это кажется на первый взгляд.

Для конечной оценки, получаемой в результате обобщения нескольких испытаний, решающим является не число растений в семье, а число испытываемых урожаев семян (репродукций), далее идет число испытаний в разных экологических условиях и только затем уже статистическое различие между потомством и контролем определяет объем выборки. Снижение выборки в одном испытании даже в 10 раз приводит к небольшим изменениям. Так, при  $t_{0,25}$ , трех испытаниях и выборке  $n = 200$  растений НСР = 6 %, а при снижении объема выборки до  $n = 20$  растений НСР возрастает всего лишь до 6.7 %.

Конечно, это несколько повышает интенсивность отбора лучших семей. Поэтому нужно сопоставить затраты на получение образцов семян и на проведение испытаний. Так, по нашим данным, при испытании потомства 234 деревьев сосны в 5–6-летнем возрасте в двух условиях получены следующие выравненные частоты наиболее высоких семей в ряде распределения:

Высота семей, %	115	116	117	118	119	120	121	122	123
Частота, шт.	3.9	3.4	3.0	2.5	2.0	1.5	1.2	0.9	0.5

При НСР равной 6 % и критерии отбора 110 % будут взяты все потомства высотой 117 % и более и 1.7 шт. семей с высотой 116.1–116.5 %, входящих в ступень высоты 116 %. Это дает в сумме 13.3 потомства и интенсивность отбора составит  $13.3/234=0.057$ . При НСР, равной 6.7 %, интенсивность отбора возрастает до 0.047 или в 1.21 раза. Так как в нашем

примере в конечном счете необходимо получить 95 деревьев-кандидатов в сорт, то в первом случае надо собрать семена и испытать потомства от 1670 деревьев ( $95/0.057 = 1670$ ), а во втором – от 2020 деревьев (но число высаживаемых при этом в испытания растений сокращается на порядок).

**Есть и еще один способ снижения объема работ. Это «ступенчатые» испытания.** Так, вначале испытывают обозначено выше потомство 2.02 тыс. деревьев и через 5 лет отбирают 500 лучших материнских экземпляров, затем после испытания в других условиях второго урожая – уже 250. С них собирают третий урожай и испытывают его, выделяя 95 деревьев-кандидатов, которые по трем опытам показали лучший результат. Общее число вариантов в испытаниях составит  $2000+500+250 = 2750$ . Высаживая для варианта с объемом выборки  $n = 200$  с некоторым запасом по 300 растений в семье, получаем общее число растений – 825 тыс. Если  $n = 20$ , то высаживаем по 30 растений в семье и необходимо в 1.21 раза больше исходного материала, т. е.  $2750 \times 1,21 = 3330$  образцов семян и общее число высаживаемых растений составит всего лишь 100 тысяч или в 8 раз меньше против обычного «неступенчатого» испытания.

Следовательно, уменьшением числа высаживаемых растений в семье с 300 до 30 шт. мы сокращаем затраты на испытания потомства в 8 раз при незначительном (в 1.2 раза) увеличении средств на получение исходного материала. Соблюдая интенсивность отбора, в обоих случаях достигаем одинакового конечного результата краткосрочных опытов с испытаниями потомства – выделения 95 деревьев-кандидатов в сорт.

Таким образом, можно начинать сортоиспытания у лесных пород при меньших объемах выборки, чем это принято в настоящее время. Можно ограничиться измерениями 20–30 растений в потомстве в пределах одного испытания при соблюдении числа повторений и при условии, что это испытание никак не единичное, а представляет собой часть эксперимента в виде серии испытаний нескольких урожаев семян.

Подтверждение полученных нами минимальных объемов выборки (20–30 шт.) получено независимым и совершенно другим способом расчетов в республике Коми для 10-летних испытательных культур сосны (Туркин, Федорков, 2007).

В Латвии (Бауманис и др, 1975), в Швеции и Финляндии (Нааранен, 2002; Jansson, Danell, Stener, 1998; Mikols, 1993) уже давно закладывают испытания с представленностью 50–60 растений от семьи в одном опыте, что дает близкие к нашим объемы выборки: при сохранности растений около 50% измеряется 25–30 растений.

Оценку продуктивности потомства обычно разделяют на три этапа.

1. «Ранняя оценка» или «ранняя диагностика роста». Проводится у хвойных в возрасте до 20 лет.

2. «Предварительная оценка» проводится в возрасте 21 – 60 лет.

3. «Окончательная оценка» проводится в возрасте рубки.

В свою очередь, оценку продуктивности можно разделить на два вида: оценка роста растений и оценка продуктивности их сообщества.

**Оценка роста** растений в потомстве предполагает простые операции по измерениям их размеров и расчетам средних характеристик: высоты и диаметра ствола, размера кроны, среднего объема ствола и их статистик. Она может проводиться на линейных делянках с малым количеством растений, начиная с самого раннего возраста.

**Оценка продуктивности** сообщества растений возможна только на больших делянках, по форме близких к квадратным и с количеством растений, образующих небольшой древостой. На ней определяют основные таксационные характеристики древостоя (а не отдельных растений): запас древесины, полноту, класс бонитета а также и другие показатели, определяемые при оценках роста.

В первом случае возможна минимизация объема выборки, во втором выборки велики, так как в каждой повторности необходимо получить, по существу, небольшой древостой с измерением примерно 50–100 деревьев.

В испытательных культурах согласно действующим рекомендациям (Указания..., 2000) должно быть не менее трех повторностей и в каждой – не менее 100 растений. То есть испытания нацелены на получение сразу второй оценки – продуктивности. Такая методика весьма затратная и необходима ее корректировка (Тараканов и др., 2001); известны попытки ее совершенствования (Царев, 1984; Туркин, 2005; Федорков, 2011).

Оценка роста в условиях относительно свободного стояния возможна в небольшой период времени, ограниченный развитием до момента смыкания кроны, в котором отсутствует конкуренции за свет (корневую конкуренцию мы не рассматривали).

Например, это может быть оценка в возрасте до 4–5 лет в школе, до 15 – 20 лет в культурах с размещением растений через 1.0 –1.5 м, и примерно до 30 лет в культурах с размещением растений через 2.0 м. Однако далее начинается развитие растений в условиях сильной конкуренции и ее давление на рост потомства может быть очень разным. Например, в линейных делянках потомство будет испытывать давление своих родственников - растений своей семьи в ряду и давление растений других семей от соседних рядов, а в квадратных делянках давление будет преимущественно от полусибовых потомков своей семьи. Реакция потомств на давление «своих» и «чужих» растений может быть самой разной и необходимо разграничивать период «до» и период «после» начала интенсивной конкуренции за свет.

Здесь очень важно понимание онтогенеза древостоев, где неумолимо действуют законы, подробно описанные нами ранее (Рогозин, Разин, 2012-а), и которые определяют реакцию большинства потомств на выращивание после смыкания крон как общее снижение темпов роста. Поэтому *оценка роста* и *оценка продуктивности* могут и не совпадать, как и их рост условиях свободы и в условиях конкуренции.

В таком случае для правильного прогноза поведения потомства при выращивании в условиях плантаций нужны периодические разреживания и оптимальная густота испытательных культур, определяемая для каждого потомства индивидуально после смыкания крон, для которой можно воспользоваться формулой Г.С.Разина, на которую получено авторское свидетельство (Разин, 1989) и которая приведена нами в нашей монографии (Рогозин, Разин, 2012-а). В противном случае оценки будут искажены конкуренцией и неверны для выводимого сорта в целом. При этом оценка продуктивности в более старшем возрасте не будет более точной, если не выполнены разреживания; фактически при отсутствии регулирования густоты мы определим у потомства не столько продуктивность, сколько реакцию на высокую конкуренцию, которая нежелательна при выращивании крупномерной древесины. С учетом этих соображений программы сортовыведения целесообразно разграничить на 2 этапа.

Этап 1. Закладка испытательных культур с максимально возможным количеством вариантов (500 и более) **для оценки быстроты роста** растений в возрасте 20–25 лет с высадкой до 10 растений на делянку в 5–8 повторностей. Испытывают 3 урожая семян в наиболее распространенных типах условий местопроизрастания.

Этап 2. Отбираются лучшие по результатам этапа 1 варианты и закладываются новые испытательные культуры **для оценки продуктивности** их потомства в разных условиях. Опыт включает большие делянки, регулирование густоты и полноты и определение запаса древесины в молодняках, в среднем и приспевающем возрасте. Количество вариантов ограничивают примерно 100–150 шт. в надежде отобрать в конце испытаний не менее 50 лучших материнских деревьев по их потомству.

Мы отдавали себе отчет в ограниченности трудовых ресурсов и приняли в качестве рабочей программу испытаний для получения только предварительной оценки роста потомства, с измерениями начиная с 3–4 лет и заканчивая в 20–25 лет. При этом последующие испытания второго и третьего урожая семян планировали с сокращением количества допускаемых к ним потомств, на основе уже полученных ранних оценок (так называемые конкурсные или ступенчатые испытания (Рогозин, 1983-а, 1990).

## 2.4. Технология многообъемных испытаний потомства

Для испытания на тысячах делянок потребовалась разработка специального снаряжения и техники их выполнения, которые обеспечивали бы выравнивание условий среды, минимизацию ошибок при маркировке и быстрое картирование опыта. Нами была разработана оригинальная технология испытаний потомства, которая обеспечивала выполнение бригадой из 4 человек за 20 дней комплекса работ для закладки испытаний, включающих 600 вариантов в 6 повторностях. Технология отличалась от традиционных посевов семян и посадке леса 16 специальными приемами.

Эти приемы включали: высев семян на слой чистого песка для полного предотвращения полегания сеянцев от фузариоза, фиксацию порядка высадки вариантов в делянки с предварительной перевязкой растений в рулон (рис. 2), простое 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). Технология иллюстрирована и ее более подробное описание приведено в нашей монографии (Рогозин, Разин, 2012-а).

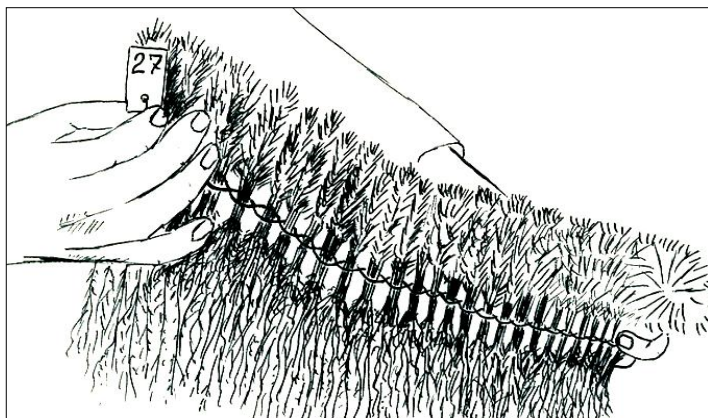


Рис. 2. Увязка сеянцев в рулон (кассету) из 20 пучков по 10 сеянцев. Каждый пучок – это отдельное потомство, которое повторяется в других кассетах до 6 раз.

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

Применялись генетико-статистический, морфометрический, полевой и лабораторные методы анализа с использованием ГОСТ 16128-70 и ГОСТ 13056.6-75. Наряду с обычными методами статистического анализа (Лакин,



1990; Зайцев, 1984; Рокицкий, 1978; Фолконер, 1985) использовались многомерные подходы (Кравцов, Милютин, 1981) и трансформация распределений (Гриффитс, 1971), дисперсионный, корреляционный, регрессионный анализ и анализ долей (Плохинский, 1970; Тьюки, 1981; Глотов и др., 1982; Животовский, 1991), ранговый метод (Кендалл, 1975).

Идею метода «экологических поправок» (Драгавцев и др., 2008) нам удалось реализовать через относительные высоты семей в блоках и повторностях; при закладке испытаний использованы методы планирования эксперимента в технике и науке (Джонсон, Лион, 1981).

Анализ долей использовался в модификации, при которой селекционируемый признак разделяли на две части: желательную (быстрорастущие растения, деревья с объемом ствола выше среднего и т.д.) и остальную и выясняли влияние градаций других признаков (высоты матери, массы ее семени и т.д.) на эти части. Разрешающая способность анализа долей оказалась намного выше, так как он был направлен на анализ частоты желательных характеристик признака (самых высоких растений и семей), а не на анализ средних величин и их изменчивости в градациях влияющего признака, осуществляемых в дисперсионном и других методах анализа. В них решается задача общего плана – есть или нет прямая (в корреляционном анализе) и криволинейная (в дисперсионном анализе) связь между признаками и насколько она высока.

Оценки на основе анализа долей мы широко использовали для анализа связи между признаками деревьев и ростом их семей у сосны (Рогозин, 1986, 1989), ели (Рогозин, 2010, 2011-а), а также при ретроспективном анализе роста модельных деревьев сосны и ели (Рогозин, 1983, 2006, 2012-а). Чувствительность метода оказалась настолько высока, что вскрывались влияния градаций признаков даже при близких к нулю значениях связей. Мы применяли деление совокупностей на «желательную» и «нежелательную» части, которое конечно же, было условным, однако оно было необходимо для отбора лучших семей в испытаниях; в тех или иных вариациях такой подход используется всеми селекционерами. При этом не имеет значения, как оно осуществляется: к лучшим могут быть отнесены семьи с превышением на 5 или на 10%, или их выделяют через стандартное отклонение. Условиями его применения были выборки большого объема (60 и более значений). Данный подход не встретил возражений при апробации на ряде конференций и совещаний международного уровня в 1989–2011 гг.

Наследуемость высоты в потомствах рассчитывали с учетом имеющихся методик (Плохинский, 1964; Царев и др., 2010). При анализе использованы пакеты программ *Excel* и *Statistica*.

### 3. РАЗВИТИЕ ДЕРЕВЬЕВ, ДРЕВОСТОЕВ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

#### 3.1. Развитие деревьев в культурах сосны

В раннем возрасте у сосны обнаруживаются различия в размерах растений, достигающие десятков раз. Опыты с отбором крупных саженцев показали, что культуры из них растут намного лучше (Долголиков, 1974; Шутов, 1985; Шутов и др., 2001). Однако обобщение исследований по ранней диагностике быстроты роста в лесной селекции показало (Шеверножук, 1980), что ряд исследователей в Западной Европе пришли к выводу о том, что медленнорастущие в молодости потомства в дальнейшем, самое позднее через 28 лет, перегоняли быстрорастущие, в связи с чем ранний отбор (ранее 5–7 лет) продуктивных растений оказывается проблематичен. Данный вопрос мы рассматривали ранее в нашей монографии (Рогозин, Разин, 2012-а), однако появились некоторые новые объяснения причин изменения роста у сосны с возрастом и поэтому здесь этот вопрос рассматривается повторно.

Различия в размерах растений у сосны в раннем возрасте достигают по высоте двух раз, а по объему стволика 10 раз и более (рис. 3). Это не может не сказаться на развитии растений в будущем, но характер их онтогенеза оказался достаточно изменчив, и мы попытались далее выяснить причины, по которым лучшие саженцы меняли интенсивность своего роста.



Рис. 3. Наиболее крупные саженцы в двух семьях сосны обыкновенной: медленнорастущей (слева) и быстрорастущей (справа); возраст обоих растений – 4 года.

Исследования начались в 1980-е гг. В эти годы, в связи с доминированием в лесовосстановлении посадок ели, возник вопрос эффективности культур сосны на суглинистых почвах, в условиях типичных местообитаний ели (Прокопьев, 1981). Ранее сосну часто высаживали на старопахотные суглинистые почвы, где условия для нее оказались благоприятны, но в то же время и необычны, так как она эволюционировала главным образом на песках. Была выдвинута гипотеза, что развитие сосны на суглинистых и на песчаных почвах будет отличаться, и соответствие между ростом в ранние и последующие годы будет иным.

В эти годы появились работы Е.Л.Маслакова (1980, 1984), согласно которым в молодняках сосны после смыкания крон начинает функционировать «ранговый закон роста». В последующем деревья растут, просто сохраняя сложившиеся исходные пропорции. Так, в групповых посадках сосны корреляционное отношение между площадями сечения деревьев в 10 и 40 лет оказалось равно 0.88, при этом в 15-летних молодняках деревья-лидеры определились уже в 5–7 лет. В культурах этот закон проявляется сильнее, и если в естественных молодняках 30% деревьев сохранили ранги по высоте, то в культурах – уже 57% (Куншуаков, 1983).

Для выяснения соответствий хода роста в раннем и старшем возрасте обычно используют ретроспекцию и сравнивают размеры деревьев на модельных деревьях в молодые и более старшие годы (Эйтинген, 1962; Котов и др., 1977). Мы выбрали шесть участков культур IА–III классов бонитета, созданных посадкой в 1940–1952 гг., в т. ч. три – на песчаных и три – на суглинистых почвах. Запас древостоя культур составлял 147–319 м<sup>3</sup>/га при относительной полноте 0.84–1.29 и текущей густоте 2.9–5.0 тыс.шт./га. Расстояние между рядами при посадке составляло 2–2,5 м и в ряду от 0.55 до 0.75 м. Для изучения хода роста на каждом участке срубали 17–20 моделей, по 3–4 модели в каждом из 5 классов Крафта (всего 113 моделей). Мерой соответствия интенсивности роста служили возрастные корреляции между размерами стволиков (диаметром, высотой) в 4, 5, 7, 10 лет и их объемом в 29–40 лет.

В каждой группе по трем корреляциям были рассчитаны их среднее значения для 4, 5, 7 и 10 лет. Сравнение показало, что различия между ними недостоверны. Поэтому гипотеза о различном онтогенезе сосны на песчаных и суглинистых почвах не подтвердилась (Рогозин, 1983, 1986).

Однако в значительной мере случайно и непреднамеренно на этом же материале 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. Казалось бы, расстояния между растениями в этих группах отличаются всего лишь на 14–15 см, однако световая конкуренция действует в пространстве пропорционально квадрату

расстояния, и если линейные различия составляют здесь 25% , то различия в квадратах расстояний – уже 57%.

В группе с густой посадкой средние значения корреляций оказались в пределах 0.40–0.49, тогда как в группе с более редкой посадкой средние корреляции были всегда выше и достигали значений 0.60–0.80 (табл.9).

Таблица 9

Корреляция объемов деревьев сосны в возрасте 29–40 лет с размерами растений в ранние годы в культурах с густой и редкой посадкой в рядах

Возраст, лет	Тип леса	С высотой (Н) в возрасте, лет				С диаметром (Д) в возрасте, лет				С условным объемом (Д <sup>2</sup> Н) в возрасте, лет			
		4	5	7	10	4	5	7	10	4	5	7	10
Посадка в рядах через 0.55-0.60 м (густая)													
29	ртр	0.03	0.1	0.19	0.29	0.44	0.35	0.46	0.49	0.42	0.27	0.44	0.49
29	ртр	0.54	0.41	0.46	0.34	0.36	0.39	0.33	0.37	0.51	0.48	0.48	0.41
40	лиш	0.35	0.43	0.73	0.52	0.4	0.44	0.5	0.54	0.45	0.47	0.54	0.52
<b>Среднее</b>		<b>0,32</b>	<b>0.32</b>	<b>0.49</b>	<b>0.39</b>	<b>0.4</b>	<b>0.39</b>	<b>0.43</b>	<b>0.47</b>	<b>0.46</b>	<b>0.41</b>	<b>0.49</b>	<b>0.47</b>
Посадка в рядах через 0.69-0.75 м (редкая)													
32	кис	0.6	0.72	0.77	0.84	0.56	0.55	0.66	0.7	0.63	0.65	0.74	0.78
40	лиш	0.7	0.64	0.65	0.71	0.64	0.68	0.74	0.77	0.62	0.65	0.72	0.79
40	зм	0.53	0.51	0.72	0.83	0.63	0.63	0.73	0.76	0.68	0.67	0.8	0.83
<b>Среднее</b>		<b>0,62</b>	<b>0.63</b>	<b>0.72</b>	<b>0.8</b>	<b>0.6</b>	<b>0.62</b>	<b>0.71</b>	<b>0.75</b>	<b>0.64</b>	<b>0.66</b>	<b>0.76</b>	<b>0.8</b>

Прим.: ртр – разнотравный; лиш – лишайниковый; кис – кисличниковый; зм – зеленомошниковый

Определение различий между средними корреляциями, проведенное в дисперсионном комплексе с преобразованием их значений в величины «зет» (Лакин, 1973) показали, что различия достоверны во всех случаях при  $F_{\phi}$  от 12.0 до 36.6 при  $F_{0,05} = 7.7$ . Влияние фактора «расстояние между растениями» на корреляции с диаметром стволика составило  $0.88 \pm 0.06$ .

И еще одно отличает густые культуры: в них корреляции с увеличением возраста их определения от 4 и до 10 лет почти не повышаются. Так, средние корреляции с условным объемом стволика в 4 и 5 лет имеют значения 0.46 и 0.41, а в 7 и 10 лет 0.49 и 0.47, т. е. эти пары значений имеют средние корреляции 0.44 и 0.48. Различия между ними недостоверны. Напротив, в редких культурах средние значения корреляций с возрастом плавно повышаются от 0.60–0.64 до 0.75–0.80. В дисперсионном комплексе с величинами «зет» влияние возраста на это повышение оказалось достоверным при  $F_{\phi} = 6.4 > F_{0,05} = 4.1$ .

Обращает на себя внимание, что в эти группы входят сухие (лишайниковые) и свежие (разнотравные, кисличниковые) типы леса и

изменения в ходе роста у них оказываются сходными, несмотря на резкие различия в условиях. Долгое время мы не находили похожих явлений у других авторов; объяснение пришло с самой неожиданной стороны. Оказалось, что энантиоморфы сосны (правые и левые формы) имеют генетическую разнокачественность и разные предпочтения: левые предпочитают прямой солнечный свет и лучше растут в более сухих условиях, а правые лучше растут в загущенных культурах и в свежих и влажных типах леса (Голиков, 2011). Однако в загущенных культурах в сухих условиях в 28 лет в них начинали преобладать несвойственные этим условиям правые формы и поэтому давление конкуренции для этих форм оказывается гораздо более сильным фактором естественного отбора, чем фактор предпочтения условиям увлажнения как у сосны, так и у ели (Голиков, Бурый, 2008).

В наших исследованиях на 21-летнем потомстве ели из культур и естественных ценозов (Рогозин и др., 2012) фактор густоты материнских ценозов оказал аналогичное влияние на частоту этих форм среди семенного потомства от плюсовых деревьев. В потомстве из естественных насаждений преобладали левые (светолюбивые), а в потомстве из культур – правые (теневыносливые) формы. Потомства первых и вторых ценопопуляций, при разделении их на группы с положительной и отрицательной реакцией на густоту выращивания в ИК, имеют также различное соотношение этих форм, следовательно, и разный эволюционный ответ на изменение густоты выращивания, по-разному выравнивая доли правых и левых форм.

В случае для сосны эта разнонаправленность естественного отбора и может быть одной из причин низких корреляций на одном из участков – в лишайниковом типе леса в густых культурах (см. табл. 9); в двух других случаях снижение автокорреляций в группе густых культур были вызваны более значительными колебаниями прироста у растений (повышением коэффициента изменчивости приростов). В целом различный уровень корреляций в группах можно объяснить усилением конкуренции между растениями в густых культурах, которая приводит к тому, что отбор начинает действовать по-иному: ранее быстрорастущие растения снижают рост и на их место в лидеры выходят толерантные к конкуренции особи, т. е. такие, которые лучше других в ней развиваются. Такая перестройка роста, по-видимому, и является причиной снижения корреляций.

Обнаруженный фактор густоты позволил более эффективно решить вопрос о критериях ранней диагностики роста у отдельных растений. Для этого мы объединили 57 моделей трех участков редких культур, для чего данные измерений были преобразованы в относительные величины (в % по отношению к среднему значению показателя на участке). Рассмотрим

полученное поле корреляции между диаметрами стволиков в 4 года и объемами стволов в 29–40 лет (рис.4).

Коэффициент корреляции для этого поля равен 0.60 и его значение приведено в нижней части таблицы как среднее значение по трем участкам (см. табл. 9). Для анализа поле на рис. 4 разделим горизонтальной линией на 2 ранга по объему стволов, и вертикальной линией – на мелкие по диаметру (до 0.97) и крупные (от 0.98 и более) стволики. Это будут 1-й и 2-й ранги размеров в раннем возрасте. Анализируя правую часть поля видим, что из 26 мелких саженцев выросло всего 1 крупное дерево, а 25 растений, или 96%, так и остались в своем ранге. Совсем иная картина у крупных растений. Из 31 крупного саженца получилось 20 крупных деревьев, или 65%. То есть вероятность желательного для нас события (получение крупного дерева) из мелких растений составила 4%, а из крупных – 65%.

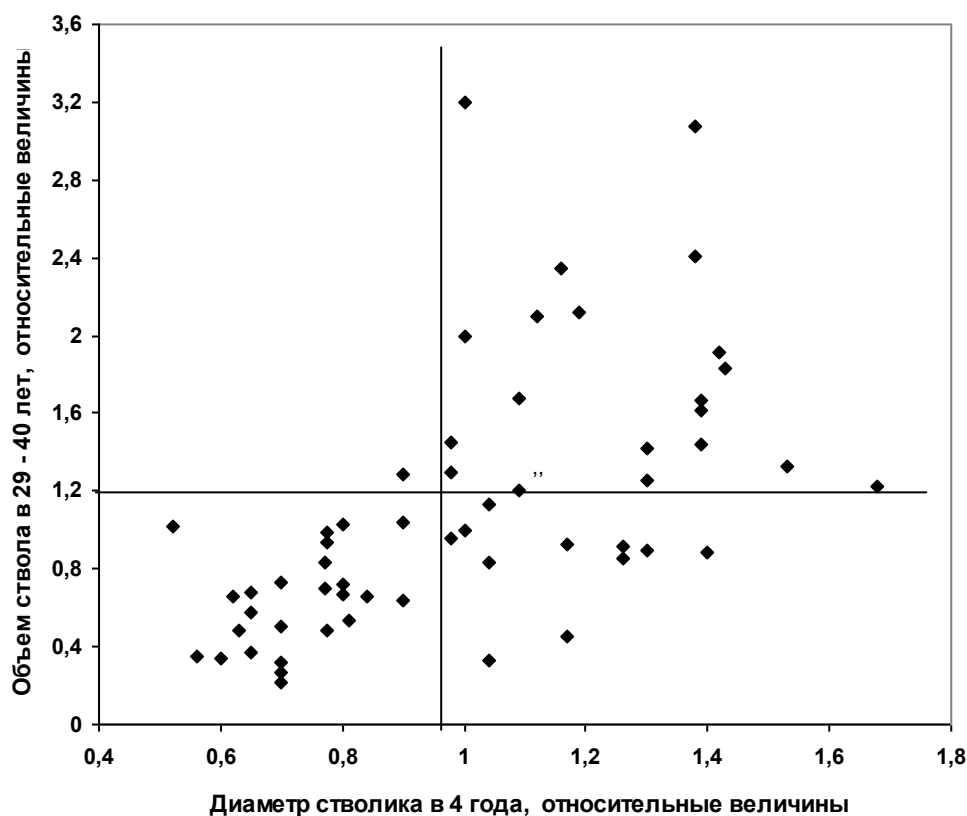


Рис. 4. Влияние диаметра стволиков сосны в 4 года на объем ствола в 29–40 лет в культурах со схемой посадки 2,5×0,69–0,75 м

Для подобных полей корреляции, с диаметрами стволиков в 7 и 10 лет, где коэффициенты корреляции были выше, вероятности получения крупного дерева из крупных стволиков возросли до 74 и 76%. Для слабых растений они остались на прежнем маловероятном уровне.

Рассматривая рис. 4 как динамическую модель, в которой около 1/3 растений отнесено к деревьям-лидерам и которые сформируют затем полог

спелого древостоя, можно полагать, что удаление в раннем возрасте 50% растений с малой толщиной стволиков будет похоже на выращивание плантационных культур, где деревья формируют крупные стволы.

Таким образом, в результате анализа размеров моделей в раннем возрасте и в 29-40-лет в культурах сосны установлено следующее.

1. При расстоянии между растениями в рядах культур 0.69–0.75 м отбор растений-лидеров у сосны можно осуществлять в 4–10 лет; критерием отбора являются размеры стволиков на уровне 98–100% от среднего значения. В 4 года из мелких стволиков вероятность формирования будущих лидеров составляет не более 4%, а из крупных – 65%. В 7–10 лет последний показатель возрастает до 74–76%.

2. В более густых посадках, с расстоянием между растениями в ряду 0.55-0.60 м, ранний отбор мало эффективен, так как автокорреляции размеров растений с возрастом почти не повышаются, что свидетельствует о задержке выбора растений-лидеров, вызванной повышенной конкуренцией.

### 3.2. Краткие сведения о развитии деревьев в культурах ели

В монографии, посвященной лесным культурам А.Е.и Ф.А.Теплоуховых в имении графов Строгановых на Урале, мы подробно рассматривали развитие *деревьев и древостоев* ели с описанием открытых законов развития древостоев, а также результаты селекции ели гибридной за много лет (Рогозин, Разин, 2012-а). Здесь мы кратко остановимся лишь на основных результатах, полученных по вопросу онтогенеза *деревьев* в культурах ели, которые можно сопоставить с развитием деревьев сосны и которые помогут понять, насколько близки закономерности их развития и тенденции эволюции этих видов, относящихся к одному семейству Pinaceae.

В работах по онтогенезу ели практически нет исследований с прослеживанием ранговой структуры с самых ранних лет (5–7) и до возраста, близкого к возрасту спелости. Нам удалось найти 2 участка культур и путем ретроспективного анализа ствола 70–78-летних деревьев проследить историю развития деревьев за 65–71 год. Основной массив культур (38 га) был создан в 1913 г. на старой пашне с посадкой 3-летними сеянцами по схеме 2.13×1.07 м (1.0×0.5 сажени). Участок рубкам ухода не подвергался и все отпавшие экземпляры сохранились. Второй участок площадью 10 га примыкал к основному и был создан посевом семян по пашне в 1919 г.

После перечета деревьев было намечено 5 классов (рангов) диаметра, начиная с самых тонких (1-й ранг) и кончая самыми толстыми (5-й ранг). В каждый из рангов отбирали строго по 6 моделей. Поиск моделей имел важные особенности. Так, на участке 1 их отбирали в возможно более плотном окружении, для чего вокруг модели закладывали пробную площадь

с радиусом 3.2 м и учитывали живые и отпавшие деревья. Условие отбора модели состояло в отсутствии пустых посадочных мест: в ряду с моделью не более одного и в соседних рядах – не более трех. На втором участке модели отбирали с таким расчетом, чтобы на расстоянии 3-4 м от модели не встречались даже небольшие прогалины. Т.е. отбирались деревья, которые с самого раннего возраста развивались в условиях конкуренции.

Далее были рассчитаны корреляции между размерами моделей в раннем возрасте и объемами их стволов на участке 1 в 78 лет и на участке 2 в 70 лет. Корреляции оказались весьма близки, особенно в раннем возрасте (в 7–12 лет) и плавно повышались по параболе, 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 семян (рис. 5). Различия оказались статистически недостоверны.

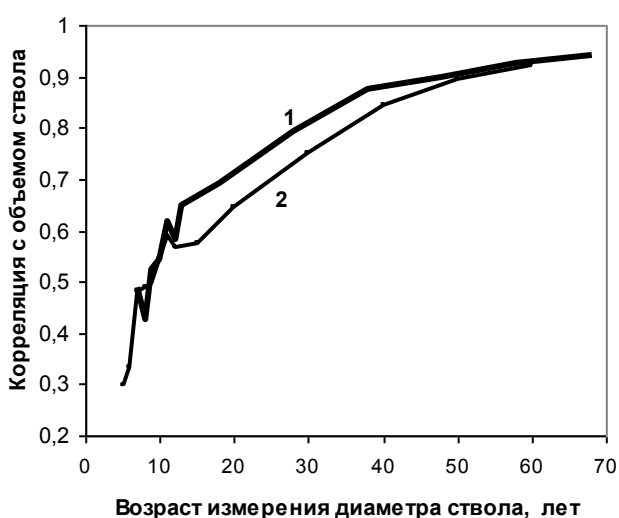


Рис. 5. Соответствие размеров модельных деревьев в разных возрастах в культурах, созданных посадкой (1) и посевом семян (2)

Затем по измерениям диаметров на спилах рассчитывались средние их значения для разных возрастов, которые преобразовывали в % от среднего. Преимущество таких относительных величин в том, что разные выборки можно объединить в одну совокупность, если они значимо не отличаются по некоторым статистическим показателям, например, по коэффициенту изменчивости. Различия по этому показателю между участками 1 и 2 оказались недостоверными для  $t_{0,05}$  во все годы измерений и для анализа мы их объединили, получив совокупность из 60 моделей.

Связь между диаметрами моделей в разном возрасте характеризует коэффициент корреляции, который закономерно увеличивался от 0.30 в 5 лет до 0.65–0.70 в 20 лет и до 0.9 в 50 лет и старше (см. рис. 5). В каком же возрасте можно начинать отбор лидеров? Ответа на этот вопрос коэффициенты корреляции не дают. Сначала надо решить, какие деревья будущего нам нужны. Будем считать, что это экземпляры, формирующие стволы с объемами выше среднего. Тогда можно разделить поля корреляций



на две части линией, проходящей горизонтально на уровне 100 %. Точки выше линии можно считать желательными для нас деревьями (рис. 6).

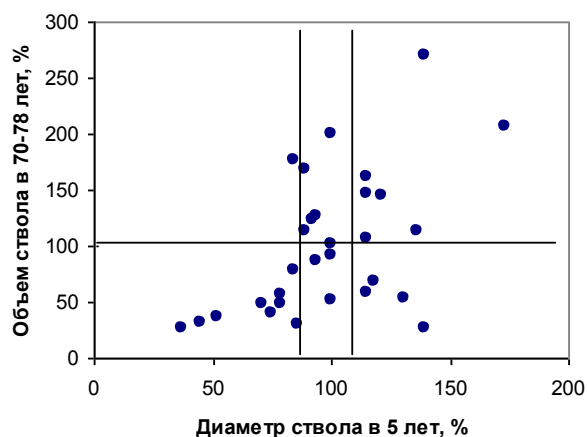


Рис. 6. Соответствие размеров растений в раннем и старшем возрасте у модельных деревьев в культурах ели

Затем возникает следующий вопрос, из каких растений они выросли?

Для ответа на этот вопрос мы разделили поле на три вертикальных сектора (тонкие, средние и толстые модели) так, чтобы в каждом было примерно равное число точек (см. рис. 6). Посмотрим, сколько же крупных деревьев из них сформировалось: из десяти тонких выросло одно (10 %); из девяти средних – пять (56 %); из 11 толстых – семь (64 %) крупных деревьев. Мы намеренно упростили ситуацию, разбив деревья всего на два ранга по объему ствола. Можно разбить их и на три ранга, однако проводимый здесь анализ известен как анализ долей, для которого необходимы два условия. Во-первых, совокупность по результирующему признаку делится только на две части: желательную и нежелательную. Во-вторых, в каждой сравниваемой градации (в вертикальном секторе) должно быть не менее десяти наблюдений для доказательства различия на 30 % с другой градацией по критерию  $t_{0,05}$ . (Рогозин, 1989-б).

Такой анализ уже можно использовать для прогнозирования. Так, если размеры взрослого дерева полностью соответствуют его размерам в молодости, то это будет прогноз с надежностью (вероятностью) 100%. Из рис. 6 следует, что надежность прогноза для тонких стволиков составит 90 % (из десяти растений девять сформировали тонкие стволы), для толстых – 64 % (из 11 получилось семь крупных деревьев).

При массовом отборе будущих лидеров возникает желание повысить его интенсивность. Это можно представить как отбор 1/6 толстых стволиков с разделением поля уже на шесть вертикальных секторов.

В результате подобного анализа семи полей корреляции, при разном возрасте отбора лидеров (5, 7, 10, 12, 20, 30 и 40 лет) и отбором их с интенсивностью 1/3 и 1/6 (с учетом отпада части живых растений низших рангов расчетные интенсивности отбора изменились и составили для крупных стволиков 16% и для тонких – 50-60%), в качестве итога был

получен рисунок, дающий общее представление о надежности отбора крупных растений по их диаметру в раннем возрасте (рис. 7).

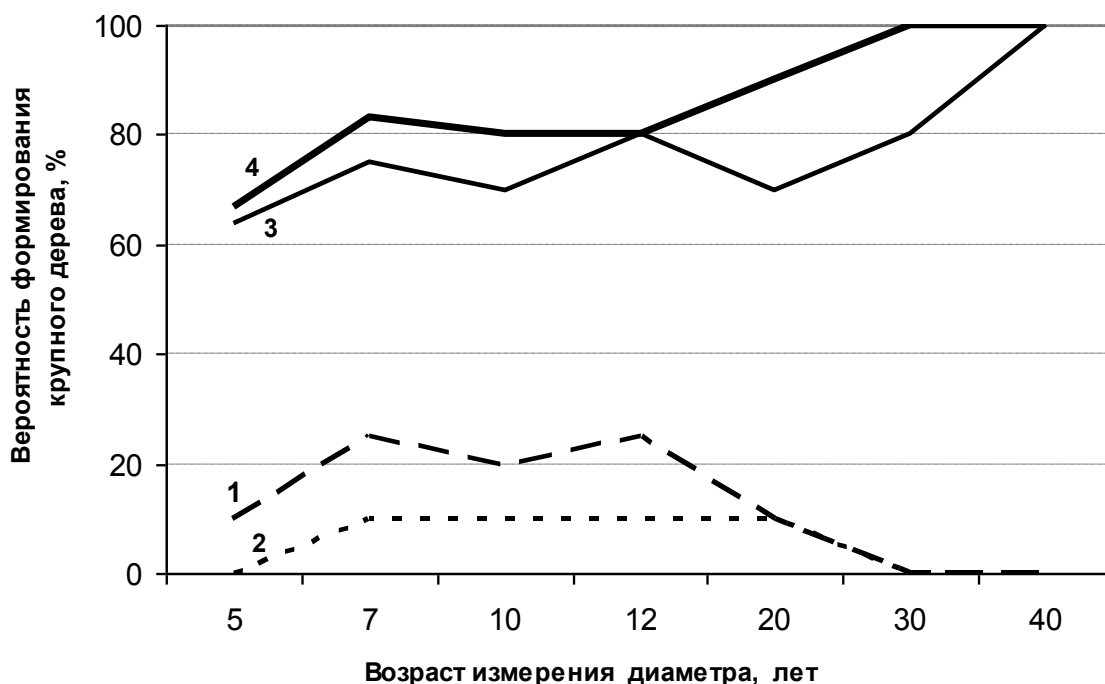


Рис. 7. Вероятности формирования крупных в 70–78 лет модельных деревьев ели из тонких (1), самых тонких (2), толстых (3) и самых толстых (4) стволиков в возрасте 5–40 лет

Самое удивительное в результатах проведенного анализа оказалось то, что прогнозы (вероятности) в период от 7 до 20 лет практически не повышаются и как бы «сидят» на уровне 70–80% до 20 лет, что хорошо видно на рисунке. Такое явление необычно, поскольку, несмотря на повышение корреляций с возрастом, соответствующего повышения вероятностей не наблюдается. Объяснить это явление можно, если полагать, что в этот период вследствие изменяющегося конкурентного давления на деревья всех рангов роста древостой, как целостное сообщество, никак не может определиться с постоянными лидерами.

Таким образом, изучение роста модельных деревьев ели в крупном массиве культур показало, что 70–78-летние культуры имеют высокую относительную полноту (1.0–1.2) и густоту, в 20–30 лет достигавшую 2–5 тыс. шт. /га. При разделении моделей в раннем возрасте по диаметру стволика на три и шесть градаций можно дать следующие ретроспективные вероятности формирования деревьев-лидеров:

1. Для растений с толстыми стволиками (16% растений в раннем возрасте) ретроспективные вероятности формирования из них крупных деревьев в 5 лет составили 64 %, в 7–30 лет 70–80% и в 40 лет 100 %.

2. Для экземпляров с самыми толстыми стволиками (8% растений в раннем возрасте) указанные вероятности в 5 лет возрастают до 67 %, в 7–12 лет – до 80–83%, в 20 лет – до 90%, в 30 лет и далее – до 100 %.

3. Тонкие экземпляры (50–60% растений) в любом раннем возрасте, начиная с 5–7 лет, имеют мало шансов выйти в лидеры (менее 7 %), а самые тонкие (30 % всех растений) их почти не имеют (вероятность формирования из них крупного дерева составила 2.7 %).

4. На основе ретроспективного анализа ствола в 70–78 лет ранняя диагностика роста у ели оказалась возможна при следующих параметрах:

а) деревья с объемом ствола ниже среднего диагностируются уже в 5–7 лет по диаметру стволика менее 80% с надежностью 93–97%.

б) крупные деревья диагностируются в 7–10 лет по диаметру стволика более 110% с надежностью 70–75%. Для этого нужен отбор с интенсивностью 16%. Надежность диагностирования повышается до 85% при диаметре 125% и более от среднего, для чего нужен отбор интенсивностью 8%.

Основные результаты данной главы были опубликованы нами ранее (Рогозин, 1983, 1986, 2012), однако полное их теоретическое осмысление проведено впервые. Эффективность раннего отбора деревьев-лидеров была обнаружена нами также и в практическом опыте, в культурах сосны 1952 г., созданных биогруппами из двух растений, с расстоянием между ними при посадке 15-20 см и между биогруппами 1.1×2.5 м. В возрасте 5 лет в этих культурах худшее из двух растений удалили, а в 30 лет мы обнаружили существенное увеличение диаметров у деревьев-лидеров в этих культурах в сравнении с культурами, расположенными рядом и созданными с близкой густотой, но обычным рядовым способом (Прокопьев, Рогозин, 1988).

Итак, сравнение параметров ранней диагностики роста у сосны обыкновенной и ели гибридной показывает их сходство и зависимость от конкурентного давления, что свидетельствует о существовании близких тенденций в онтогенезе этих хвойных видов. Можно отметить, в отличие от сосны, более точный прогноз развития для ели в условиях высокой начальной плотности ее ценозов, и раннюю диагностику ее роста начиная с 5-летнего возраста с выявлением деревьев-лидеров с надежностью 64% и с надежностью 70-75% в возрасте растений 7–10 лет.

## 4. СЕМЕНОШЕНИЕ СОСНЫ И РОСТ САЖЕНЦЕВ

### 4. 1. Дискретность семеношения на семенных участках

Наша программа селекции сосны была основана на использовании в качестве исходного материала обычных деревьев на ПЛСУ по разработанной нами методике конкурсных испытаний потомства (Рогозин, 1983-б, 1986) и отбора особей с высоким выходом семян по минимальной выборке шишек (Рогозин, 1987). Промежуточные итоги выполнения программы селекции сосны приведены в наших работах (Рогозин, 1986-а; Рогозин, 1990).

В начале реализации программы, в первый год работ, на каждом участке предусматривалась оценка количества и крупности шишек на дереве, выхода семян из шишек у деревьев с хорошим и обильным плодоношением и формирование образцов для испытаний потомства. Однако для охвата всей изменчивости признаков семеношения на каждом участке мы намеренно отбирали в испытания по 8–10 особей с минимальной семенной продуктивностью. И только на последнем участке в Нижне-Курьинском лесничестве мы такие деревья исключили (с мелкими шишками и слабым плодоношением), после чего из 311 изучили выход семян у 239 и включили в испытания по потомству 234 материнских дерева от этого участка.

Ниже мы приводим показатели семеношения по первому урожаю, которые определены в урожайный год, при средних баллах плодоношения от 2.1 до 2.7, в общей сложности у 1136 деревьев (табл. 10).

Таблица 10

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		Деревьев 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
Нижне-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 значения смещены

В результате изучения общего количества семян у 897 деревьев на трех участках, исключая Н-Курьинский ПЛСУ, где деревья с мелкими шишками не отбирали и значения были несколько смещены, оказалось, что большую часть (76–88%) полнозернистых семян формируют 50% самых урожайных деревьев, причем 10% деревьев дают от 25 до 32% семян (в среднем 27%). Столь явный вклад в общий пул семян небольшого числа маточников, почти в 3 раза превышающих урожайность остальных деревьев, заставляет детально изучить их наследственные особенности, а также найти возможность быстрого их нахождения на самых первых этапах отбора исходного материала. Помогает в этом влияние размера шишек на выход семян при  $r = 0.37 \pm 0.05$  (Рогозин, 1986), а также определение выхода семян всего лишь по 2-4 шишкам (Рогозин, 1987; Рогозин, Исаков, 1987).

Содержание семян в шишках имеет пределы изменчивости от 0 до 45 шт. и распределение частот выхода семян имеет четко выраженные 2-3 пика на каждом участке (рис. 8). При общем низком выходе семян на Пермском участке (10.4 шт.) здесь была значительно больше, чем на других участках, доля деревьев с нулевым выходом (4.4%) и с выходом семян 0.5 шт. (5.2%).

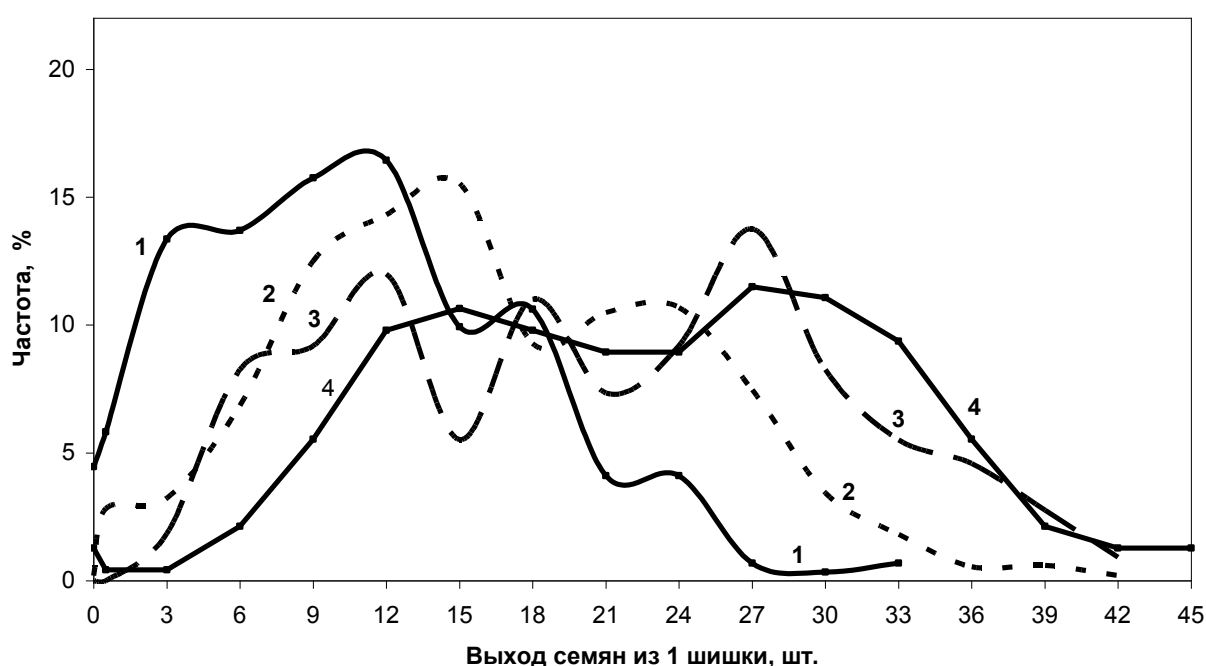


Рис. 8. Распределение деревьев по выходу семян на ПЛСУ: 1 – Пермь; 2 – Левшино; 3; – Очер; 4 – Нижняя Курья

Отсутствие и малое число полных семян в шишках сосны другие исследователи объясняют следующими причинами:

- несовпадением фазы рецепции семяпочек и времени массового пыления сосны из-за колебаний температуры (Некрасова, 1976);

- недостатком пыльцы в период активности женских семяпочек (Некрасова, 1983, 1984);

- разными системами размножения у сосны (Исаков, 1988) и наличием резко отличающихся групп – типичных перекрестноопылителей и группы самофертильных растений, образующих полноценные семена только при самоопылении и разной частотой этих групп в ценозе (Исаков, 1999).

Самоопылители редки и их частота в популяциях неодинакова, но в Челябинской области на ПЛСУ они пагубно влияли на выход семян в общей сложности у 15% деревьев сосны, которые, по-видимому, имеют гены, летальные для эмбриогенеза семян; в результате пустых семян у них образуется в несколько раз больше, до 32–50%, в том числе 4% деревьев имеют частичную и полную стерильность и продуцируют в среднем менее 1 семени на шишку либо их не имеют совсем (Исаков, 1980).

Для увеличения урожая семян рекомендовано применять дополнительное опыление семенных деревьев в период наибольшей готовности женских семяпочек к рецепции пыльцы (Некрасова, 1979). Эта же цель, на наш взгляд, может быть достигнута и удалением с участка деревьев с низким выходом семян, предположительно содержащих (Исаков, 1980) летальные для эмбриогенеза семян гены.

Здесь следует особо отметить, что есть основания ожидать повышения урожайности участка после такого удаления деревьев с низким выходом семян по следующим соображениям. Например, на Левшинском участке, имеющем близкие к среднему по всем участкам показатели (см. табл. 10), для выборки из 345 деревьев, проанализированной нами ранее (Рогозин, 1986-а) оказалось, что у деревьев с мелкими шишками средний выход семян составил 11.3 шт., а у деревьев с крупными шишками – 20.6 шт. Среди 43 матерей с крупными шишками деревьев с низким выходом семян (0–4 шт.) не было, но среди 268 деревьев со средними шишками их было 10, а среди 34 особей с мелкими шишками – 7, что составляет 3.7 и 21% соответственно. То есть близкий к нулю выход семян встречался только у деревьев со средними и мелкими шишками. Здесь можно выдвинуть предположение, что если в шишке завязалось мало семян, то и шишка формируется мелкая. По-видимому, в каких-то случаях само дерево по количеству полнозернистых семян в шишке определяет, какой величины ее формировать. Во всяком случае, организм дерева вполне может иметь такую обратную связь.

На Очерском и Нижне-Курьинском участках при среднем выходе семян 20.5 и 23.1 шт. особей с выходом семян от 0 до 4 шт. встретилось всего 1.8 и 2.1%, что можно объяснить двумя причинами. Первая состоит в том, что в благоприятные годы доля самофертильных особей снижается (Исаков, 1999). Вторая может быть в том, что на этих участках просто мало

самофертильных деревьев, и это обстоятельство сразу повышает средний выход семян, тогда как на Пермском участке их больше и выход семян здесь оказывается пониженным.

В распределении деревьев по урожаю семян на участках также обнаружилось по 3–4 пика частот (рис. 9).

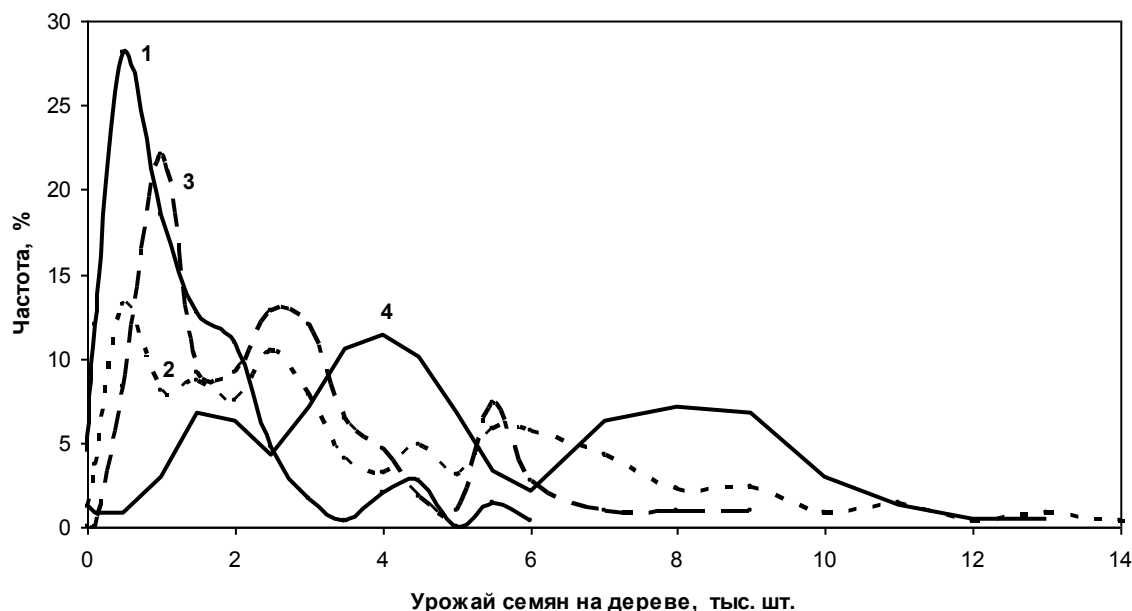


Рис. 9. Распределение деревьев по количеству семян на ПЛСУ: 1 – Пермь; 2 – Левшино; 3; – Очер; 4 – Нижняя Курья

В общих чертах подобные пики повторяются еще и на линиях вклада деревьев в общий урожай семян, причем с увеличением выхода семян на участке (линии 2, 3 и 4 на графиках) увеличивается и вклад в урожай группы деревьев с обильным урожаем (рис. 10).

Для селекции актуальна устойчивость во времени составляющих семенную продуктивность дерева двух ее признаков – количества шишек и содержания семян в них. На ПЛСУ (Рогозин, 1986) повторяемость баллов плодоношения оказалась низкой ( $r=0.24-0.28$ ), тогда как для выхода семян из шишек высокой ( $r=0.60-0.78$ ). При изучении этих признаков в естественных насаждениях у 26-35-летних деревьев уровень их повторяемости оказался близким:  $r = 0.22 \pm 0.20$  для числа шишек и  $r = 0.77 \pm 0.09$  для выхода семян (Рогозин, 1978). Поэтому для селекции на семенную продуктивность необходимо прежде всего отбор матерей по выходу семян, как более устойчивому во времени признаку, который при 50%-ной интенсивности увеличивает семеношение в 1.4–1.6 раза; такой же отбор по количеству шишек увеличивал семеношение лишь на 6–20% (Рогозин, 1986).

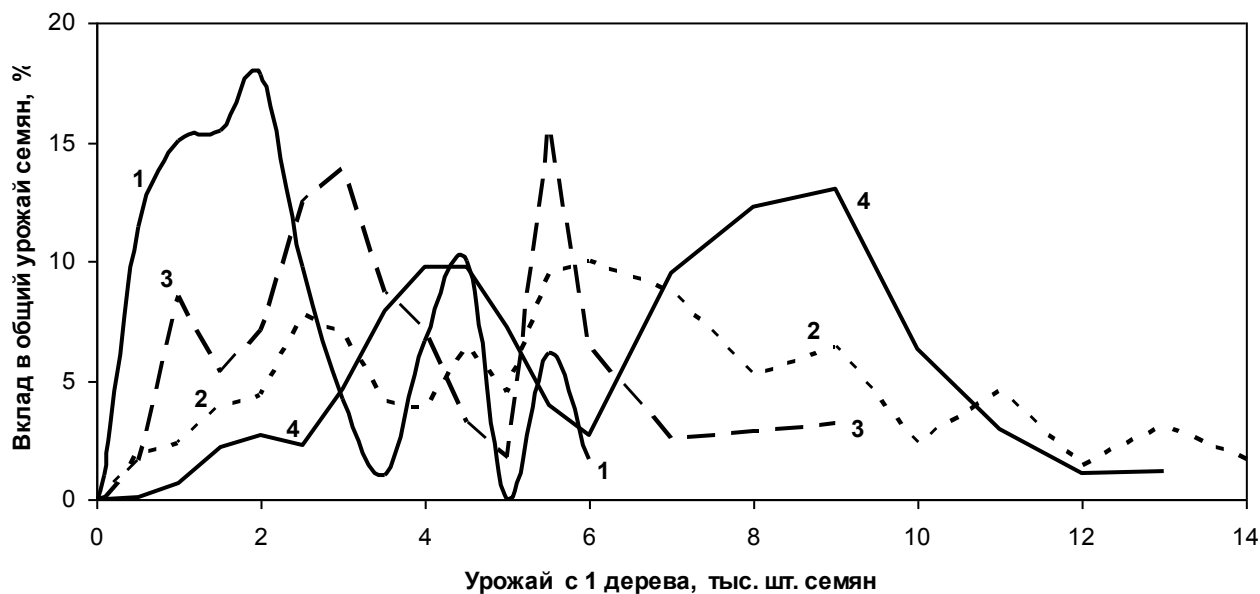


Рис. 10. Вклады в общий урожай для деревьев с разным урожаем семян на ПЛСУ: 1 – Пермь; 2 – Левшино; 3 – Очер; 4 – Нижняя Курья

Обнаруженные особенности распределений признаков семеношения в виде резких колебаний частот выравниванию их по нормальному распределению процедурами преобразования данных, в частности, через натуральные логарифмы значений признаков не поддаются; пики и провалы в частотах остаются и оценка распределений по соответствующим статистическим критериям  $\lambda$  (лямбда) и  $\chi^2$  (хи-квадрат) (Плохинский, 1970; Гриффитс, 1971) это показала (Рогозин, 1987; Рогозин, Исаков, 1987). Поэтому возмущения частот не случайны и могут быть вызваны существованием в одной совокупности нескольких распределений (разных совокупностей). Мы пытались разделить общий ряд распределения на несколько рядов по каким-либо влияющим на выход семян признакам, например, по размеру шишек или по их форме (например, убирая из частотного ряда матерей с шишками в виде узкого конуса), а также по окраске шишек. Однако каждый раз при таком разделении объемы «дочерних» выборок резко снижались, и мы наталкивались на недоказуемость различий частот новых распределений по упомянутым критериям из-за очень высокой изменчивости показателей выхода семян из шишек. При этом ежегодно распределения изменялись и деревья частично переходили из одной группы в другую. Тем не менее наличие нескольких пиков в частотных рядах можно уверенно оценивать как дискретность по признакам семенной продуктивности.

Формирование дискретных групп у хвойных по многим количественным признакам, которые могут быть разложены на составляющие их «элементарные» признаки, в том числе и семеношение,



была показано Ю.Н.Исаковым (1999): «...Эколого-генетическая изменчивость проявляется в структурированности живого, которая пронизывает все его уровни. Распределение деревьев по изменчивости многих количественных признаков имеет на самом деле не непрерывный, а групповой характер, причем не обязательно группы должны иметь семейное происхождение; они могут сформироваться, например, и на основе общности особенностей нормы реакции, онтогенеза или системы размножения особей».

Семенную продуктивность рамет на ЛСП учитывают для расчета вклада в пул семян в группе лучших по потомству маточников, отбираемых для создания ЛСП-2. При этом обнаруживается нежелательное сочетание у некоторых клонов низкой урожайности с высоким селекционным дифференциалом по росту потомства в высоту; оказывается значительной и доля клонов с другим сочетанием, при котором рост потомства близок к контролю, а вклад клона в пул семян оказывается самым высоким на ЛСП, на котором проводят подбор рамет для создания ЛСП-2 (Ефимов, 1997; Шейкина, 2004; Туркин, 2005).

Столь нежелательные сочетания были прогнозируемы и ожидаемы, так как во время отбора плюсовых деревьев их семеношение учитывали поверхностно, в результате чего и были размножены клоны с низкой урожайностью. Следует, однако, отметить, что тогда не совсем был ясен и характер влияния многих признаков семеношения дерева на рост потомства, в том числе и общего урожая семян, и это как-то оправдывает наличие на ныне существующих ЛСП клонов с низкой семенной продуктивностью.

В последующем были получены выводы о том (Исаков, 1999), что разные по уровню самофертильности группы деревьев имеет и разную генетико-селекционную ценность: наиболее быстрорастущим и устойчивым при свободном опылении является потомство самостерильных и частично самофертильных деревьев (перекрестников), а при самоопылении – потомство высокосамофертильных деревьев (потенциальных самоопылителей). Следующее из данных выводов принципиальное положение состоит в том, что при наличии в популяции (на ЛСП, ПЛСУ, в насаждении) особей с близким к нулю выходом семян (потенциальных самоопылителей) и при обильном образовании у них пыльцы, их следует исключать из исходного материала при селекции и при наборе клонов для обычных ЛСП, где опыление будет перекрестным, (но оставить их в резерве как материал для выведения сорта-самоопылителя).

Таким образом, высокая изменчивость признаков семеношения открывает возможности направленного отбора маточников, превышающих уровень семенной продуктивности до 2 раз. Получены следующие выводы.

1. Большую часть полнозернистых семян (76–88%) формируют 50% самых урожайных деревьев, а 10% из них дают в среднем 27% семян. В распределении деревьев по урожаю семян обнаружилось 3–4 пика частот, которые имеют место и на вкладах деревьев в общий урожай семян.

2. Среднее число семян в шишках изменяется от 0 до 45 шт. и их распределение имеет 2–3 пика на каждом участке. Повторяемость выхода семян из шишек выше ( $r = 0.60–0.78$ ), чем баллов плодоношения ( $r = 0.24–0.28$ ), поэтому данный признак формирует дискретную структуру популяции, состоящей из 2–3 групп, отличающихся семенной продуктивностью.

3. Групповая структура популяции выдвигает на повестку дня изучение потомства от трех групп деревьев, отличающихся уровнем семеношения: низко-, средне- и высокоурожайных. Необходимо выяснить, как эти уровни влияют на потомство.

#### **4.2. Качество семян у матерей с разным выходом семян из шишек**

Первым показателем жизненных сил семян является их всхожесть за 14 дней и связанные с ней характеристики: энергия прорастания семян, определяемая по доле семян, проросших за 7 дней после постановки семян на проращивание и среднее время прорастания (ВП) семян в днях. Изучение посевных качеств семян проводили в 1978–1985 гг. в соответствии с действовавшим на момент исследований ГОСТ 13056.6–75; в случае недостатка семян у некоторых потомств количество семян в образце для определения всхожести снижали до 50–100 шт. Показатель ВП рассчитывали, определяя число проросших семян каждый день и считая за 1-й день конец 3-х суток, за 2-й – конец 4-х суток и т.д. Изменчивость ВП оказалась в пределах от 1.0 до 3.7 дней, то есть семена у некоторых образцов прорастали все в один день, у некоторых других – в течение 11 дней. Результаты изучения всхожести семян двух ПЛСУ сведены в таблицу (табл. 11)

В первом урожае 1977 г. в Очерском потомстве у деревьев сосны с высоким выходом семян (УВС высокий) грунтовая всхожесть в открытом грунте и в теплице составила в среднем 87.3 и 91.3%, тогда как у деревьев со средним и низким выходом семян всхожесть оказалась 86.3 и 90.2 %, то есть ниже на 1-1.1%. В лаборатории проращивание семян в опытах при стандартной (20<sup>0</sup>С) и переменной (10–20<sup>0</sup>С) в течение суток температурой также зафиксировало превышение всхожести на 0.5–1% у деревьев с высоким выходом семян. Однако все различия недостоверны ( $t = 0.63–1.61$ ).

Поэтому изучение всхожести были продолжены в 1979 г. уже на двух участках. Семена урожая 1979 года оказались с самой низкой всхожестью, с колебаниями от 0 до 100%. Это было вызвано недостатком тепла в конце лета и прохладной дождливой осенью. В этот год были отмечены и самые большие отличия по грунтовой и лабораторной всхожести. Так, в Очерском

потомстве при сравнении деревьев с низким, средним и высоким выходом семян грунтовая всхожесть составила 20.1, 26.2 и 24.9% соответственно и превышения последней группы над первыми двумя составили от -1.3 до 4.8% при  $t = 0.3-1.05$ ). В лабораторных условиях всхожести различались больше и превышения достигали 5.4–7.3%. Последнее превышение оказалось достоверно при  $t = 2.5$  (см. табл. 11).

Таблица 11

Всхожесть семян (Всх) в грунтовых и лабораторных условиях в группах деревьев с разным уровнем выхода семян (УВС)

Сравниваемые группы	Статистические показатели всхожести											
	В грунтовых условиях						В лаборатории					
	n	Всх, %	$\pm\sigma$	W, %	m	t	n	Всх, %	$\pm\sigma$	W, %	m	t
<i>Урожай 1977 г., Очерский ПЛСУ (числитель – питомник, знаменатель – теплица)</i>												
УВС высокий	$\frac{44}{42}$	$\frac{87.43}{91.3}$	$\frac{8.0}{5.6}$	$\frac{9.2}{6.1}$	$\frac{1.2}{0.8}$		54	98,6	2,36	2,4	0,32	
Остальные	$\frac{69}{62}$	$\frac{86.3}{90.2}$	$\frac{8.7}{7.2}$	$\frac{10.1}{8.0}$	$\frac{1.0}{0.9}$		97	98,1	2,76	2,8	0,28	
Превышение		$\frac{1}{1.1}$	$\frac{-0.7}{-1.6}$	$\frac{-0.9}{-1.9}$	-	$\frac{0.6}{0.9}$		0,5	-0,4	-0,4		1,2
<i>Опыт в лаборатории с проращиванием при переменной температуре (10-20<sup>0</sup>С)</i>												
УВС высокий							45	98,0	3,1	3,2	0,46	
Остальные							61	97,0	3,3	3,4	0,42	
Превышение								1	-0,2	-0,2		1,6
<i>Урожай 1979 г., Очерский ПЛСУ</i>												
1. УВС низкий	21	20,1	15,3	76,1	3,3		23	31,7	23,6	74,4	4,92	
2. УВС средний	59	26,2	19,8	75,6	2,6		62	43,6	27	61,9	3,42	
3. УВС высокий	31	24,9	17,4	69,9	3,1		31	49,0	26,1	53,2	4,66	
Превышение 3 над 2		-1,3	-2,4			0,3		5,4	-0,9	-8,6		0,9
Превышение 3 над 1		4,8	2,1			1,0		17,3	2,5	-21,2		2,5*
<i>Урожай 1979 г., Левшинский ПЛСУ</i>												
1. УВС низкий	14	52,1	25,9	49,7	6,9		15	71,7	24,5	34,2	6,28	
2. УВС средний	39	54,5	23,9	43,9	3,8		40	76,2	25,8	33,9	4,08	
3. УВС высокий	29	62,6	22,4	35,8	4,2		29	79,8	31,3	39,2	5,80	
Превышение 3 над 2		8,1	-1,5			1,4		3,6	5,5	5,5		0,5
Превышение 3 над 1		10,5	-3,5			1,3		8,1	6,8	6,8		0,9
<i>Урожай 1985 г., Левшинский ПЛСУ</i>												
1. УВС средний							58	97,0	3,1	3,2	0,33	-
2. УВС высокий							59	96,8	3,0	3,1	0,32	-
Превышение 2 над 1								0,2	-0,1	-0,1		0

\* - различие достоверно при  $t_{0.5}$ ; значения t приведены для наибольших различий

В Левшинском потомстве при сравнении деревьев с низким, средним и высоким выходом семян грунтовая всхожесть составила 52.1, 54.5 и 62.6% соответственно и превышения последней группы над первыми двумя группами составили 8.1–10.5%. Однако из-за высокой изменчивости всхожести, при коэффициентах ее вариации в грунте 35.8–49.7% и в лаборатории 33.9–39.2%, эти наибольшие превышения оказались недостоверны как в грунте при  $t = 1.3–1.43$ , так и в лаборатории при  $t = 0.5–0.9$  (см. табл. 11).

Процедура сравнения всхожести семян была продолжена в урожае 1985 года. В этот год семена отличались наивысшим качеством, всхожесть по образцам семян от 107 деревьев Левшинского ПЛСУ составляла 91–100% и различий по всхожести семян между матерям со средним и с высоким выходом семян совершенно не наблюдалось; это может также объяснено и проведенной здесь селекцией образцов семян, в результате которой была исключена 1/3 образцов от матерей с пониженным выходом семян.

Следует отметить, что в группе с высоким выходом семян статистики изменчивости (стандартное отклонение  $\pm\sigma$  и коэффициент изменчивости  $W$ ) в грунтовых условиях были всегда меньше, чем у деревьев со средним и низким выходом семян (отрицательные превышения в таблице 11). В лаборатории стандартные отклонения всхожести из 7 случаев ее определения в 3 случаях были больше, а в 4 случаях – меньше; коэффициенты изменчивости – в 2 случаях оказались больше, а в 5 случаях – меньше, чем в образцах от деревьев со средним и низким выходом семян. То есть в большинстве случаев показатели всхожести семян у матерей с высоким выходом семян были более устойчивы.

Проведенный анализ всхожести в лабораторных и полевых условиях позволяет отметить наличие тенденции ее повышения у матерей с высоким выходом семян при снижении изменчивости (повышении устойчивости показателей) в сравнении с образцами семян от матерей со средним и низким содержанием семян в шишках.

Всхожесть семян – это конечный результат процесса прорастания. Энергия прорастания фиксирует результат на более коротком отрезке в 7 дней и отражает уже часть динамики этого процесса. Однако мы динамику прорастания фиксировали каждые сутки и получили показатель, характеризующий всхожесть в ее полной динамике (табл. 12).

Всего было поставлено 5 опытов, в которых проведено 7 сравнений среднего времени прорастания (ВП) семян. Сравнивали матерей с высоким выходом семян с прочими деревьями, либо с матерями, имеющими выход семян средний и низкий. Из этих семи случаев в шести обнаружено ускорение (отрицательное превышение в таблице 12) времени прорастания на 0.21–0.65 дня в образцах от урожайных деревьев и в двух случаях оно

было достоверным. В одном случае, в урожае 1985 г., различий не было, что выше уже объяснялось проведенной здесь селекцией образцов с исключением 1/3 матерей с пониженным выходом семян. В случаях с ускорением динамики всхожести всегда наблюдалось и снижение изменчивости этого показателя по стандартному отклонению на 0.13–0.53 дня и по коэффициенту вариации на 2.4–14% (см. табл. 12)

Таблица 12

Время прорастания (ВП) семян у сосны с разным уровнем выхода семян

Сравниваемые группы	Статистические показатели времени прорастания					
	n	ВП, дни	$\pm\sigma$	W,%	m	t
<i>Урожай 1977 г., Очерский ПЛСУ</i>						
1. Выход семян высокий	54	1,91	0,62	32,5	0,08	
2. Остальные	97	2,15	0,75	34,9	0,08	
Превышение статистик 1 над 2		-0,24	-0,13	-2,4	-	2,0*
<i>Опыт в лаборатории с проращиванием при переменной температуре (10-20<sup>0</sup>С)</i>						
1. Выход семян высокий	45	2,06	0,84	40,8	0,13	
2. Остальные	61	2,71	1,30	48,0	0,17	
Превышение статистик 1 над 2		-0,65	-0,46	-7,2		3,1*
<i>Урожай 1979 г., Очерский ПЛСУ</i>						
1. Выход семян низкий	23	3,82	1,07	28,0	0,22	
2. Выход семян средний	62	3,66	0,97	26,5	0,12	
3. Выход семян высокий	31	3,45	0,78	22,6	0,14	
Превышение статистик 3 над 2		-0,21	-0,19	-3,9		1,17
Превышение статистик 3 над 1		-0,37	-0,29	-5,4		1,42
<i>Урожай 1979 г., Левшинский ПЛСУ</i>						
1. Выход семян низкий	15	2,96	0,95	32,1	0,24	
2. Выход семян средний	40	3,15	1,15	36,5	0,18	
3. Выход семян высокий	29	2,75	0,62	22,5	0,11	
Превышение статистик 3 над 2		-0,4	-0,53	-14,0		1,9
Превышение статистик 3 над 1		-0,21	-0,33	-9,6		0,78
<i>Урожай 1985 г., Левшинский ПЛСУ</i>						
2. Выход семян средний	58	1,41	0,68	48,2	0,09	
3. Выход семян высокий	59	1,41	0,72	51,1	0,09	
Превышение статистик 2 над 1		0,0	0,04			0

\* - различие достоверно при  $t_{0,05}$

Положительные тенденции в посевных качествах семян у деревьев с высоким выходом семян хорошо видны на диаграммах (рис. 11, рис.12).

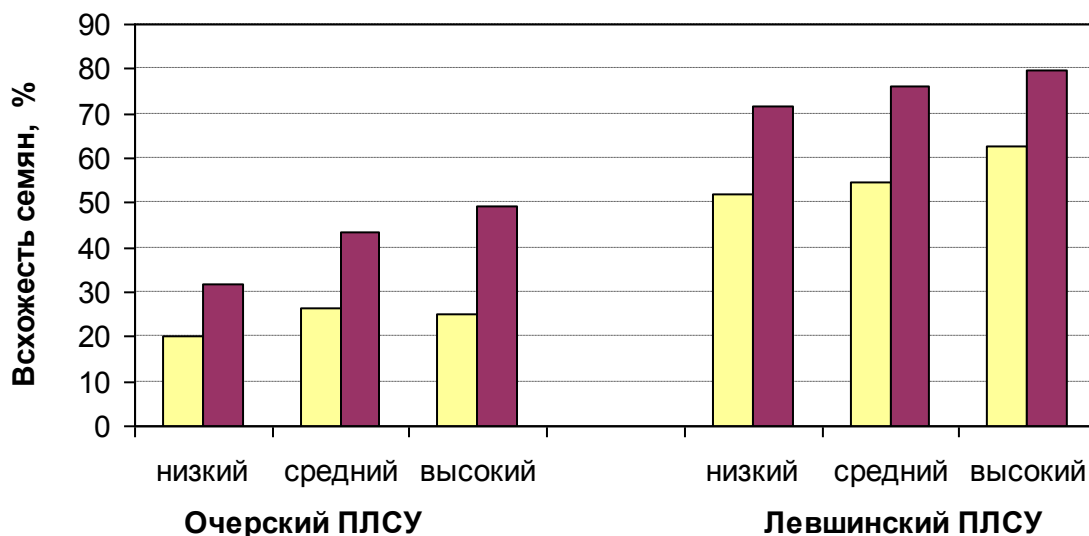


Рис.11. Всхожесть семян в питомнике (столбик слева) и в лабораторных условиях (справа) у деревьев сосны с низким, средним и высоким выходом семян из шишек

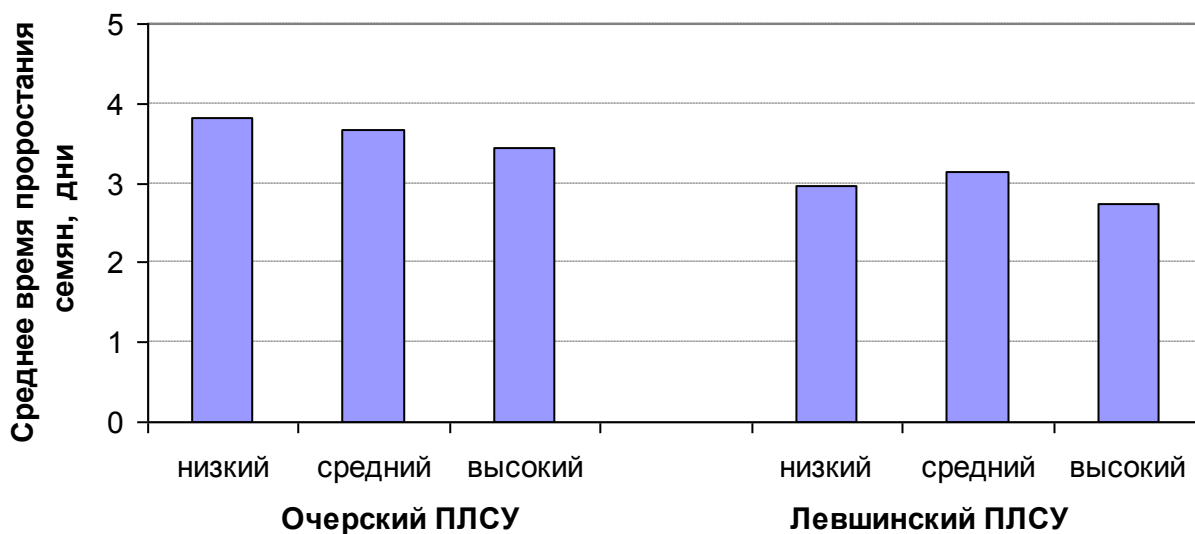


Рис. 12. Среднее время прорастания семян в лаборатории у деревьев сосны с низким, средним и высоким выходом семян из шишек

Таким образом, анализ качества 574 образцов семян в лабораторных и 410 образцов в полевых условиях обнаружил у матерей с высоким выходом семян из шишек устойчивую тенденцию повышения всхожести и сокращения времени прорастания семян при снижении изменчивости этих показателей в сравнении с семенами от матерей со средним и низким содержанием семян в шишках. Это позволяет утверждать, что урожайные матери производят семена с более высоким жизненным потенциалом.

### 4.3. Семеношение матерей и рост потомства в 3–6 лет

Изучались следующие признаки: количество шишек, средний выход семян из 1 шишки, урожай семян (семенная продуктивность) средняя масса 1 семени. Полученные данные о высотах растений в 1020 семьях по 4 участкам в шести испытаниях потомства были подвергнуты однофакторному дисперсионному анализу. Расчеты показывают, что влияние первых трех признаков на рост потомства имеет место в 4 случаях из 18 (табл. 13).

Таблица 13

Влияние признаков семенной продуктивности на рост потомства сосны

Потомства	Возраст, лет	Число вариантов (семей)	Доля (сила) влияния признака			
			К-ва шишек	Выхода семян	Урожая семян	Массы семени
Пермское	4	217	0,01	0,01	0,01	0,05
Левшинское	3	171	0,01	0,04	0,04	0,08*
Н-Курьинское	3	234	0,08*	0,02	0,07*	0,07*
Н-Курьинское из теплицы 1+2	3	234	0,01	0,03	0,01	0,06*
Очерское	6	62	0,09	0,03	0,10	0,32*
Очерское из теплицы 2+2	4	102	0,06	0,13*	0,10*	0,17*
Итого вариантов / семей		1020 / 724				

\*- влияние достоверно при  $t_{0.05}$

Доля влияний признаков невелика (0,07–0,10) и не подтверждается на втором фоне выращивания. Так, в Нижне-Курьинском потомстве влияние количества шишек и урожая семян достигло 0,07–0,08, но в этом же потомстве, при выращивании 1 год в теплице и 2 года в школе, влияние было уже недостоверно. Аналогичные несовпадения получены и в Очерском потомстве. Влияние массы семени оказалось достоверно в 5 опытах из 6, но в целом влияние признаков оказалось слабым и мы попытались оценить их влияние иначе. Если целью лесной селекции является отбор деревьев с быстрорастущим потомством, то тогда интересно выяснить, как же влияют градации признаков на частоту появления быстрорастущих семей? Располагая выборками большого объема, на полях корреляции такие семьи можно выделить как группу и выяснить, в каких же градациях их оказалось больше и использовать этот морфотип для селекции (Рогозин, Исаков, 1987).

В целом по всем совокупностям к лучшим мы относили примерно 15% самых высоких семей. Это считалось нормой и принималось за единицу (или

за 100%). По градациям выхода семян их частота (доля) оказалась различной: например, в Левшинском потомстве в градации выхода семян 0–4 шт. лучших семей оказалось 2 из 21 или 9.5%, а в градации 17–20 шт. – 5 из 19 или 26.3%. Если отнести эти доли лучших семей в градациях к ее норме, составляющей здесь 15.2%, то получим своеобразные качественные оценки градаций в виде % или долей от нормы (индексов): 0.66 и 1.72. Оценка меньше единицы свидетельствует о том, что градация неблагоприятна (пессимальна), а оценка больше единицы говорит об оптимальной градации, благоприятной для появления быстрорастущих семей.

Достоверность разности между долями лучших семей в двух сравниваемых градациях определялась по формуле (Плохинский, 1970):

$$t = \frac{p_1 - p_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} = \frac{p_1 - p_2}{\sqrt{\left(\frac{p_1 * q_1}{n_1 - 1}\right)^2 + \left(\frac{p_2 * q_2}{n_2 - 1}\right)^2}} \geq t_{0.05}$$

где:  $p_1; p_2$  – доли лучших семей в сравниваемых градациях;

$m_1; m_2$  – ошибки долей;

$q_1$  – доля худших семей в первой градации, равная  $q_1 = 1 - p_1$ ;

$q_2$  – доля худших семей во второй градации, равная  $q_2 = 1 - p_2$ ;

$n_1; n_2$  – количество семей в первой и второй градациях.

Расчеты для долей в первой и второй градациях выхода семян 0–4 шт. и 17–20шт., равных 9,5 и 26,3% дают следующие значения:  $n_1=21$ ;  $n_2=19$ ;  $p_1=0,095$ ;  $p_2=0,263$ ;  $q_1=0,905$ ;  $q_2=0,737$ ;  $m_1=0,0043$ ;  $m_2=0,0108$ ;  $t=14,5 > t_{0.05}=2,0$ .

Оценивая подобным образом различия между градациями, мы пришли к заключению, что практически достаточным и приемлемым для селекционных целей будет доказательство различия между градациями на 20% или, в долях единицы, на 0,20. При  $p_1=0,60$  и  $p_2=0,40$  получаются наибольшие значения ошибок  $m_1$  и  $m_2$ , которые зависят от количества семей  $n_1$  и  $n_2$ . При разбивке совокупности на градации мы определили, что разность  $p_1 - p_2$  превысит стандартное значение  $t_{0.05}$  при количестве наблюдений в градациях более 6 ( $n_1 = n_2=7$ ). Однако с учетом того, что семьи отнесены к лучшим и худшим в значительной мере условно, мы приняли значения критерия Стьюдента  $t$  для уровня значимости 0,01. Тогда подбор значений  $n_1$  и  $n_2$  дает достоверную разность между долями  $p_1=0,60$  и  $p_2=0,40$  при  $n_1 = n_2=8$ . С учетом этого условия мы и проводили формирование градаций, не допуская снижения их объема менее 7-8 наблюдений.

К лучшим семьям мы стремились отнести их число, близкое к 15%, однако неравномерное распределение точек на полях корреляции приводило к колебаниям этой нормы от 13.7 до 15.4%. Поэтому доли лучших семей в градациях были отнесены к этой норме и выражены в долях единицы в виде индексов. Благодаря данному методу анализа все 18 полей корреляции с



сотнями точек, на которых были представлены высоты в общей сложности 1020 семей сосны, ниже представлены в виде диаграмм на одном рисунке, удобном для сравнения полученных индексов (рис.13).

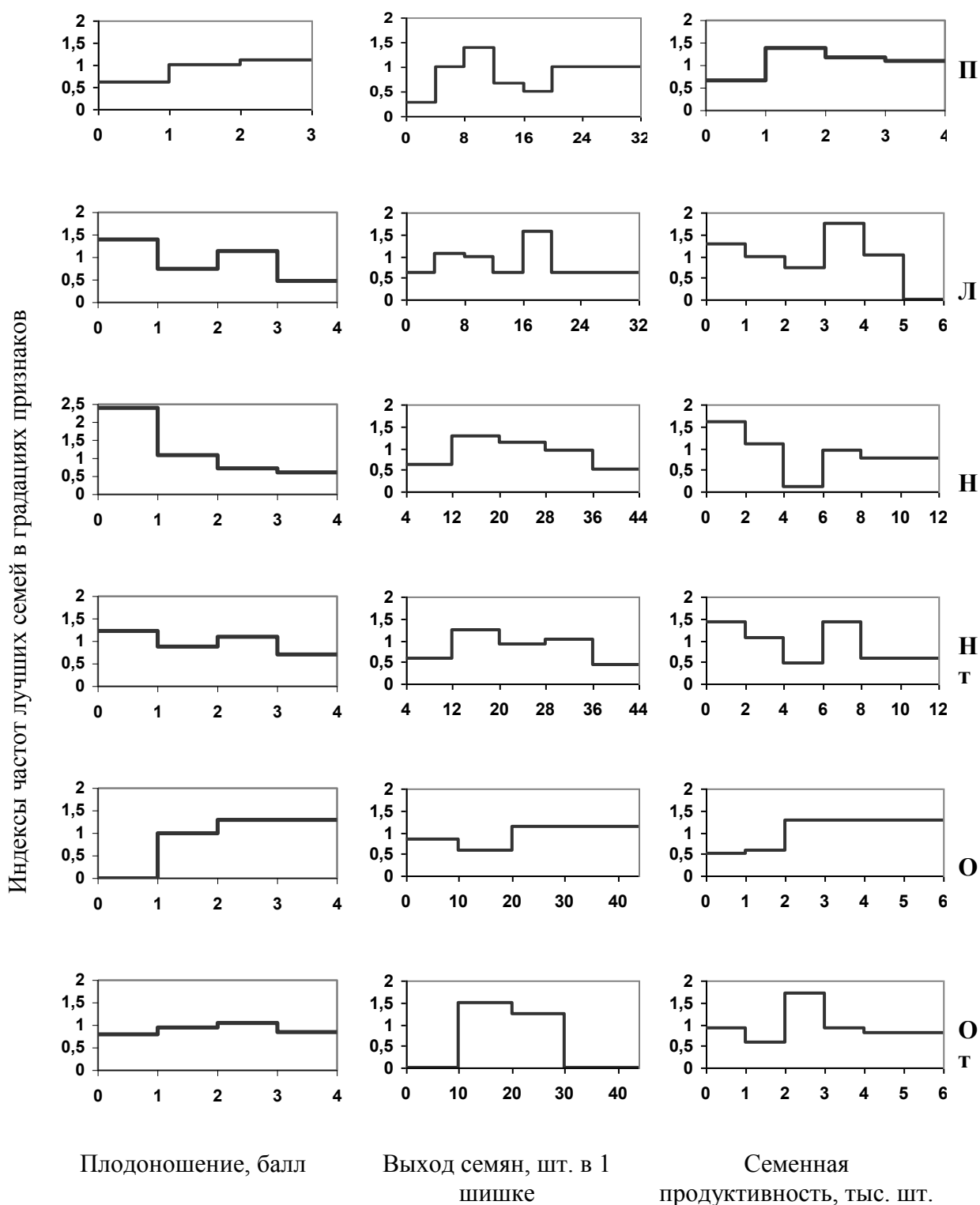


Рис. 13. Индексы частот лучших семей в градациях признаков матери в 3-6 летних потомствах сосны ПЛСУ: П – Пермское; Л – Левшинское; Н – Нижне-Курьинское; Н-т – Нижне-Курьинское из теплицы; О – Очерское; О-т – Очерское из теплицы.

Вполне очевидно, что высокие или низкие оценки градаций (повышения или понижения) имеют практический селекционный смысл при их подтверждении на других потомствах или в другом урожае.

Анализ графиков показывает, что выявить совпадающие оценки непросто. Оценки часто прямо противоположны. Так, первый балл плодоношения на Пермском и Очерском потомстве пессимален, а на Левшинском и Нижне-Курьинском наоборот, оптимален. Низкие значения семенной продуктивности в двух случаях были пессимальны, в трех оптимальны и в одном – нейтральны. Высокая семенная продуктивность родителей оказалась нейтральной в Пермском, оптимальной в Очерском и пессимальной в остальных четырех испытаниях потомства.

Наиболее же интересной оказалась частота лучших семей в градациях выхода семян (см. рис. 13). Самая низкая градация была нейтральной только в Очерском потомстве, в остальных пяти она была пессимальна. Отсюда следует вывод о том, что низкий выход семян из шишек у деревьев нежелателен. Неперспективность их тем более убедительна, что они давали нередко крупные семена, но влияние большой массы семени на рост потомства у них прослеживалось только первые два года.

Максимальные градации выхода семян в двух случаях были нейтральны (Пермь и Очер), а в четырех – отрицательно влияли на долю лучших семей. Такое влияние связано с тем, что большой выход семян снижает массу семени: коэффициенты корреляции между этими признаками во всех случаях были отрицательны и колебались от  $r = -0,18$  до  $r = -0,37$ . В результате деревья с наибольшим выходом семян имеют семена пониженной массы и это может быть причиной, снижающей частоту лучших семей в их потомстве в раннем возрасте, когда еще ощутимо влияние массы семени.

Влияние массы семени на рост потомства в целом слабое, достоверно проявляется в 5 случаях из 6 и составляет в среднем 0.12 с колебаниями от 0.05 на Пермском до 0,32 на Очерском потомствах (см. табл.13). Действуют ли выход семян и масса семени на рост потомства независимо друг от друга? При статистическом исключении влияния на связь выхода семян корреляция массы семени с высотой семей в среднем по всем потомствам увеличилась от  $r = 0.18$  до  $r = 0.20$ , то есть осталась почти на прежнем уровне. В свою очередь, при исключении влияния на связь массы семени корреляция выхода семян с высотой семей изменилась так же незначительно: от  $r = 0.01$  до  $r = 0.04$ . Поэтому можно говорить об их независимом влиянии на рост потомства.

Однако большой выход семян снижает массу семени: коэффициенты корреляции между этими признаками на всех четырех участках оказались отрицательны и колебались от  $r = -0.18$  до  $r = -0.37$ . В результате деревья с наибольшим выходом семян имеют семена с пониженной массой и это может быть причиной, снижающей частоту лучших семей в их потомстве. Поэтому далее каждую из 6 совокупностей мы разбили на две группы: в

первую входили деревья с максимальным выходом семян, а во вторую подбирались деревья с массой семени, отличающейся не более чем на  $\pm 0.2$  мг от средней массы семени деревьев в первой группе. Это позволило убрать влияние массы семени на рост потомства, и при сравнении этих групп различия в росте семей можно будет уже уверенно объяснять различиями между материнскими деревьями по выходу семян.

Полученные результаты по таким группам (табл. 14) говорят о том, что деревья с высоким выходом семян в целом дают потомство, не отличающееся по средней высоте (98.7 и 98.9%) и доле лучших семей (9.6 и 10.2%) от остальных деревьев. По потомствам у деревьев с высоким уровнем выхода семян (группы, идущие первыми в сравниваемых парах) доли лучших семей были как выше, так и ниже, чем деревьев с обычным выходом семян. Отношение этих долей колебалось от 0 в Очерском до 2.4 в Пермском потомстве, но по всем опытам они оказались практически равными и составили в среднем 1.04 (см. табл. 14).

Таблица 14

Качество 3-6-летнего потомства в группе деревьев с высоким выходом семян и в группе прочих деревьев с массой семени, отличающейся не более чем на  $\pm 0,2$  мг от средней массы семени в первой группе

Потомства	№	Уровень выхода семян	Число семей, шт.	Семеношение			Потомство		
				предел выхода семян, шт.	средняя масса семени		высота, % от среднего	доля лучших семей, %	отношение первых долей ко вторым
					мг	% от среднего			
Пермское	1	высокий	13	21-32	5.70	94	99.4	16.7	2,4
	2	обычный	42	5-20	5.72	94	99.2	7.1	
Левшинское	3	высокий	10	21-30	5.79	92	101.1	10.0	0,6
	4	обычный	29	5-20	5.80	92	103.4	17.2	
Н-Курьинское	5	высокий	14	37-44	5.83	86	97.9	7.1	0,9
	6	обычный	36	13-36	5.81	86	97.1	8.3	
Н-Курьинское из теплицы	7	высокий	14	37-44	5.83	86	96.5	6.3	1,1
	8	обычный	36	13-36	5.81	86	98.3	5.6	
Очерское	9	высокий	9	35-44	5.78	94	103.9	17.7	1,3
	10	обычный	10	5-34	5.75	94	97.9	13.3	
Очерское из теплицы	11	высокий	10	35-44	5.73	94	93.4	0	0,0
	12	обычный	21	5-34	5.73	94	97.3	9.5	
Среднее		высокий	70		5,78	91	98.7	9.6	1.04
		обычный	174		5,77	91	98.9	10.2	
Разность, $\pm$		-		-			-0.17	-0.6	-

Аналогичная операция по подбору матерей с близкой массой семени была проведена и для 6 групп с низким выходом семян (табл. 15). Оказалось, что деревья с низким выходом семян *всегда* имеют пониженную долю лучших семей (в среднем меньше в 2.5 раза), с ее колебаниями от 0 до 12.5%, против частот лучших семей в группах обычных деревьев от 14.8 до 24.2%. Следует особо обратить внимание на то обстоятельство, что в группе матерей с низким выходом семян снижение высоты растений в потомствах оказалось в среднем 2.18%. На первый взгляд, такое снижение несущественно (хотя может быть и достоверным в отдельных потомствах). Но для селекции более важно другое, а именно, что частота лучших семей у них оказывается в среднем в 2.5 раза меньше, чем в парной группе с близкой средней массой семени.

Таблица 15

Качество 3-6-летнего потомства в группе деревьев с низким выходом семян и в группе прочих деревьев с массой семени, отличающейся не более чем на  $\pm 0,2$  мг от средней массы семени в первой группе

Потомства	№	Уровень выхода семян	Число семей, шт.	Семеношение			Потомство		
				пределы выхода семян, шт.	средняя масса семени		высота, % от среднего	доля лучших семей, %	отношение вторых долей к первым
					мг	% от среднего			
Пермское	1	низкий	20	1-4	6.76	111	100.2	5.0	
	2	обычный	29	6-25	6.78	112	100.2	17.2	3.4
Левшинское	3	низкий	21	1-4	6.67	106	99.3	9.5	
	4	обычный	24	5-25	6.70	106	103.6	20.8	2.2
Н-Курьинское	5	низкий	33	5-12	7.54	112	100.0	9.1	
	6	обычный	33	13-39	7.52	112	101.0	27.3	3.0
Н-Курьинское из теплицы	7	низкий	33	5-12	7.54	112	98.6	9.1	
	8	обычный	33	13-39	7.52	112	99.8	24.2	2.7
Очерское	9	низкий	8	5-9	6.12	100	100.4	12.5	
	10	обычный	18	10-40	6.10	100	103.1	16.7	1.3
Очерское из теплицы	11	низкий	14	5-9	6.06	99	97.0	0	
	12	обычный	27	10-40	6.10	100	100.9	14.8	-
Среднее		низкий	129	1-12	6,78	107	99.25	7.5	
		обычный	164	5-40	6,79	107	101.43	20.2	2.5
Разность, $\pm$		-		-	-0,01	0.0	-2.18	-12.7	-

Проведенный на больших выборках анализ потомства позволяет утверждать, что низкий выход семян из шишек у дерева 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. Полученные нами данные подтверждаются выводами, полученными при контролируемом самоопылении сосны на ЛСП и ПЛСУ (Исаков, 1999).

Таким образом, на больших выборках (60 и более потомств) при измерении высот растений в 3–6-летнем возрасте установлено следующее.

1. Количество шишек на дереве, выход семян и семенная продуктивность матери на среднюю высоту потомства влияют слабо и недостоверно, однако есть значимые влияния на частоту лучших семей в градациях этих признаков.

2. Деревья с низким выходом семян из шишек, несмотря на более тяжелые семена, дают в 2–3 раза меньше быстрорастущих семей, чем остальные материнские деревья.

3. Высокий выход семян из шишек снижает массу их семени и от матерей с таким выходом семян потомство в 3–6 лет также понижено. Но при сравнении их с группой матерей с близкой массой семени их потомства уже достоверно не отличаются по средней высоте и доле лучших семей.

4. Масса семени в 3 популяциях из 4-х слабо влияла на высоту семей в 3–4-летнем возрасте потомства (влияние 0.05–0.08), но в одной популяции влияние оставалось на среднем уровне до 4–6-лет (влияние 0.17–0.32).

Материалы раздела опубликованы в наших работах (Рогозин, 1989; Рогозин, Исаков, 1990).

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

Селекцию «по морфотипу элитного» (Исаков, 1999) можно начинать с выяснения градации какого-либо признака, в которой обнаруживается повышенная частота быстрорастущих семей. Неважно, какой это будет признак и будет ли он связан физиологически или корреляционно с продуктивностью потомства. Важно наличие такого признака или какой-либо из его градаций преимущественно у матерей с лучшим потомством.

Влияние различных морфометрических показателей материнских деревьев изучалось нами на потомстве в возрасте от 3 до 18 лет, полученном из семян одного-двух урожаев разных лет на четырех ПЛСУ. При изучении величины шишек сосны оказалось возможным их глазомерное подразделение по объему на мелкие, средние и крупные. Иногда дополнительно выделяли матерей с особенно крупными шишками.

Для вскрытия связей слабого уровня наиболее чувствительным оказался анализ долей. Здесь мы анализируем частоту лучших семей у

деревьев с разным размером шишек, и эта частота представлена как % от нормы (средней частоты) лучших семей в потомстве. Чтобы избежать субъективизма, мы моделировали две интенсивности отбора: отбор 1/3 лучших семей и отбор 1/7 лучших семей, после чего из них рассчитывали среднее. Далее это среднее относили к норме, принимаемой за 100% (к средней частоте лучших семей из отборов в 1/3 и 1/7). В каждую градацию относили примерно равное количество данных; при этом признак с непрерывной изменчивостью приобретал некоторую искусственную дискретность в виде трех-четырёх классов их размеров.

По-видимому, чисто физиологически крупные шишки для образования семян более благоприятны и надежды на получение из них лучшего потомства логически оправданы. Полученные данные (табл. 16) это показывают, как общее увеличение частоты появления лучших семей в потомстве матерей с крупными шишками до 126.5% от нормы, тогда как матери с мелкими шишками давали их в среднем 90%.

Таблица 16

Частота лучших семей у матерей сосны с разным размером шишек (затемнены и выделены достоверные превышения от нормы)

Постоянный лесосеменной участок	Год урожая	Условия выращивания	Количество вариантов	Возраст культур	Частоты лучших семей у матерей с разным размером шишек, % от нормы		
					мелкие	средние	крупные
Очерский	1977	теп (2), ИК супесч.	84	4	42	<b>140</b>	119
		пит (2), ИК сугл. почва	53	6	119	119	62
	1985	пит (2), ИК песч. почва	45	9	76	<b>138</b>	92
Левшинский	1979	пит (1)+шк (2)	171	3*	<b>146</b>	87	113
	1985	пит (2), ИК песч. почва	134	7	56	106	<b>131</b>
				9	<b>124</b>	78	109
Пермский	1981	пит (2)+шк (2)	216	4*	78	105	99
Нижне-Курьинский	1982	пит (1) + шк (2), ИК супесч. почва	122	6	68	<b>122</b>	<b>140</b>
				18	<b>123</b>	83	98
		тепл (1)+школа (4-6)	233	5*	<b>122</b>	31	<b>168</b>
	7*			100	62	<b>168</b>	
1985	пит (2), ИК песч. почва	112	9	26	<b>135</b>	<b>219</b>	
<b>В среднем по 12 опытам</b>				<b>7.2</b>	<b>90.0</b>	<b>100.5</b>	<b>126.5</b>
<b>Всего вариантов / семей</b>			<b>1170 / 883</b>				

\*- выращивание в питомнике (пит), либо в теплице (теп) и далее в школе (шк), без пересадки в испытательные культуры (ИК)

Колебания по участкам были значительны, и матери даже с мелкими шишками в 5 случаях из 12 давали лучших семей больше нормы, то есть достаточно часто, а матери с крупными шишками в 2 случаях производили их меньше этой нормы. Кроме того, повторные измерения испытательных культур спустя всего 2 года (Левшинское потомство урожая 1985 г.) показали, что если в 7 лет у матерей с мелкими шишками было лучших семей 56%, то в 9 лет их оказалось уже 124%. То есть оценка «плохо» изменилась на оценку «хорошо» (см. табл. 16). Аналогичные изменения для мелких шишек случились в Очерском и Нижне-Курьинском потомствах.

В таком случае оценку влияния размера шишек целесообразно проводить не по усредненным итоговым значениям опытов, а принимать во внимание случаи достоверных превышений частот лучших семей в конкретных популяциях, что, по-существу, и интересует селекционера. Тогда все три градации размеров шишек становятся примерно равными. Так, случаев достоверного превышения частот лучших семей (на 20% и более) обнаруживается: у мелких шишек 4, у средних 4 и у крупных – 5.

Таким образом, если в среднем по всем опытам у матерей с крупными шишками частота лучших семей выше нормы на 26%, а с мелкими – ниже на 10%, то эти превышения не наблюдаются в конкретных потомствах при их измерениях в разном возрасте, и матери с мелкими и средними шишками так же часто производят лучшие семьи в потомстве.

Увеличение массы семени обычно приводит к повышению роста потомства в раннем возрасте (Войчаль, 1953; Гиргидов, 1976). Это подтверждается и в нашем случае в 13 опытах из 15, различающихся как условиями выращивания посадочного материала в питомниках и школах, так и почвенными условиями в испытательных культурах. В потомствах матерей с легкими семенами лучших семей оказалось 63% от нормы, тогда как у матерей с тяжелыми семенами их было 129%. При этом в градации «самые тяжелые» лучших семей оказалось еще больше – 143% (табл. 17).

Следует особо отметить резкие отличия по Нижне-Курьинскому потомству в урожае 1985 г. с измерениями высот в 7 и 9 лет. Этот урожай собирали повторно с 64 деревьев только хорошего уровня семеношения у матерей, показавших высокие оценки скорости роста 3-летнего потомства от урожая 1982 г. Поэтому у них оказались совершенно иные частоты: большая (126–130%) частота лучших семей в градации легких семян и меньшая (25–44%) – в градации самых тяжелых семян.

Таблица 17

Частота лучших семей у матерей сосны с разной массой семени и корреляция (r) этого признака с высотой потомства (выделены достоверные превышения от нормы)

ПЛСУ	Год урожая	Условия выращивания	К-во вариантов	Возраст культур	r	Частоты лучших семей у матерей с разной массой семени, % от нормы			
						легкие	средние	тяжелые	самые тяжелые
Очерский	1977	теп (2), ИК супесч. почва	84	4	0.16	52	102	<b>140</b>	109
		пит(2), ИК сугл. почва	53	6	0.12	35	110	<b>159</b>	<b>89</b>
	1985	пит (2), ИК песч. почва	45	7	0.37	30	105	<b>165</b>	<b>210</b>
				9	0.37	45	92	<b>135</b>	<b>180</b>
Левшинский	1979	пит (1)+шк (2)	171	3*	0.2	97	89	<b>151</b>	<b>133</b>
	1985	пит (2), ИК песч. почва	134	7	0.08	67	108	110	<b>126</b>
				9	-0.04	30	105	<b>165</b>	<b>210</b>
Пермский	1981	пит (2)+шк (2)	216	4*	0.14	75	110	115	<b>129</b>
Нижне-Курьинский	1982	пит (1) + шк (2), ИК супесч. почва	122	6	0.27	59	<b>135</b>	103	<b>158</b>
				12	0.22	79	108	113	<b>135</b>
				18	0.17	87	<b>120</b>	91	100
		тепл (1)+школа (4-6)	233	5*	0.13	80	108	110	<b>151</b>
				7*	0.06	88	86	<b>124</b>	<b>127</b>
	1985	пит (2), ИК песч. почва	112	7	0.08	<b>130</b>	64	109	44
9				-0.01	<b>126</b>	83	94	25	
<b>В среднем по 13 возрастам, исключая последние два</b>				<b>7, 5</b>	<b>0,17</b>	<b>63</b>	<b>106</b>	<b>129</b>	<b>143</b>
<b>Всего вариантов / семей</b>			<b>1170 / 883</b>						

\*- выращивание в питомнике (пит), либо в теплице (теп) и далее в школе (шк), без пересадки в культуры.

Это случилось потому, что целевой отбор на быстроту роста потомства сочетался у них с отбором на высокий выход семян у матери, и последнее неизбежно приводило к снижению их массы, о чем уже говорилось в самом начале главы. По правилам, эти 2 опыта следовало бы представить отдельно. Но для сравнения с остальными (неселекционированными) выборками удобнее поместить их здесь в общий список, где они выделены курсивом. Становятся наглядно видны последствия проведенного ранее отбора на



быстроту роста по 3-летним оценкам в предшествующем урожае. Далее анализ данных проведен с их исключением из совокупности.

Коэффициенты корреляции массы семени с высотой семей составили в среднем 0.17 и изменялись по 13 опытам в пределах от -0,04 до 0,37. Примечательно, что наибольшие падения частоты лучших семей у матерей с легкими семенами (до 30%) и ее всплески в градации тяжелых и самых тяжелых семян (до 165–210%) были как при достоверном влиянии массы семени на рост семей ( $r = 0.37$ , Очерский ПЛСУ), так и при отсутствии какой-либо связи ( $r = -0.04$ , Левшинский ПЛСУ). Это показывает, насколько метод анализа долей более информативен, чем анализ коэффициентов корреляции.

Общая картина поведения корреляций, приведенных выше (см. табл. 4.8) с увеличением возраста семей оказывается весьма интересной. Видны различия в трендах – от сохранения уровня связей до их падения на нулевой уровень (рис. 14).

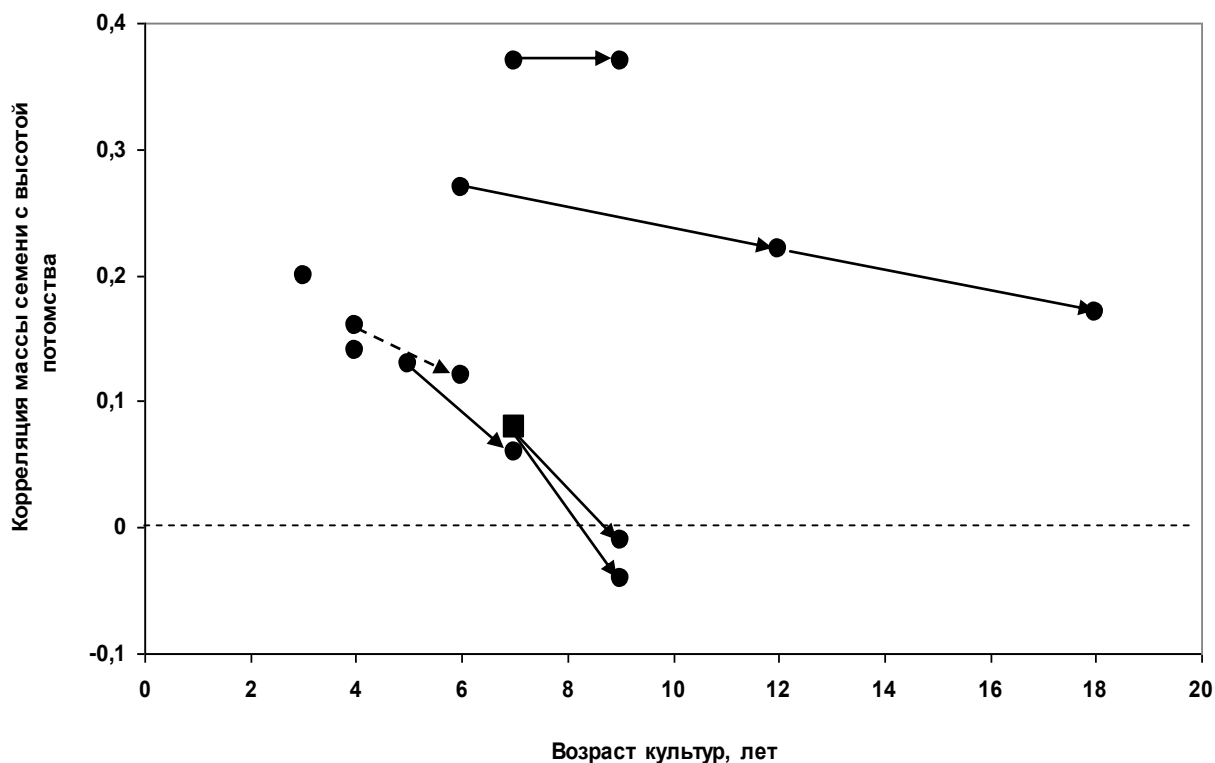


Рис. 14. Коэффициенты корреляции массы семени деревьев сосны с высотой их семей в 3-18 лет. Стрелки указывают на повторное определение коэффициента.

На этом поле четко видны три группы с разной степенью изменения возрастных корреляций. Вверху без изменений – это Очерское потомство урожая 1985 г., в средней части разместилось Нижне-Курьинское потомство урожая 1982 г. с умеренным падением связей до  $r = 0.17 \pm 0.09$  и внизу – точки всех четырех популяций разных урожаев с более крутым падением.

Следует отметить, что расположенные в самом веру два стабильных значения – это только один из трех опытов Очерского потомства. Два других расположены ниже и там, в опытах в разных условиях в 4 и в 6 лет, корреляции не были стабильны и понижалась с 0.16 до 0.12 (прерывистая стрелка). Поэтому общий тренд корреляций в Очерской популяции оказывается в целом со слабым понижением и близок по динамике к Нижне-Курьинскому потомству, если ее тренды (верхняя и прерывистая стрелки) усреднить.

В связи падением уровня связей с возрастом важно выяснить, как изменятся при этом доли лучших семей. Для этого мы разделили результаты, показанные в последней таблице (с исключением Нижне-Курьинского потомства урожая 1985 г.) на три возрастных периода: в первый вошли семьи с возрастом 3–7 лет (9 опытов), во второй – с возрастом 9–12 лет (3 опыта) и в третий вошел 1 опыт с измерениями высот в 18 лет. Данные по первым двум группам возраста представлены на диаграмме (рис. 15)

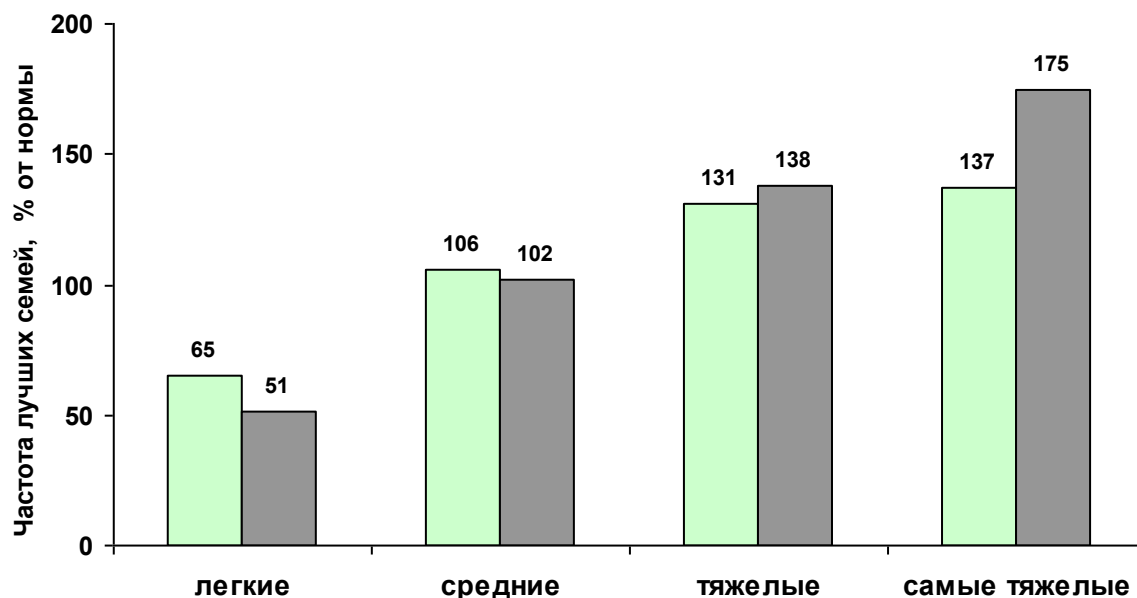


Рис. 15. Частота лучших семей у материнских деревьев сосны с разной массой семени в возрасте культур 3–7 лет (столбик слева) и 9–12 лет (столбик справа)

На диаграмме видно сохранение рангов у градаций и превосходство группы матерей с тяжелыми семенами, у которых частота лучших семей остается выше нормы и даже повышается у матерей с самыми тяжелыми семенами до 175%. Если бы мы оценивали различия между этим группами в привычном понимании по средним корреляциям, то в младшей и старшей группах они оказались бы близкими: 0.17 и 0.18. Поэтому помещенный выше рис. 14 оказывается более информативен, так как раскрывает характер их динамики в виде падения уровня связей с возрастом.

Особняком следует проанализировать возраст в 18 лет, который представлен Нижне-Курьинским потомством, для которого имеются измерения высот в трех возрастах, и мы располагаем динамикой корреляций в 6, 12 и 18 лет, где хорошо видно их падение (см. рис. 35). По-видимому, в это время происходит внутренняя перегруппировка рангов роста, что и отражает коэффициент корреляции своим падением в этих возрастах.

Эту перенастройку отражает и другое явление, а именно, перераспределение частот лучших семей по градациям и **появление превосходства матерей с семенами средней массы.** Частота лучших семей у них в 18 лет оказывается уже самой высокой и составляет 120%, тогда как в других градациях она не превышает 100% (рис. 16).

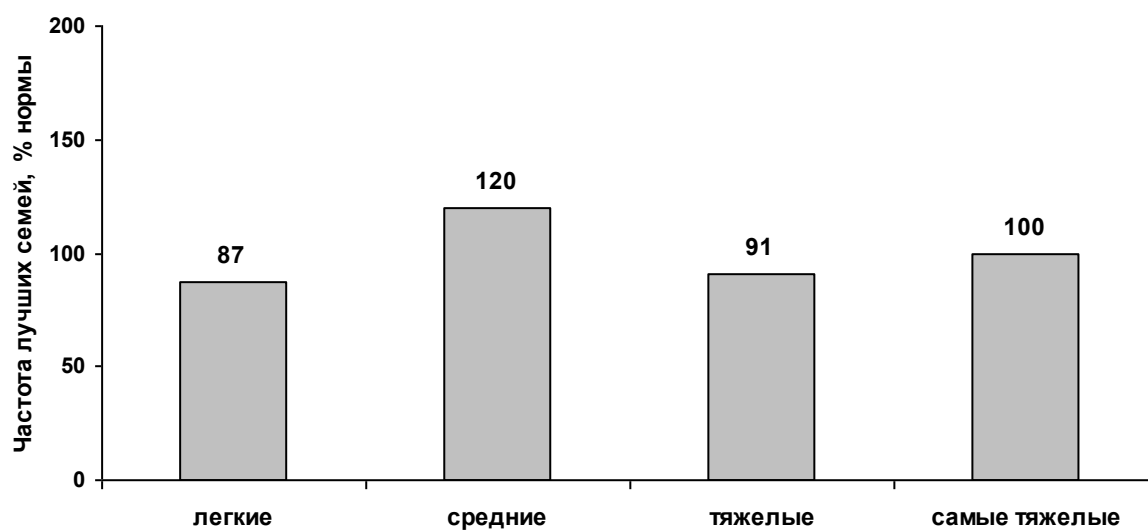


Рис. 16. Частота лучших семей у Нижне-Курьинских материнских деревьев с разной массой семени в возрасте культур 18 лет

Ранее, в 6 и 12 лет, частота лучших семей в этом опыте была самой высокой (158–135%) у матерей с самыми тяжелыми семенами (см. табл. 17) и возникает соблазн объявить о прекращении влияния массы семени к возрасту 18 лет. Однако если судить по корреляции, то она, почти исчезающая и недостоверная ( $r = 0.17$ ), все еще существует, и какое-то ее влияние на общую высоту семей еще остается.

В другом опыте с семенами этого участка по 233 вариантам (семьям), уже в 7-летнем возрасте эта корреляция была близка к нулю ( $r = 0.06$ ) и в привычном понимании уровня связи (понимании линейном, измеряемом коэффициентом корреляции) влияние массы семени прекратилось. Однако в частотах лучших семей здесь сохранилось преимущество у тяжелых и самых тяжелых семян – 124–127% против частот 88–86% в градации легких и средних (см. табл. 17).

Можно сделать несколько предположений относительно развития событий в прошлом и настоящем для выяснения тенденций естественного

отбора у сосны и большие по объему выборки, от 45 до 216 наблюдений в каждой, это сделать позволяют. Если в раннем возрасте была обнаружена устойчивая тенденция к отбору в направлении матерей с тяжелыми семенами даже при снижении коэффициентов корреляции, то после начала жестких конкурентных отношений после смыкания крон в рядах культур в 12-18 лет их потомства меняют рост и некоторое небольшое преимущество получают матери, семена которых были средними по массе. Т. е. тенденции движущего отбора меняются на тенденции отбора стабилизирующего.

Из проведенного анализа понятно, насколько непростыми и разными в динамике могут быть процессы влияния массы семени на рост семей. Тем не менее, можно сделать и некоторые общие выводы.

1. Влияние массы семени на рост семей с увеличением возраста от 3 до 18 лет в целом снижается, однако тренды корреляций в популяциях и в потомствах от разных урожаев отличаются: есть тренды слабого (с 0.27 до 0.17) и сильного падения связей (с 0.20 до близких к нулю значений).

2. В раннем возрасте (3–7 лет) в потомствах матерей с тяжелыми и самыми тяжелыми семенами частота лучших семей была самой высокой – 131 и 137% от нормы; у матерей с легкими семенами она составляла 65%.

3. В возрасте 9–12 лет в потомствах матерей с тяжелыми и самыми тяжелыми семенами частота лучших семей оказывается наивысшей – 138 и 175% от нормы; у матерей с легкими семенами она составляет всего 51%.

4. В возрасте 18 лет различия сглаживаются и лучших семей оказывается больше нормы на 20% только у матерей с семенами средней массы; у матерей с массой семени других градаций отличия от нормы недостоверны и составляют 9–10%.

5. В целом в потомствах до 12 лет есть тенденция к движущему отбору и преимуществу потомства от матерей с тяжелыми семенами, однако в сомкнутых культурах в 18 лет преимущество получают матери с семенами средней массы и появляется стабилизирующий отбор в отношении массы семени.

#### 4.5. Влияние окраски семян на рост потомства

Ранее нами уже было изучено влияние окраски семян на рост 3–4-летних саженцев в потомствах Левшинского и Пермского ПЛСУ (Рогозин, 1986). Эти результаты также анализируются ниже наряду с другими.

В начальный период исследований, по преобладанию в цветовой гамме внешнего слоя какой-либо из окрасок, мы выделяли 6 градаций: черные, темные, пестрые, коричневые, светлые (бежевые) и почти белые. Но так как первая и последняя встречались редко и в градацию не набиралось их количество, достаточное для анализа доли лучших семей (10 шт. и более), то в настоящем исследовании они объединены: черные с темными и почти

белые со светлыми. После такого объединения матерей получено 4 градации окраски, в которых наблюдаются самые разнообразные превышения частот лучших семей над нормой (табл. 18).

Таблица 18

Частота лучших семей у матерей сосны с разной окраской семени (затемнены и выделены достоверные превышения над нормой)

ПЛСУ	Год урожая	Условия выращивания	Число вариантов	Возраст ИК, лет	Частоты лучших семей у матерей с разной окраской семени, % от нормы			
					темные	пестрые	коричневые	светлые
Очерский	1977	теп (2), ИК супесь	84	4	56	<b>160</b>	115	0
		пит (2), ИК сугл. почва	53	6	115	<b>132</b>	0	0
	1985	пит (2), ИК песч. почва	45	9	<b>122</b>	<b>129</b>	0	-
Левшинский	1979	пит (1)+шк (2)	171	3*	<b>150</b>	50	<b>120</b>	0
	1985	пит (2), ИК песч. почва	134	7	81	<b>128</b>	109	-
				9	68	91	<b>148</b>	-
Пермский	1981	пит (2)+шк (2)	216	4*	82	<b>161</b>	64	0
Нижне-Курьинский	1982	пит (1) + шк (2), ИК супесч. почва	122	6	37	<b>227</b>	85	<b>255</b>
				18	<b>131</b>	91	42	<b>127</b>
	1985	теп (1)+шк (6) песч. почва	233	7*	60	<b>152</b>	87	<b>400</b>
<b>В среднем по 11 опытам</b>				<b>8,5</b>	<b>90</b>	<b>132</b>	<b>74</b>	<b>133</b>
<b>Всего вариантов / семей</b>			1170 / 883					

\*- выращивание в питомнике (пит), либо в теплице (теп) и далее в школе (шк), без пересадки в культуры.

Повторимся, что для селекции «по морфотипу элитного» важно найти градации, в которых обнаруживается повышенная частота быстрорастущих семей. Анализ итоговой строки в таблице 23 показывает значительное повышение их частоты в потомствах, полученных из семян пестрой (132%) и светлой (133%) окраски. В пределах выборок оценки весьма разнородны.

По условиям анализа, достоверным может считаться повышение частоты в какой-либо градации на 20% и более. Одновременно оно же будет существенным и значимым для селекции, то есть таким, которое можно принять во внимание при отборе исходного материала для включения в селекционный процесс, связанный с длительными и дорогостоящими

испытаниями. Такие повышения встречаются среди всех градаций окраски и даже среди коричневых семян с минимальной средней оценкой. Наиболее стабильное преимущество показали матери с пестрыми семенами, у которых в 8 случаях из 11 частота лучших семей оказалась 129–227% от нормы. Наиболее изменчивым оказалось потомство из светлой окраски, у которых оценки колебались от нулевых до 400% от нормы (см. табл. 18).

Для селекции важны *повторения* оценок. У нас такие повторения имеются только в отношении Очерских пестрых и Н-Курьинских светлых семян, где можно с уверенностью сказать, что они повторяли высокие оценки во всех опытах. Напротив, в опытах с Левшинским потомством преимущество с возрастом или в другом испытании переходило каждый раз к иной окраске (см. табл. 18).

Следует отметить, что у матерей Левшинского ПЛСУ влияние окраски семян на высоту семей в 3-летнем возрасте было настолько необычным, что такое влияние мы охарактеризовали как «скрытое» (Рогозин, 1989); оно стимулировало научный поиск и заслуживает отдельного анализа.

Наиболее понятным для восприятия этого скрытого влияния по-прежнему остается рисунок 1980-х годов, на котором виден конус точек, сужающийся от темных к светлым семенам (рис. 17).

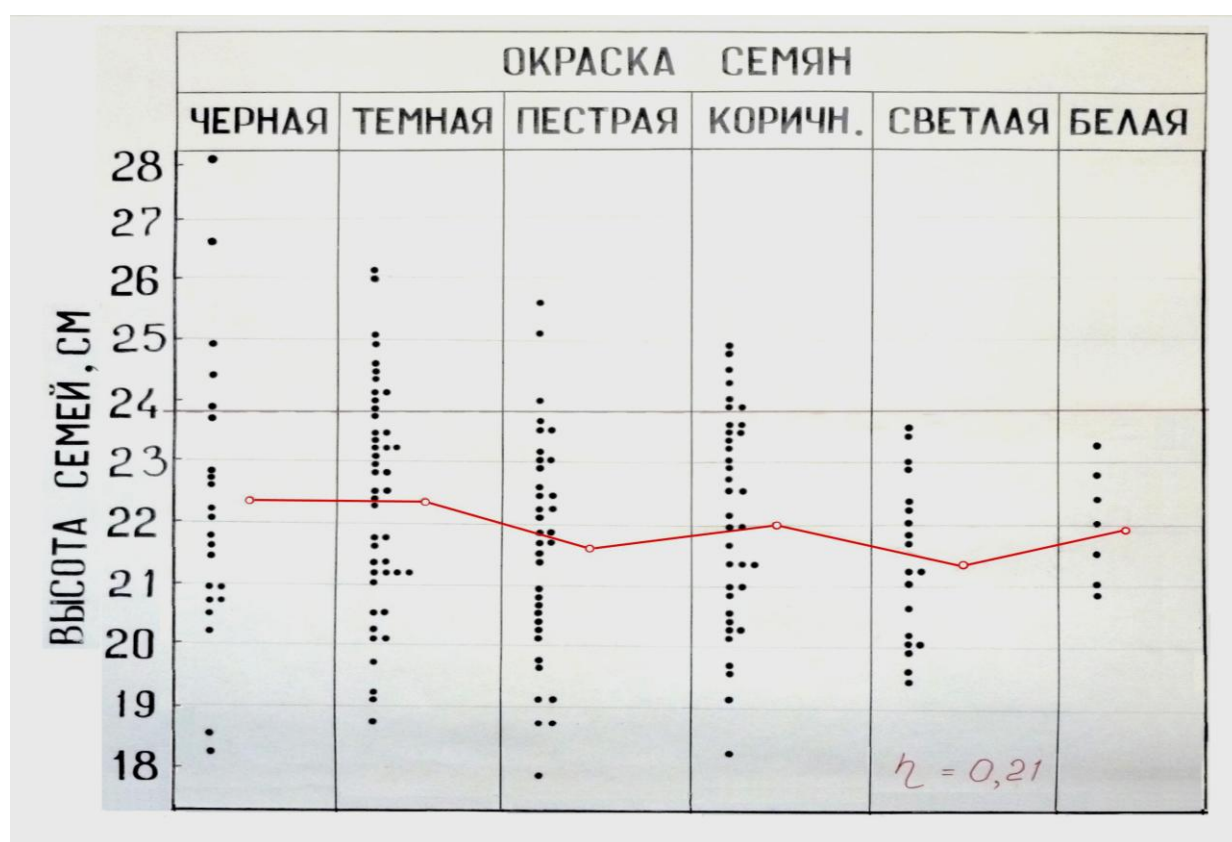


Рис. 17. Высота семей сосны в зависимости от окраски семян материнских деревьев на Левшинском ПЛСУ в урожае 1979 г.

На этом рисунке сразу видно, насколько высока изменчивость высот семей из черных семян и низка – из светлых. При этом среди светлых и белых семян в потомствах совершенно не было лучших семей (с высотами более 23,8 см). Для данного поля точек корреляционное отношение оказалось равным 0.21, что дает силу влияния фактора 4%. Это малозначимое влияние видно по некоторому изменению средних высот семей в грациях окраски (ломаной линии тренда), которые отличаются несущественно и недостоверно, с колебаниями от среднего в пределах от +1.8 до -2.7% , что следует из данных помещаемой после рисунка таблицы.

Следует отметить, что снижение изменчивости высот от грации к грации в приводимой ниже таблице латентно и не видно по приводимым в ней цифрам. Так, группа семей, чьи матери имели черные семена, имеет изменчивость высот 11.2%, группы семей из темных, пестрых и коричневых семян имеют изменчивость 8.0–8.2% и только у светлых и белых она резко снижается до 4.2–6.4%. В отличие от таблицы, на рисунке по конусу точек сразу же заметно снижение изменчивости высот семей от черных семян к светлым, и это явление было совершенно скрыто за средними цифрами статистик в таблице (табл. 19).

Таблица 19

Окраска семян у сосны на Левшинском ПЛСУ в урожае 1979 г., средняя высота потомства в 3-летнем возрасте, изменчивость высот семей и частота лучших семей

Показатели	Всего; в сред- нем	В том числе по окраске семян					
		чер- ная	тем- ная	пес- трая	корич- невая	свет- лая	белая
Количество семей, шт	171	22	49	37	37	19	7
Средняя высота, см	21.9	22.3	22.3	21.6	22.0	21.3	21.9
Средняя высота, %	100.0	101.8	101.8	98.6	100.5	97.3	100.0
Изменчивость высот семей, %	8.18	11.2	8.2	8.2	8.0	6.4	4.2
Частота лучших семей, шт.	26	5	11	3	7	0	0
Частота лучших семей, %	15.2	22.7	22.4	8.1	18.9	0	0
Частота лучших семей, % от нормы (от средней частоты)	100	150	148	53	124	0	0
Оценка грации окраски	нейтральная	+	+	–	+	–	–

Проведенный в отношении окраски семян анализ показывает, что малая сила влияния фактора (4%) и отсутствие влияния на средние величины еще не означает, что влияние признака на конкретном потомстве отсутствует; оно имеет сложный и скрытый характер и обнаруживает себя только после анализа изменчивости высот семей в градациях окраски.

Обнаруженная закономерность в отношении светлых семян подтвердилась на родственном по происхождению семян потомстве Пермского ПЛСУ. Но в этом потомстве поведение матерей с пестрыми семенами было совершенно иным – они показали себя с самой выгодной стороны и имели лучших семей 161%, в отличие от Левшинских, где лучших семей у таких же матерей оказывалось от 50 до 128% (см. табл. 18).

#### **4.6. Окраска и время прорастания семян**

Для выяснения особенностей семян разной окраски мы изучили их лабораторную всхожесть и энергию прорастания на двух участках, разделенных расстоянием более 150 км и находящихся в разных физико-географических районах Пермского края, что позволяло предполагать их принадлежность к разным популяциям. Всхожесть семян в 1978 г. составила в среднем 98%, в 1985 – 77% и по градациям окраски различалась несущественно, но по скорости прорастания семян небольшие и недостоверные различия были обнаружены. Практического лесокультурного значения они не имеют, поэтому не имеет смысла доказывать их достоверность на еще больших выборках, однако в научном поиске и в селекции эти небольшие различия могут иметь значение.

Так, среднее время прорастания в образцах семян от 105 матерей в Очерском потомстве колебалось от 1.0 до 5.7 дней, а в 119 образцах Левшинского потомства – от 1.3 до 3.8 дней. Как показали результаты измерений культур в 5–7 лет, этот признак не оказал какого-либо влияния на рост потомства и частоту лучших семей, и далее его изучение мы прекратили. Однако определенный интерес он может иметь.

Выяснилось, что в пределах одного урожая в популяциях Очерской и Левшинской наиболее долго прорастают семена с темной окраской, а у пестрых и коричневых прорастание ускоряется; наиболее значительным ускорение оказалось в год с пониженной всхожестью семян в образцах Левшинского ПЛСУ, где время прорастания темных семян составило 1.68 дня, а коричневых – 1.04 дня (рис. 18).

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).

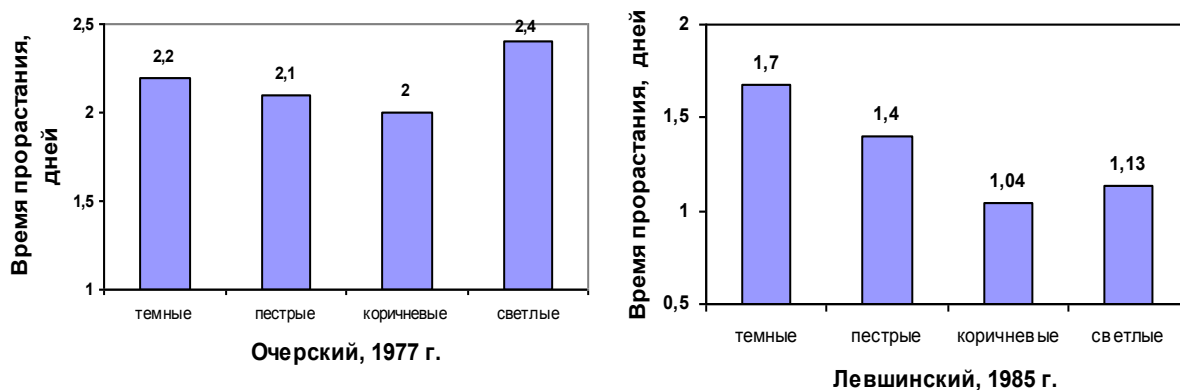


Рис. 18. Среднее время прорастания у семян сосны с разной окраской в потомстве Очерского и Левшинского ПЛСУ.

Светлые семена оправдали свою повышенную изменчивость и здесь и в Очерском потомстве прорастали самое длительное время – 2.4 дня, а в Левшинском – почти самое короткое (1.13 дня).

Различия во времени прорастания семян у материнских деревьев на рост их потомства в возрасте 3-9 лет каким-либо определенным образом не влияли.

Проведенное исследование влияния окраски семян сосны на рост 3-18-летнего потомства и качество семян позволяет сделать следующие выводы.

1. Стабильное преимущество по качеству потомства показали матери с пестрыми семенами, у которых в 8 опытах из 11 частота лучших семей оказалась 129–227% от нормы.

2. Высокие оценки по качеству потомства отмечены у светлых семян в Нижне-Курьинской популяции во всех 4-х опытах. Но в Левшинской популяции преимущество по качеству потомства переходило из опыта в опыт каждый раз к иной окраске.

3. Изменчивым оказалось потомство матерей со светлой окраской семян с колебаниями частот лучших семей по популяциям от нуля до 400% по отношению к средней частоте.

4. Время прорастания последовательно ускоряется от семян с темной окраской к пестрым и коричневым, причем наибольшее ускорение наблюдалось в год с пониженной всхожестью семян. Светлые семена меняют время прорастания в популяциях и в разные годы от самого длительного (2.4 дня) до почти самого короткого (1.13 дня).

## 5. СЕЛЕКЦИЯ В ИСКУССТВЕННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ

### 5.1. О конкуренции, эпигенетике и онтогенезе древостоев

Структура древостоев, встречающихся в природе и созданных искусственно, отличается по многим параметрам. В каждом следующем поколении складывается иная ситуация, например, после пожара, ветровала и она может быть уникальна. Мозаичность структуры сглаживается или возрастает и если изменения значительны, то меняется и генофонд ценозов. Генофонд может и не сохраниться в следующем поколении в том виде, который обеспечивал зафиксированный нами лучший результат при изучении конкретного насаждения и его потомства. Поэтому нужно сохранять участки изучаемых популяций без вмешательства в их структуру разного рода рубками ухода, которые неизбежно нарушат эту уникальность.

Внутри популяции контрастные условия среды вызывают репродуктивную изоляцию и генетическую дифференциацию двух соседствующих сообществ вида (Санников и др., 2012). Контрастные фитоценотические условия, например, различия в густоте на протяжении жизни древостоя, также приводят к формированию сообществ, отличающихся физиологически и генетически. При этом функциональным механизмом структурной организации ценоза является, с одной стороны, признанная всеми внутривидовая конкуренция (Сукачев, 1953), но с другой стороны, отмечены и явления ее смены на взаимную толерантность в период смыкания крон (Кайрюкштитс, Юодвалькис, 1976). Конкретные формы действия подобных механизмов в искусственных насаждениях еще во многом остаются нам неизвестными (Маслаков, 1999).

В естественных насаждениях из-за методических трудностей сложно выявить влияние густоты насаждения на характер роста отдельных деревьев. Более простые модели – культуры и поэтому для изучения ценологических эффектов они предпочтительнее. Так, исследования четырех 28 летних культур ели и сосны плантационного типа, созданных в эдатопе  $C_2$  (ель) и  $C_3$  (сосна) в Псковском лесничестве с густотой посадки 1,0 и 4,0 тыс. экз. на 1 га показали (Голиков, Бурый, 2008), что на рост энантиоморф сосны и ели существенное влияние оказывает густота посадки. В густых посадках правые (D) формы сосны и ели превосходили левые (L) формы по средним показателям высоты на 7-8%, по диаметру – на 14% и объему ствола на 33%). В редких посадках, наоборот, L формы имели лучшие показатели по диаметру на 4-9%, высоте – на 4-7% и объему ствола на 10-24%.

Взаимодействие между растениями не сводится только к конкуренции; в течение длительного соседства друг с другом деревья включают внутренние регуляторы ростовых процессов и их направление будет определять в том числе и густота на определенном отрезке развития древостоя. В основе взаимоотношения растений со средой и между собой лежит сложный обмен, который чрезвычайно разнообразен. В этом направлении разработаны концепция «фитогенного поля» А.А.Уранова (1965), «ценогенного поля» А.Е.Катенина (1972) и «эффект группы у растений» 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).

В этом явлении можно предполагать настройку деревьев друг на друга инициацией внутренних эпигенетических регуляторов роста, возникающих как ответ генотипа на внешние воздействия. Эти настройки, по-видимому, способны передаваться потомству. Это было подтверждено еще в 1960-х годах на кукурузе, на дрозофиле и мышах. В последнем случае изменения, полученные при однократном температурном воздействии на ооплазму, наследовались в ряду поколений (Голубовский, 2000).

В таком случае и у древесных растений эпигенетическая регуляция роста растений в древостоях должна формировать генофонд, который передается следующему поколению и влияет на проявления и реализацию генотипов конкретной популяции с сохранением особенностей их реакций на изменение условий среды уже в онтогенезе их потомства. У лесных пород нас интересует продуктивность древесины и устойчивость роста. Однако цели человека и «цели» сообщества растений могут и не совпадать – популяция не преследует цель достигнуть максимальных запасов древесины; для сообщества растений главной задачей является сохранение вида в самых разных аспектах, в том числе и в виде максимального количества особей.

Принимая это положение за основу, становится понятным, что при вовлечении популяций в селекцию необходимо вначале выяснить, какой вид естественного отбора в ней имеет место или, точнее, *какое движение и в сторону какого отбора* начинается и происходит, причем в течение длительного периода – от появления самосева до спелого древостоя. Если изменения желательны и полезны для продуктивности древостоев, их надо использовать в селекции. Если эти изменения сохраняются и в потомстве, то их можно отнести к «микроэволюции», или «началу» эволюции, то есть изменению генофонда за одно поколение. В этой микроэволюции может

быть значительной доля эпигенетических изменений, передаваемых в том числе и половым путем через семена.

Желательный для человека естественный отбор на продуктивность в отношении отдельного растения возможен в комфортных условиях. Дискомфортные условия (например, засуха, низкие температуры, высокая густота) меняют его направление в сторону сохранения толерантных к ним родителей, возможно, не сочетающих это качество с повышенной продуктивностью. В отношении комфортных условий, наблюдаемых в древостоях с малой густотой, справедливо заключение, что низкая густота формирует в них желательный для плантационного выращивания генофонд. Этот вопрос относится к стратегии современной лесной селекции и выведения новых сортов, а именно: в насаждениях с какой историей конкуренции отбирать исходный материал?

Градиент конкуренции и густоты формирует спелые одновозрастные древостои, отличающиеся историей формирования, размерами деревьев и качеством стволов, которые имеют определенный внешний облик и их можно свести к следующим специфическим типам:

- 1 - с высоким качеством стволов (хорошей очищенностью от сучьев);
- 2 - с максимальным запасом древесины;
- 3 - с максимальными размерами деревьев и высоким запасом древесины;
- 4 - естественные и искусственные редкостойные леса.

Качество стволов в них снижается от типа 1 к типу 4. Конечно, нельзя свести все многообразие спелых древостоев только к этим типам – история формирования насаждений рождает множество самых разных типов развития древостоев и деревьев в них в соответствии с установленными законами (Рогозин, Разин, 2012-а). Однако для понимания существа естественного отбора и микроэволюции у древесных видов такое упрощение необходимо. Можно полагать, что желательный для плантационного выращивания генофонд формируют древостои типов 2 и 3, которые образуются при условии, что их начальная густота была пониженной.

На основе положений и законов развития простых одноярусных древостоев (Разин, Рогозин, 2010-а; Рогозин, Разин, 2012-а) можно также полагать, что насаждения первого типа с высоким качеством стволов могут образоваться только в условиях большой густоты в молодом и среднем возрасте. Далее, на основе эпигенетических предпосылок формирования в таких густых древостоях семян со специфическими характеристиками, приходим к заключению о несоответствии их наследственных качеств для роста в условиях редких культур. Отсюда объяснимы неудачи в плюсовой селекции сосны, при которой основным критерием отбора плюсовых

деревьев была хорошая очищаемость ствола от сучьев. Вполне очевидно, что в свете новых законов развития древостоев, концепций генетики и эпигенетики, такой отбор в древостоях первого типа оправдан и нужен для выращивания леса в густых посадках, но никак не на плантациях при выращивании леса в разреженном состоянии.

Вполне возможно, что у сосны как вида эволюция в естественных условиях протекала на фоне постоянных «стрессов густоты» в молодом возрасте в сухих условиях местообитания, что накладывало отпечаток на ее морфотипы и эпигенетические последствия для ее семян. Повторим, что влияние начальной густоты настолько велико, что она определяет всю историю развития древостоев, о чем шла речь выше. Даже таблицы хода роста для таксации насаждений должны быть разработаны вновь с учетом начальной густоты древостоев (Разин, 2010; Разин, Рогозин, 2009, 2010-а).

## **5.2. Выбор системы селекции для плантационного выращивания**

Изучение природных популяций лесных древесных растений множеством исследователей позволило выявить значительный уровень их генетического полиморфизма, что является одной из главных предпосылок успешного селекционного процесса. Однако, чтобы возможный потенциал отбора был реализован в повышении продуктивности создаваемых на селекционной основе насаждений необходим определенный «рабочий инструмент» – та или иная система селекции.

Под системой селекции понимается комплекс взаимосвязанных и последовательных звеньев селекционной работы, которая в конечном итоге приводит к направленному генетическому сдвигу. Имеющиеся факты свидетельствуют о большом разнообразии генетической структуры древесных видов и их популяций, что требует дифференцированного подхода к выбору системы селекции в зависимости от специфики популяций (Разработка основ..., 1981).

В конце 20 века произошли значительные изменения в лесокультурном производстве и наиболее эффективными признаны лесные культуры плантационного типа (Плантационное..., 2007). В связи с этим использование улучшенных семян для производства обычных производственных культур будет, вообще говоря, расточительно, так как не позволит получить в полной мере все выгоды от их применения. Параметры технологии культур из улучшенных семян не обсуждаются, вероятно, в связи с полным пониманием того, что это должны быть культуры «плантационного типа». Это нашло отражение в методике испытательных

культур сортов-популяций древесных видов из географических культур, почвенных экотипов, популяций и плюсовых насаждений с рекомендуемой схемой посадки 2.0×0.75 м (Шутяев, 1992), а при испытании потомства плюсовых деревьев – по схеме 3.0×1.0 м (Основные положения методики..., 1982; Основные положения по лесному..., 1994).

Отсюда вытекают и требования к будущему промышленному сорту:

а) потомства должны быть наиболее производительны при выращивании в культурах плантационного типа;

б) возраст окончательной оценки продуктивности сорта должен быть равен возрасту рубки лесосырьевых плантаций, то есть 50-60 лет.

Если принять эти требования для хвойных пород, то ее первым звеном является ограничение возраста исходного материала – насаждений и плюсовых деревьев. При изучении потомства популяций и плюсовых деревьев существует рекомендация о предпочтительности спелых, сравнительно одновозрастных насаждений, «...так как в этом возрасте древостой составляют адаптированные и характерные для конкретных условий генотипы (Шутяев, 1992).

Однако спелое насаждение, отнесенное к плюсовому, может сформироваться несколькими путями, о которых говорилось выше, и эти пути определяют вероятные ниши использования его семян как сорта-популяции – для плантационных культур или для культур загущенного типа. Более того, в плантационных культурах в большинстве регионов снижается их возраст рубки, то есть «спелый возраст», на 1-2 класса возраста. В связи с этим и отбор исходного материала также чисто логически должен происходить не в спелых, а главным образом в приспевающих и даже средневозрастных насаждениях, что уже рекомендовано для сосны в Сибири (Тараканов, 2003). Таким образом, в селекции для плантационного выращивания в лесной зоне России отбор исходного материала необходим в насаждениях и древостоях, развивавшихся смолоду при пониженной густоте, в близких к предполагаемому выращиванию потомства условиях, с наивысшими запасами древесины в возрасте 50-60 лет.

Для выстраивания системы селекции как рабочего инструмента нужно определиться со вторым звеном, а именно, какой из возможных вариантов селекции наиболее эффективен: плюсовая селекция, селекция популяций, индивидуальный отбор и т. д. В сложившихся обстоятельствах в 1970-80 гг. было понятно, что не всегда и не везде следует ожидать генетического выигрыша от использования плюсовой селекции (Райт, 1978; Роне, 1980; Молотков и др., 1982). Кроме того, в Средне-предуральском лесосеменном районе в те годы совершенно отсутствовали плюсовые деревья сосны,

однако имелись аттестованные лесосеменные участки, вступившие в период интенсивного плодоношения. Поэтому для сосны был выбран индивидуальный отбор матерей на ПЛСУ по их потомству, с последующей оценкой нескольких урожаев семян. В общепринятом понимании такого рода селекция называется отбором на общую комбинационную способность (отбором на ОКС). Эффект данного направления напрямую зависит от количества испытываемых потомств, число которых желательно довести до нескольких тысяч. Относительная несложность и быстрота получения образцов семян на ПЛСУ представляла задачу получения такого большого количества образцов вполне решаемой в течение нескольких лет.

Данная система селекции, которую можно назвать «отбором на ОКС среди молодых матерей», в определенном смысле является альтернативой плюсовой селекции и представляют исключительный интерес в теоретическом плане. В условиях формирования матерей на ПЛСУ без конкуренции за свет (что неизбежно в насаждениях с плюсовыми деревьями) получают оценки наследуемости высоты, лишенные влияния на них «конкурентного шума». Следует сказать еще об одном аспекте, а именно, о корректности сравнения в разном возрасте роста матерей и их потомства. Теоретически правильный расчет, например, наследуемости высоты можно представить как требование «высота родителей должна быть сопоставлена с высотой потомков в близком возрасте». Об этом очевидном и логичном требовании как-то не принято упоминать в лесной селекции. Оно присутствует в неявной форме во многих работах, где рекомендуется оценка потомства в близкие к возрасту рубки сроки. Однако возможно и обратное движение, а именно, снижение возраста матерей, что и получилось в нашей работе, где возраст маточников составлял 24-26 лет. Теоретически более «правильные» оценки наследуемости позволят решить вопрос о доверии к ним и определиться, наконец, в стратегии селекции сосны обыкновенной. Выбор в общих чертах системы селекции сосны осуществлен нами в 1977 г., ели – в 1983 г. и включал следующие три основные позиции (Рогозин, 1990).

1. В качестве основного принимался индивидуальный отбор матерей по их потомству в сочетании с отбором на семенную продуктивность.

2. Для минимизации влияния экологических условий разрабатывалась специальная методика, техника и технология испытаний на быстроту роста, включая посев семян, выращивание сеянцев и саженцев, их высадку и создание испытательных культур.

3. Для включения в испытания возможно большего количества семей и увеличения интенсивности отбора изучен вопрос планирования минимально допустимых объемов выборки в семьях на примере семей сосны.

### 5.3. Достоверность показателей коэффициента наследуемости

Коэффициент наследуемости и величина ОКС определяют стратегию выведения сорта и от их значений зависит выбор дальнейших исследований: работать и далее по отбору маточников на ОКС и использовать «плюсовую» систему селекции, либо отказаться от нее и сразу взять другие ориентиры.

У сосны обыкновенной  $h^2$  высоты и диаметра ствола существенно ниже, чем у некоторых других видов рода *Pinus*. Этот показатель может варьировать в зависимости от популяций и регионов, но в целом находится в пределах 0,1-0,4. (Райт, 1978; Роне, 1980; Царёв и др., 2002)

При низких значениях наследуемости ( $h^2 < 0.2$ ) целесообразно применять метод корреляции, при более высоких оценках предпочтительнее, то есть точнее, оказывается метод регрессии (Рокицкий, 1978). Так как значения наследуемости продуктивности у хвойных и, в частности у сосны, очень низкие, то для получения достоверных оценок  $h^2$  необходимо получение и достоверных коэффициентов корреляции и регрессии, с их оценкой общепринятыми статистическими процедурами.

Однако во многих работах  $h^2$  либо не рассчитывался, либо приводился без доверительного интервала (статистической ошибки), как это принято в биометрии. Это объяснялось, по-видимому, отсутствием репрезентативных для этой цели выборок. Так, для получения несмещенных корреляций нужна случайная выборка материнских деревьев, то есть должно быть представлено потомство не плюсовых деревьев и контроля (как это практиковалось), а обычных деревьев и в их числе – несколько плюсовых. Нам известен только один случай такого изучения наследуемости роста среди хвойных у ели обыкновенной (Этверк, 1981). В большинстве же случаев сопоставления высоты матерей с высотой потомства левая часть поля корреляции их высот оказывалась пустой из-за отсутствия матерей обычных размеров (нормальных и минусовых) и поэтому оценки оказывались смещены.

Попытки обойти это затруднение привлечением в качестве контроля «нормальных» деревьев со средними размерами проблему смещения корреляции не решали, так как для получения ее точного значения нужно заполнить все поле корреляции, то есть захватить всю изменчивость признака, а не ее фрагменты. Как раз для такого случая и можно воспользоваться расчетом уже коэффициента регрессии, по которому будет получена более точная и, возможно, не смещенная оценка  $h^2$ .

Контроль из семян производственного сбора для расчета генетического улучшения через коэффициент регрессии приемлем только в



случае известного происхождения семян и совпадения мест произрастания (чаще всего это неизвестно). Такой контроль может использоваться для сравнения, но обязательно и параллельно с контролем из семян того насаждения, в котором выделены плюсовые (маточные) деревья. Известны и более строгие виды контроля, в частности, парный контроль (Доспехов, 1985), который в применении к лесной селекции (Исаков и др., 1989) может быть в виде парных испытаний потомства плюсового и рядом – потомства обычного дерева. В этом случае происходит удвоение объемов испытательных культур, но ставится и два опыта: опыт по оценке матерей на ОКС и опыт с *точной* оценкой эффекта массового отбора и расчетом коэффициента наследуемости.

Однако априорная убежденность в существовании положительного влияния размеров матерей на рост потомства в период разворачивания работ в лесной селекции помешала правильно разрешить спорные моменты в оценках  $h^2$ , которые у математиков сомнений и споров не вызывают. Так, если связь или регрессия близки к нулю, то нет и влияния между этими признаками и, следовательно, нет и наследуемости между ними.

Правильный статистический подход в определении компонентов наследуемости мог бы привести к изменению приоритетов в системах селекции лесных пород в России, как это произошло в странах Балтии еще в 1980-е годы. Однако повышение  $h^2$  с увеличением возраста испытательных культур в некоторых опытах (Ефимов, 1997), которое может иметь региональные или просто случайные причины, подпитывают надежды на существование значительной доли аддитивной компоненты в наследовании продуктивности. Надежды эти сохраняют систему селекции на основе массового отбора, сохраняя тем самым и стратегию лесной селекции в России неизменной уже 50 лет. Но с каждым новым подведением итогов селекции у сосны обыкновенной эти надежды не оправдываются (Видякин, 2010; Федорков, 2012), поэтому и стратегию селекции надо менять.

Более того, обнаружено отсутствие генетических улучшений на ЛСП-1 и наличие таковых на ЛСП-2 в Беларуси по результатам анализа 19 ЛСП ели европейской и 21 ЛСП сосны обыкновенной, а также насаждений естественного происхождения, где исследования изоферментов показали, что доли полиморфных генов и числа аллелей на локус для плантаций и природных насаждений не имеют существенных различий. Что же касается параметров наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, то на ЛСП-1 и в естественных насаждениях они отличаются незначительно, в то время как на ЛСП-2 эти показатели имеют достоверные превышения (Ивановская, 2011).

Если в настоящее время «... $h^2$  служит лишь для качественных оценок перспективности ... и обоснования тех или иных схем селекции» (Царев и др., 2010), то рассмотрим случай получения коэффициента наследуемости между матерями и потомством от свободного опыления  $h^2 = 2r = 2 \times 0.10 = 0.20$ . Это значение близко к среднему и наиболее ожидаемо для сосны, исходя из имеющихся публикаций по этому вопросу, о которых говорилось выше, и которое дает генетический сдвиг около 5% по высоте.

Приближенная интервальная оценка для коэффициента корреляции равна (Плохинский, 1970):

$$\left( r - t \frac{1-r^2}{\sqrt{n}}; r + t \frac{1-r^2}{\sqrt{n}} \right); \quad (5.1)$$

При  $r = 0.10$  для  $t_{0.05} = 2.00$  получаем минимальное  $n = 392$ , при котором левое отклонение  $r$  в генеральной совокупности может перейти через ноль и будет уже отрицательным в 2.5% случаев. Можно понизить достоверность до  $t_{0.10} = 1.66$  и получим минимальное  $n = 270$ , при котором левое отклонение  $r$  в генеральной совокупности может перейти через ноль и будет отрицательным уже в 5% случаев. Как видим, для случая с  $r = 0.10$  даже снижение точности опыта требует очень большой выборки – 270 наблюдений, что трудно выполнимо для лесных видов. Однако какой бы спецификой ни отличались опыты в лесной селекции, статистические подходы одинаковы везде.

Как же для  $h^2$  считать статистическую ошибку? Вполне очевидно, что если значения  $r$  и  $b$  рассчитаны по выборке и имеют доверительный интервал, то при удвоении их значений этот интервал также удвоится. В этой связи изначально сразу вызывают сомнения данные по  $h^2$  без доверительного интервала. Тем не менее, данные о наследуемости у лесных пород часто приводятся без объяснения причин отступления от оценки их достоверности стандартными статистическими процедурами, в том числе в учебниках и в работах, ставших классическими (Райт, 1978).

#### 5.4. Наследуемость высоты в возрасте потомства 3-18 лет

Наши первые исследования наследуемости роста сосны 387 деревьев в 3 и 4-летнем возрасте потомства показали (Рогозин, 1986), что корреляции между высотой матерей и высотой потомства составили: для Пермского участка  $r_1 = 0.12 \pm 0.07$  и для Левшинского ПЛСУ  $r_2 = 0.16 \pm 0.076$ . Коэффициенты регрессии оказались равны  $b_1 = 0.14 \pm 0.07$  и  $b_2 = 0.105 \pm 0.06$  соответственно. Усреднение значений  $b$  и  $r$  дает нам оценки наследуемости в узком смысле  $h^2 = 0.26 \pm 0.14$ , которые достоверны при  $t_{0.10} = 1.66$ .

В опытах 1985-1999 гг. с испытаниями потомства уже четырех ПЛСУ, получены самые разнообразные значения  $r$  – от слабых положительных до отрицательных. В качестве первых примеров определения корреляции между высотами матерей и высотами их семей рассмотрим выборки семей из Очерского потомства, испытанные в условиях 1-3 классов бонитета на супеси, суглинке и песчаных почвах двумя урожаями семян. Для этих случаев построены поля и показаны линии тренда для линейной связи (рис.19).

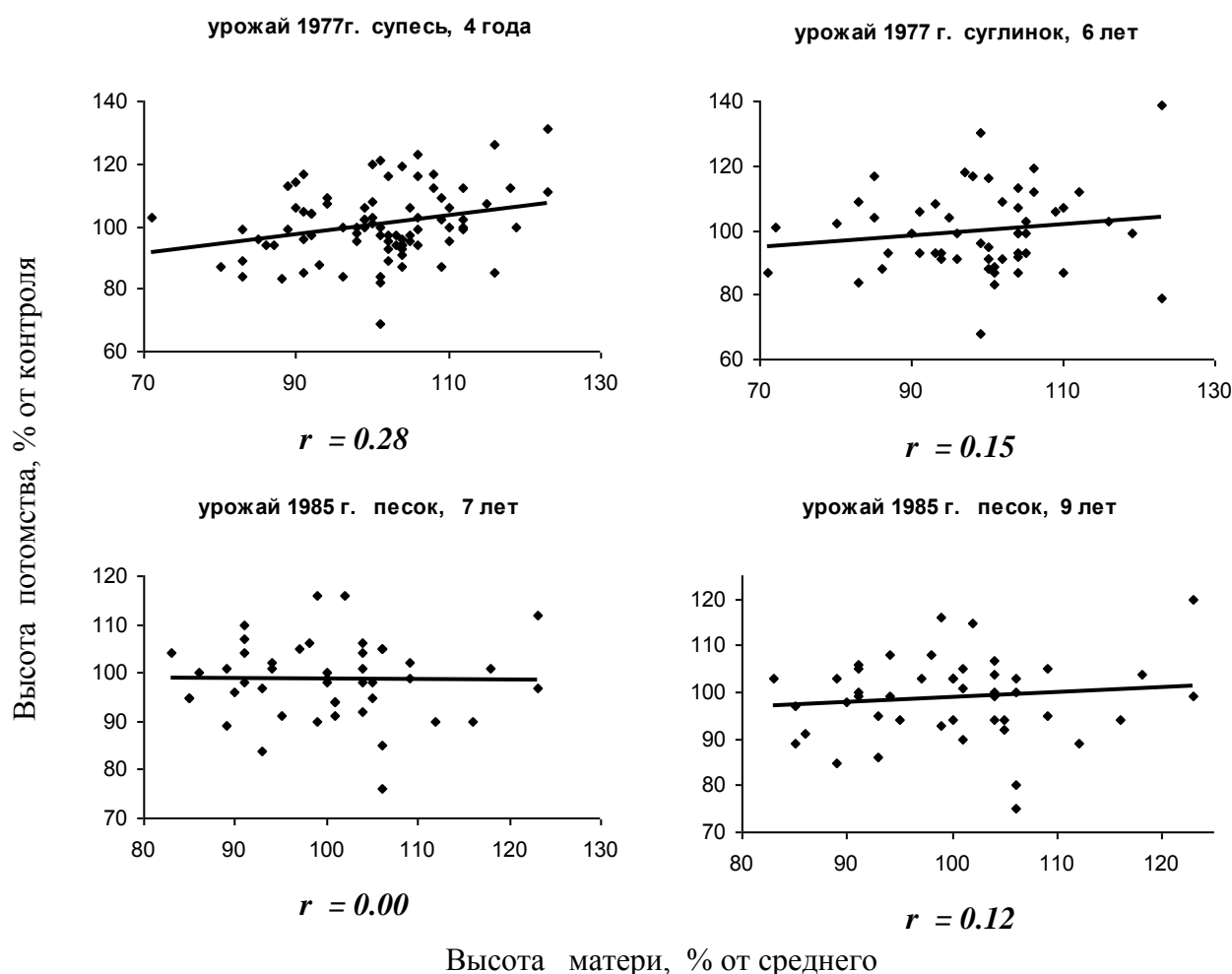


Рис.19. Наследуемость высоты в потомстве деревьев сосны Очерского ПЛСУ

Как видим, значения  $r$  колеблются от нуля до 0.28. Поэтому далее был поставлен простой вопрос – как будут меняться значения  $r$  и линии тренда, если выборки разделить на две части? Для примера использовано Нижне-Курьинское потомство урожая 1985 и 1982 г. с корреляциями, близкими к среднему значению.

Ниже приводим еще три пары полей корреляции при возрасте семей 7, 9 и 18 лет для потомства других ценопопуляций (рис 20), на которых значения связей колеблются еще сильнее, причем в средней паре графиков связь меняет направление и из отрицательной ( $-0.09$ ) становится положительной ( $0.19$ ).

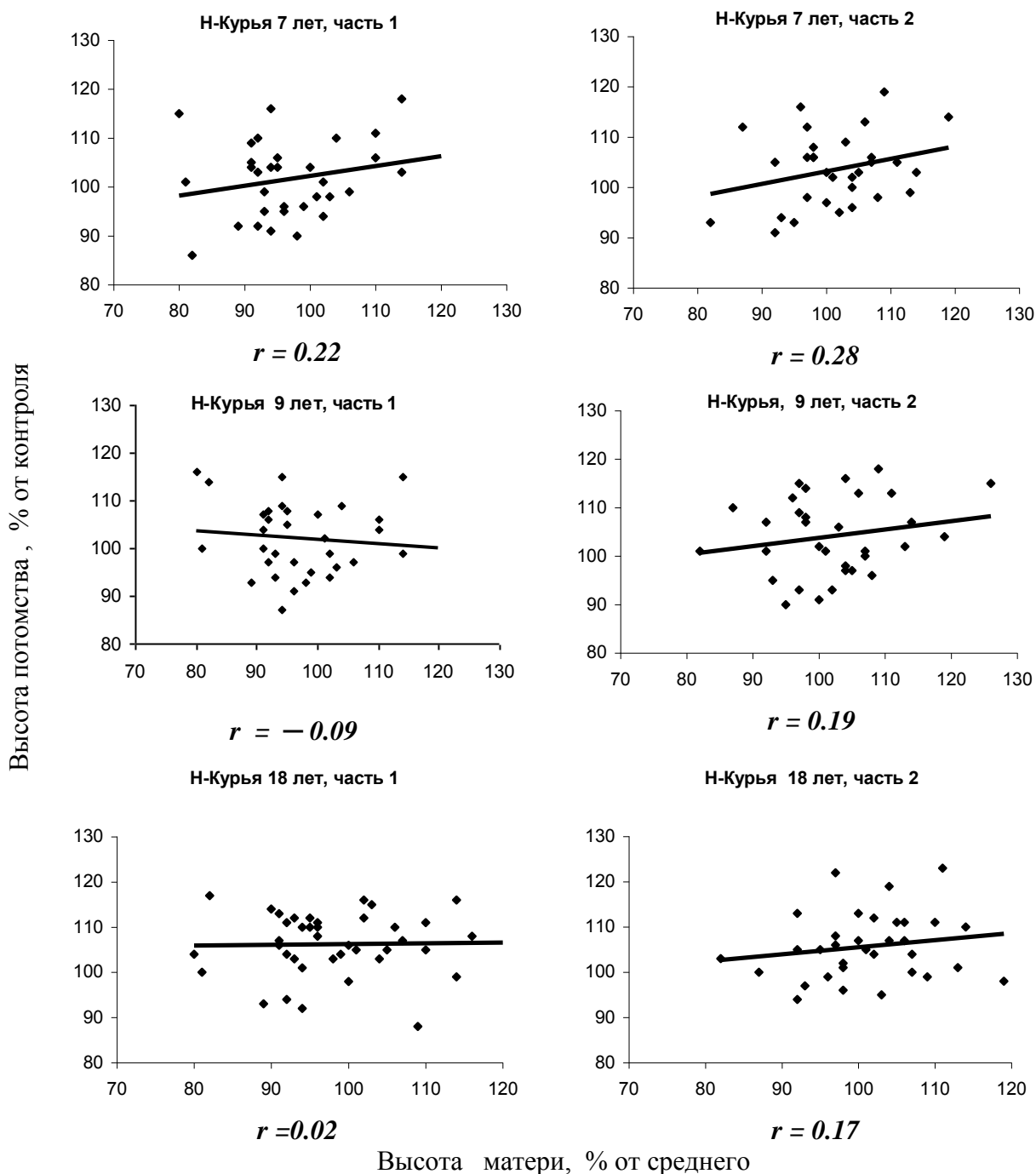


Рис.20. Две последовательные выборки из одной совокупности (части 1 и 2) в Нижне-Курьинском потомстве в опытах с испытательными культурами в разном возрасте; внизу приведены коэффициенты корреляции

Все эти колебания коэффициентов корреляции укладываются в доверительный интервал их значений при оценке по общей выборке, из которой они взяты. Поэтому обнаруживаемые в каждом конкретном потомстве возрастания или падения  $r$  с возрастом или на другой почве, при недостоверных значениях этой связи, также недостоверны и отражают ее случайные колебания. Наблюдаемые изменения наклона линий тренда вплоть до смены знака корреляций дают основания и для сильных сомнений в правомерности выводов о наличии «наследуемости» высоты в некоторых выборках, которая остается для них недоказанной. Но, с другой стороны, у нас имеется несколько выборок, которые можно объединить и увеличить объем совокупности и тем самым доказать статистически наличие столь слабой связи. Возраст оценки роста семей по опытам был разным, поэтому мы поместили значения  $r$  на обычную точечную диаграмму, с целью разобраться в вопросе влияния возраста потомства на проявление наследуемости высоты через корреляцию с высотой матерей в ее динамике. Оказалось, что обнаруживается хорошо видимая тенденции падения  $r$  даже при таких малых, практически отсутствующих связях, если рассмотреть их в комплексе (рис.21)

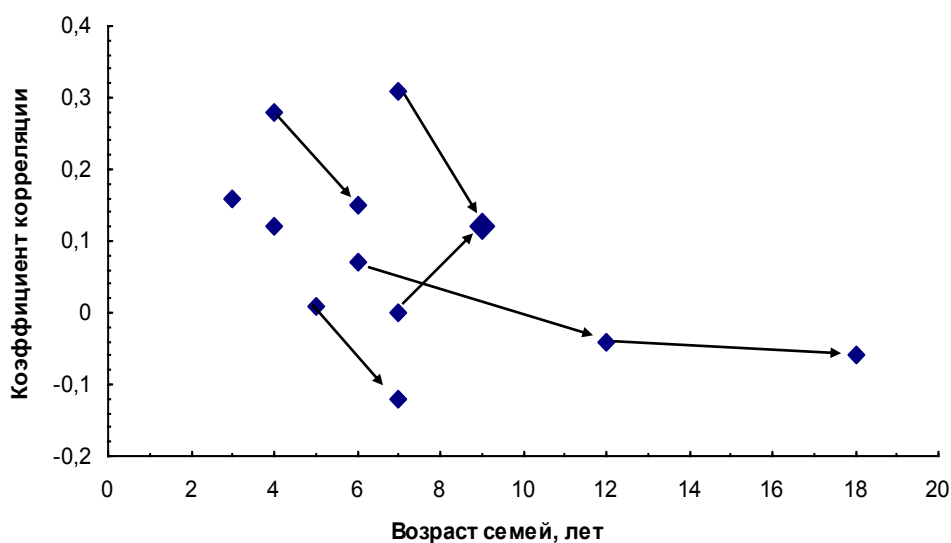


Рис. 21. Снижение коэффициента корреляции между высотами матерей на ПЛСУ сосны и высотой их семей с возрастом; стрелки соединяют повторные значения в более позднем возрасте

На этом рисунке видно, что при повторных измерениях высот семей в более позднем возрасте снижение коэффициента корреляции наблюдается в 5 случаях из 6; еще в одном случае, на родственных потомствах Пермского и Левшинского ПЛСУ, падение  $r$  также имеет место (две точки, не соединенные стрелкой). Можно также образовать две группы

коэффициентов  $r$ : для раннего возраста в 3-6 лет и для возраста 7-18 лет (табл.20).

В раннем возрасте средневзвешенный коэффициент корреляции между высотами матерей и их семей по 727 парам наблюдений оказался равным 0.125 и достоверным ( $t = 3.6 > t_{0.01} = 2.63$ ). Однако далее, в 7-18 лет, его средневзвешенное по 491 паре наблюдений значение оказалось равно 0.020, т.е. практически было близко к нулю и недостоверно ( $t = 0.44 < t_{0.10} = 1.66$ ).

Видимая на рисунке тенденция падения  $r$  с увеличением возраста доказывается для этих двух групп, для 3-6 и 7-18 лет, при пониженном стандарте достоверности, при  $t_{0.10} = 1.66$ . При сравнении коэффициентов  $r = 0.125 \pm 0.036$  и  $r = 0.020 \pm 0.045$  получаем различие между ними 0.105, приближенная оценка которого через отношение к сумме квадратов их ошибок дает значение  $t = 1.84 > t_{0.10} = 1.66$ .

Таблица 20

Коэффициенты корреляции между высотами матерей на ПЛСУ сосны и высотой их семей в раннем (3-6 лет) и более старшем (7-18 лет) возрасте

Возраст семей 3-6 лет			Возраст семей 7-18 лет		
возраст	число вариантов	$r$	возраст	число вариантов	$r$
3	171	0.16	7	45	0
4	84	0.28	7	133	-0.12
4	216	0.12	7	64	0.31
5	133	0.01	9	45	0.12
6	53	0.15	9	64	0.12
6	70	0.07	12	70	-0.04
			18	70	-0.06
Итого вариантов	727			491	
Значение $r$ средневзвешенное		0.125			0.020
Ошибка $r$		0.036			0.045
Достоверность, $t$		3.6			0.44

Проведенный анализ убеждает, насколько изменчивой является слабая связь между высотами матерей и их потомством и насколько случайные, чисто статистические факторы, меняют наше представление о ее направленности и вообще о ее наличии в действительности. При этом о «наследуемости» высоты потомством сосны можно говорить, по-видимому, только как о материнском эффекте, с проявлением его в первые годы развития семей. Наши результаты по динамике наследуемости высоты

получены на массовом и статистически репрезентативном материале, то есть в случайных, а не «плюсовых» выборках. Если их сравнивать с результатами, полученными другими авторами на малых выборках, причем на выборках не репрезентативных, то становятся понятными причины расхождения мнений селекционеров в отношении выбора стратегии лесной селекции.

В период начала исследований потомства обычный опыт состоял из семей полусибов от 20-30 плюсовых деревьев и контроля. В таком опыте наследуемость определять было некорректно, так как выборка была неслучайной и усеченной с левой стороны, где должны были быть обычные деревья. Поэтому наследуемость рассчитывали редко, ограничиваясь сравнением потомства плюсовых деревьев с контролем.

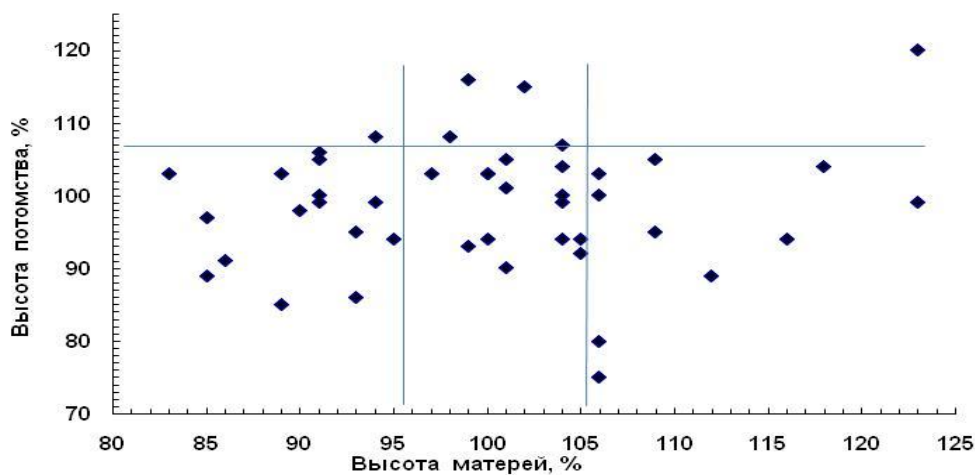
Так, в серии из 5 опытов (Ефимов, 1997) рассматривается в качестве примера один из них, где представлено потомство 19 плюсовых деревьев, и где среди 18 корреляций между размерами матерей и их потомством в разных возрастах только в 1 случае корреляция достигла достоверного уровня (объем ствола матери с высотой потомства в 33 года имеет  $r = 0,63$ ). Кроме того, приводятся без объяснений значения  $h^2$ , которые меньше значений  $r$ . Однако на основе этих данных, тем не менее, сделан вывод «...о заметном аддитивном вкладе генов в формирование изменчивости потомств по средней высоте», и о том, что «Полученные данные свидетельствуют об определенной эффективности массового фенотипического отбора сосны на быстроту роста, но этот эффект проявляется у потомств в возрасте, близком к 1/3 возраста рубки. Предварительную генетическую оценку плюсовых деревьев сосны по росту полусибовых семей можно проводить не ранее 20-летнего возраста» (Ефимов, 1997).

В контексте этих выводов, на которые с учетом авторитета ученого ориентируется множество исследователей, проскальзывает что-то близкое даже к запрету на саму мысль о возможности правильных генетических оценок матерей по их потомству в возрасте менее 20 лет. Но «определенной эффективности отбора» здесь нет. Ранги роста, по данным цитируемого автора, у большинства семей были настолько неустойчивы, что все значения автокорреляций рангов высот семей с промежутком в 2-3 года, в возрасте от 5 до 21 года, оказались недостоверны и колебались от -0.42 до 0.35 при минимально достоверном значении 0.58. Автор отмечает «стабилизацию» рангов к 20 годам, однако это утверждение основано на значениях корреляций рангов 0.22 и 0.35, таких же недостоверных, как и более ранние. Вообще непонятно, как можно корректно проводить анализ паратипических корреляций рангов роста на выборке всего из 12 пар. Неудивительно, что приводимые значения автокорреляций так сильно колеблются в динамике: -

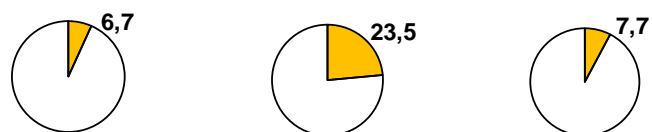
0.01; -0.42; -0.53; -0.21; -0.19; -0.27; 0.22; 0.35 (Ефимов, 1997). Вполне очевидно, что выводы автора основаны на предположениях о возможных тенденциях изменения связей, а не на статистически доказанных фактах.

Мы попытались отойти от давления подобных убеждений. Так как полученные нами связи были низкими и меняли тренд при очистке всего от 1-2 уклоняющихся значений, то сложный характер наследуемости высоты помог раскрыть анализ долей лучших семей по градациям высот у матерей.

Наши выборки включали особей без предпочтений какому-либо фенотипу; несмотря на разреживание и оставление лучших экземпляров, высоты деревьев на ПЛСУ в 24-26 лет изменялись в пределах от 72 до 124% от средней высоты. Это позволило разделить деревья на градации: низкие, средние, высокие и самые высокие. Явное преимущество показала градация средних по высоте матерей: частоты лучших семей у них были намного больше, чем в соседних градациях (рис. 22).



а

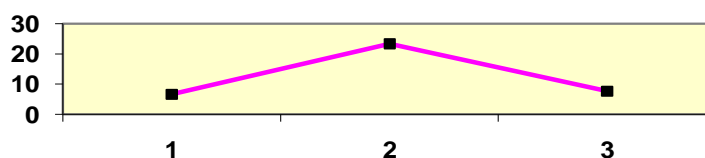


1

2

3

б



в

Рис.22. Высота матерей в 24 года на Очерском ПЛСУ и высота потомства в 9 лет (а), доли (б) и частоты в % (в) лучших семей в градациях высоты матерей: 1 – низких, 2 – средних, 3 – высоких



Так как уровень отбора выбирается произвольно и предпочтения неясны, то далее мы провели расчеты на 13 других полях корреляции с 45-216 точками с усреднением долей лучших семей при двух интенсивностях отбора (1/3 и 1/7) по 4 градациям высоты (рис.23).

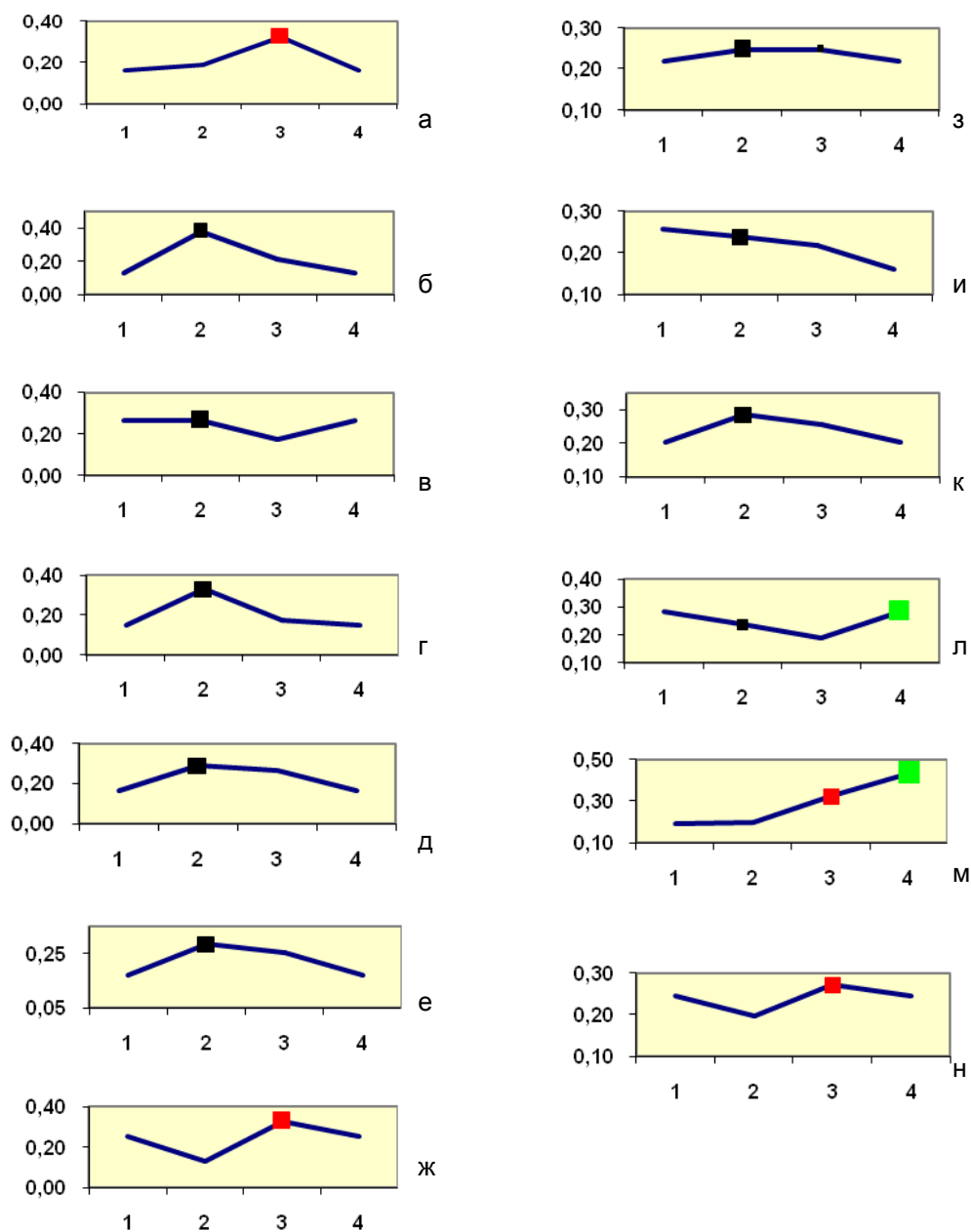


Рис.23. Частота лучших семей (в долях) в потомствах сосны ПЛСУ: *а, б* - Очерский, урожай 1977 г. в 4 и 6 лет; *в, г* - Очерский, урожай 1985 г. в 7 и 9 лет; *д* - Левшинский в 3 года; *е* - Пермский в 4 года; *ж, з, и* - Нижне-Курьинский, урожай 1982 г. в 6, 12 и 18 лет; *к, л* - то же потомство в 5 и 7 лет в школе; *м, н* - Нижне-Курьинский, урожай 1985 г. в 7 и 9 лет в школе; градации высоты матерей: 1- низкие, 2 - средние, 3 - высокие, 4 - самые высокие.

Из 13 графиков только на шести из них (38% случаев) повышение доли лучших семей произошло в грациях «высокие» и «самые высокие» матери. В большинстве случаев (8 из 13 или 62%) она оказалась больше у «средних» по высоте матерей сосны. «Низкие» матери в сравнении со «средними» в 7 случаях из 13 давали пониженную долю лучших семей.

Невыгодность отбора самых высоких матерей показывает и частота лучших семей в грациях матерей в относительном выражении (табл. 21), в % от средней частоты лучших семей в своем потомстве (в % от нормы).

Таблица 21

Оценка наследуемости высоты у сосны по коэффициенту корреляции ( $r$ ) и по частоте лучших семей в грациях высот матерей. Приведена средняя частота при интенсивности отбора 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)	84	4	0.28	68	79	<b>137</b>	68
		питомник(2)	53	6	0.15	53	<b>159</b>	89	53
	1985	питомник(2)	45	7	0.00	111	112	73	111
				9	0.12	63	<b>139</b>	73	63
Левшинский	1979	пит(1)+шк(2)	171	3*	0.16	68	<b>122</b>	110	68
Пермский	1981	пит(2)+шк(2)	216	4*	0.12	72	<b>120</b>	106	72
Нижне-Курьинский	1982	питомник (1) + школа (2)	70	6	0.07	106	55	<b>138</b>	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	<b>120</b>	107	85
				7*	-0.12	<b>120</b>	100	80	<b>120</b>
	1985	питомник (2)	64	7	0.31	80	82	<b>136</b>	<b>182</b>
9				0.12	103	83	114	103	
<b>В среднем по 13 опытам (измерениям)</b>				<b>8,7</b>	<b>0.08</b>	<b>87</b>	<b>106</b>	<b>105</b>	<b>92</b>
<b>Всего вариантов / семей</b>			<b>836 / 604</b>						

\*- выращивание в питомнике (пит) и в школе (шк) без пересадки в культуры.

Проведенные опыты обнаруживают у сосны в явном виде действие стабилизирующего отбора: высокие матери в сравнении со средними имеют почти такую же частоту лучших семей в потомстве, причем самые высокие матери уменьшают ее до 92% от среднего уровня и падение частоты почти такое же, как у низких матерей (до 87%). Это доказывает криволинейность

связи между высотами матерей и потомством и непригодность использования коэффициента корреляции для оценки наследуемости.

Полученные нами на большом материале результаты показывают, что у сосны применение плюсовой селекции не оправдано – высокие деревья дают больше высоких семей только в 38% случаев; в остальных 62% случаев преимущество оказывается на стороне средних матерей.

Если же сформировать две таблицы, с возрастом потомства 3-6 и 7-18 лет, то выводы становятся еще более определенными. Так, в возрасте потомства 3-6 лет как низкие, так и самые высокие матери дают одинаково пониженную от нормы частоту лучших семей (75%), причем это в 1,5 раза меньше, чем у средних и у просто высоких матерей (табл. 22).

Таблица 22

Частота лучших семей, имеющих возраст от 3 до 6 лет в разных испытаниях в грациях высот материнских деревьев сосны

Возраст, лет	Количество вариантов	r	Частота лучших семей у матерей разной высоты, % от нормы			
			низкие матери	средние матери	высокие матери	самые высокие
6	53	0,15	53	<b>159</b>	89	53
4	84	0,28	68	79	<b>137</b>	68
3*	171	0,16	68	<b>122</b>	110	68
4*	216	0,12	72	<b>120</b>	106	72
6	70	0,07	106	55	<b>138</b>	106
5*	133	0,01	85	<b>120</b>	107	85
Итого	727					
В среднем		0,16	75	109	115	75

Далее, в 7-18 лет соотношения между частотами в грациях сглаживаются и почти исчезают, имея колебания в среднем от 96 до 106%, что и следовало ожидать, так как корреляция в среднем оказалась близка к нулю; в отдельных же испытаниях преимущества были как на стороне высоких, самых высоких, так и средних и даже низких матерей (табл.23).

В целом по вышеприведенным данным наших исследований в отношении наследуемости роста в высоту у сосны обыкновенной можно сделать вывод о том, что влияние высоты матери на высоту потомства имеет место и проявляется в первые 6 лет жизни потомства, которое можно назвать «материнским эффектом». Влияние может быть оценено коэффициентом наследуемости в узком смысле  $h^2 = 2r = 2 \times (0.125 \pm 0.036) = 0.25 \pm 0.07$ . Однако наследуемость не линейная и при разделении матерей по высоте на низкие,

средние, высокие и самые высокие, в совокупной выборке из 727 пар высот мать×семьи в возрасте 3-6 лет, повышенную долю лучших семей производили средние и высокие матери (соответственно, 109 и 115% от нормы); низкие и самые высокие матери произвели их ниже нормы на 25% (75%), то есть в 1.5 раза меньше, чем средние и «просто» высокие матери. Далее, начиная с 7 лет, наследуемость падает и приближается к нулевым значениям.

Таблица 23

Частота лучших семей, имеющих возраст от 7 до 18 лет в разных испытаниях в грациях высот матерей сосны

Возраст, лет	Количество вариантов	r	Частота лучших семей у матерей разной высоты, % от нормы			
			низкие матери	средние матери	высокие матери	самые высокие
9	45	0,12	63	<b>139</b>	73	63
7	45	0	111	112	73	111
12	70	-0,04	92	104	104	92
18	70	-0,06	108	100	92	68
7*	133	-0,12	<b>120</b>	100	80	<b>120</b>
7	64	0,31	80	82	<b>136</b>	<b>182</b>
9	64	0,12	103	83	114	103
Итого	491					
В среднем		0,02	97	103	96	106

Таким образом, в связи с изложенным возникает уверенность в наличии тенденций стабилизирующего отбора в эволюции сосны и бесперспективности массового отбора матерей по их максимальным высотам, достигнутым в условиях свободного роста. Поэтому у сосны обыкновенной плюсовая селекция оказывается теоретически не оправданной.

### 5.2.3. Когда возможен ранний отбор полусибовых семей сосны?

Быстрота роста семей в ранние годы важна для прогноза их продуктивности по запасам древесины в более позднем возрасте. Однако законы развития древостоев в новом освещении (Разин, Рогозин, 2010-а) показывают, что в период сомкнутости крон решающим фактором для развития будет конкуренция между растениями и реакция на нее может быть неожиданной: лучшие варианты (происхождения, экотипы, семьи) могут

замедлить рост. Поэтому для осмысленной селекционной стратегии и выбора параметров ступенчатых испытаний необходимо определить критерии и интенсивность отбора и допускаемые при раннем отборе потери лучших семей. Подход к выбору критериев отбора может быть двояким.

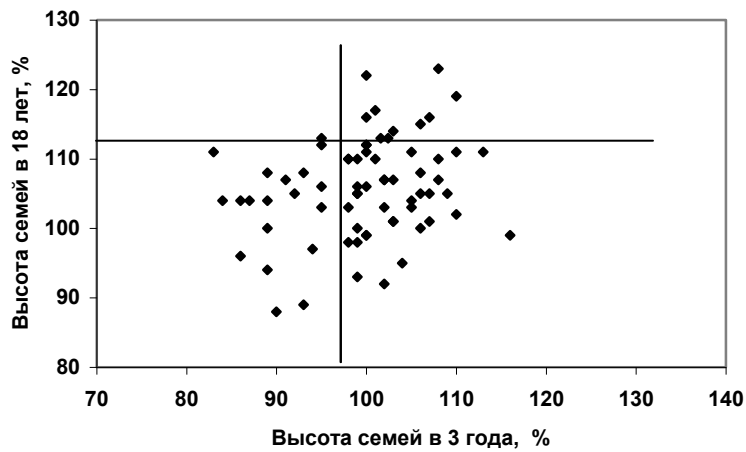
Во-первых, к лучшим семьям можно относить семьи с высотами 110 % и более от контроля. Во-вторых, критерии превышений над контролем можно не задавать, однако можно задать интенсивность отбора. Например, это может быть отбор 1/3 лучших семей (33 %), 1/7 (15 %), 1/10 и т. д. Мы применили 15%-ный отбор и отграничили такие семьи горизонтальной линией на полях автокорреляций (рис. 24), и это оказался отбор семей-лидеров с высотой 113% от контроля и более. Для анализа использованы средние высоты 70 семей Нижне-Курьинского участка, с измерениями в школе в 3 года и в культурах в 6, 12 и 18 лет, где к лучшим отнесено 11 семей (15.7%). Автокорреляции между высотами в 3-18 лет, в 6-18 лет и в 12-18 лет оказались равны, соответственно,  $0.26 \pm 0.11$ ;  $0.58 \pm 0.08$  и  $0.65 \pm 0.07$ .

Решение по критериям ранних оценок роста семей может быть принято по соотношению приемлемых для исследователя численных потерь лучших семей и интенсивности браковки среди всех семей. Чем больше браковка, тем больше и потери. Так, если мы согласны потерять в 18 лет 10% лучших семей (1 семья из 11), то в 3 и 6 лет мы должны отобрать, соответственно, 51 и 50 семей из 70 (73 и 71%), с высотой от 97% и выше. Но если бы мы хотели гарантированно сохранить все 11 лидеров, то в этих возрастах нам пришлось бы отобрать 57 семей или 81% с высотами от 95 и от 94% (см. рис. 24 а, б).

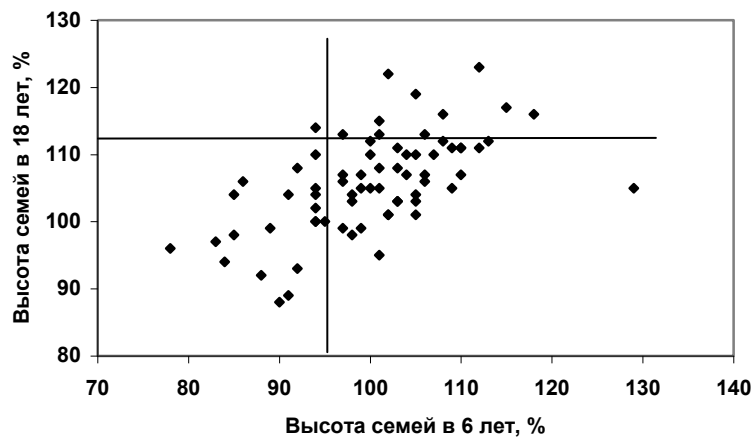
В 12 лет большая часть семей оказалась выше контроля, автокорреляция увеличилась до  $r = 0,65 \pm 0,07$  и положение точек изменилось к лучшему. Поэтому при допустимой утрате в 18 лет не более 1 семьи из 11, в 12 лет возможна сепарация 42 семей из 70 (60%) со средней высотой от 109%. Для гарантированного сохранения всех лидеров пришлось бы отобрать уже 87% их общего количества, с высотами от 109% (см. рис. 24в).

Автокорреляции увеличиваются с возрастом, однако это не улучшает параметры раннего отбора. Так, в 3 года для сохранения 90% лидеров нужна интенсивность отбора 73%, а в 6 лет – 71%. Данные результаты трудно объяснить, если не знать результатов, полученных в главе 3 при ретроспекции развития сосны и ели в культурах. Там автокорреляции точно так же повышаются, однако возможность получения крупных стволов из крупных стволиков в 7 – 20 лет остается на одинаковом уровне в 70–80%.

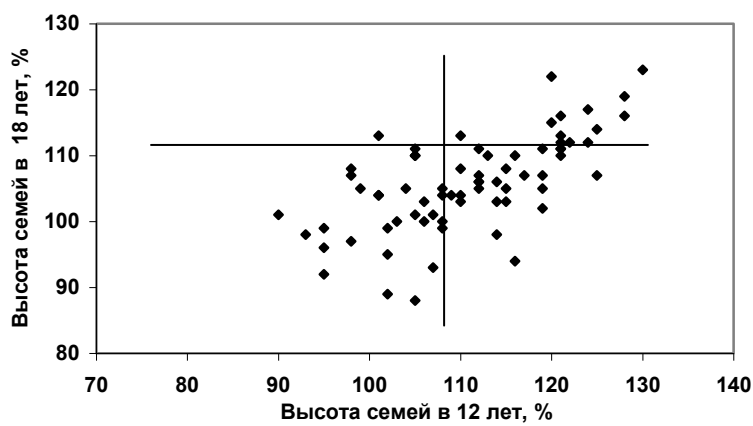
Таким образом, если мы допускаем утрату в 18 лет 10% лучших семей сосны, то в 3-6 лет мы должны отобрать 71-73% семей высотой 97% от контроля и более. Для гарантированного сохранения всех лидеров необходимо отбирать в этих возрастах 81% семей с высотами 94-95%.



а) между  
высотами  
в 3 и 18 лет,  
 $r = 0.26 \pm 0.11$



б) между  
высотами  
в 6 и 18 лет,  
 $r = 0.58 \pm 0.08$



в) между  
высотами  
в 12 и 18 лет,  
 $r = 0.65 \pm 0.07$

Рис. 24. Автокорреляции между высотами семей сосны Нижне-Курийского ПЛСУ в возрасте 3, 6, 12 и 18 лет и сепарация семей

## 6. ОТБОР НА ОБЩУЮ КОМБИНАЦИОННУЮ СПОСОБНОСТЬ

### 6.1. Рост семей от одного урожая семян в разных условиях

Испытания в разных экологических условиях проведены с измерением высот растений в 4-18 лет на песчаных, супесчаных и суглинистых почвах. Один опыт включал моделирование снижения инсоляции для сеянцев, что также можно рассматривать как испытания семей в разных условиях среды.

Основных опытов было два – потомства Очерского и Нижне-Курьинского ПЛСУ. В Очерском потомстве урожай 1977 года испытывали в количестве 59 семей в условиях:

- в питомнике 2 года и в культурах на супесчаной почве (всего 4 года);
- в теплице 2 года и в культурах на суглинистой почве (всего 6 лет).

Сопоставление данных о росте семей в культурах на супесчаной и суглинистой почве в 4 и в 6 лет показало отсутствие достоверной связи между высотами семей при  $r = 0.19 \pm 0.13$ .

Второй, более длительный опыт, был заложен семенами урожая 1982 г. потомством Нижне-Курьинского участка, где испытывалось 234 семьи в школе Нытвенского питомника до 7 лет и 122 семьи – в культурах до 18 лет. Почвы на участках испытаний супесчаные, тип леса в окружающих древостоях вблизи питомника сосняк брусничник, вблизи культур – сосняк кисличник. Основное различие в условиях заключалось в высокой густоте посадки в школе: 360 тыс. шт./га, в отличие от густоты в культурах – 5,3 тыс. шт./га. Для сопоставляемых пар 122 семей корреляции между высотами в 5 лет в школе и в 6, 12 и 18 лет в культурах составили  $0.36 \pm 0.08$ ;  $0.22 \pm 0.09$  и  $0.27 \pm 0.08$ . Для тех же пар семей, но уже с измерениями высот в школе в 7 лет, корреляции составили  $0.36 \pm 0.08$ ;  $0.16 \pm 0.09$ ;  $0.30 \pm 0.08$ . На основании этих корреляций, отражающих экологическую повторяемость роста семей, можно сделать вывод о том, что даже при очень сильных различиях в конкурентном давлении, в 5-18 лет все-таки имеется некоторое соответствие между ростом семей при корреляциях 0.16-0.36 (при среднем значении  $r = 0.28 \pm 0.08$ ).

В модельном опыте со снижением инсоляции один из блоков питомника, состоящий из 4 повторностей, загораживали от солнца в утреннее время на 2 часа. Сокращенно опыт называли «свет-тень». Далее, в течение 17 лет, «световые» и «теньевые» семьи выращивали в одинаковых условиях вначале в школе 2 года, а затем в культурах 15 лет. Было интересно

проследить реакцию одних и тех же семей в отдаленном будущем на такое воздействие на сеянцы. В опыте было представлено 30 семей от деревьев Нижне-Курьинского участка, отличавшихся высоким выходом семян. Однако из-за недостатка площади в культуры высадили только 16 семей, из них быстро-, медленно- и среднерастущих соответственно 6, 3 и 7 семей.

Сравнение высот семей в опыте свет-тень показало, что в 3-летнем возрасте световые и теневые растения в целом по средним высотам не отличались ( $t = 0.33 < t_{0.05} = 1.96$ ) и между их высотами существовала достоверная корреляция ( $r = 0.43$ ), однако в культурах различия между двумя группами достигли 3% и оказались достоверны при  $t = 1.99 > t_{0.05} = 1.96$  (табл. 24). При этом связь между высотами исчезла при  $r = 0.02$  и  $r = 0.18$ .

Таблица 24

Влияние затенения сеянцев от солнца на 2 часа на последующий рост сосны в школе и в испытательных культурах в 3, 12 и 18 лет

Вариант опыта	Число		Средняя высота		Ошиб-ка, ±см	Раз-личие, t	Вариация, %		r	Ошиб-ка ±r
	семей	расте-ний					об-щая	семей		
			см	%						
Школа, 3 года										
свет	30	1510	19.63	99.5	0.13		25.2	7.9		
тень	30	1460	19.69	99.8	0.13	0.33	24.8	7	0.43	0.15
Культуры, 12 лет										
свет	16	360	250.44	117.3	3.21		24.2	11.8		
тень	16	331	244.24	114.4	3.14	1.38	23	10.9	0.02	0.25
Культуры, 18 лет										
свет	16	353	607.0	113	5.28		16.4	6.4		
тень	16	301	591.2	110	5.94	1.99	17.3	4.1	0.18	0.24

Поэтому можно полагать, что различия в инсоляции сеянцев имели длительное последствие, которое выразилось в «расхождении» типов роста семей в культурах к 18 годам, тогда как в 3 года семьи еще имели некоторые общие тенденции в росте. Данный опыт показал, насколько отсрочена во времени может быть реакция семей даже на небольшое изменение условий инсоляции в период первичного развития сеянцев.

Таким образом, анализ роста 197 семей одного урожая семян при испытании в разных экологических условиях (типы леса брусничник и кисличник) в течение 4-18 лет показал, что существуют слабые корреляционные связи на уровне от  $r = 0.19 \pm 0.13$  в Очерском и до  $r =$



0.28±0.08 в Нижне-Курьинском потомстве. При таких слабых связях невозможно прогнозировать рост семей в иных условиях. Даже слабое сокращение инсоляции для сеянцев в течение всего лишь одного года в одном из опытов влияло на развитие 16 семей вплоть до 18 лет, и их рост не совпадал с ростом тех же семей, выращенных при полном освещении.

## **6.2. ОКС и рост потомства от урожаев разных лет**

В обзоре литературы упоминалось, что генетическая ценность родительских деревьев выражается в терминах комбинационной способности – общей (ОКС) и специфической (СКС), которые отражают типы взаимодействия между аллелями в генном локусе. ОКС отражает ту часть, которую родитель может передать потомству независимо от того, какие другие родители вовлечены в скрещивание и представляет аддитивный тип действия генов. Родители с высокой ОКС рассматриваются как хорошие партнеры для скрещиваний и лесные селекционные программы использует чаще всего именно аддитивную часть генетической дисперсии (Царев и др., 2010). СКС отражает доминантное или эпистатическое взаимодействие между специфическими аллелями или генными локусами и используется в менее распространенных селекционных программах. Ее оценки получают после контролируемых скрещиваний, которые мы здесь не рассматриваем.

Общую комбинационную способность выражают в процентах высоты семей по отношению к контролю (всем семьям в опыте) и получают оценки генетической ценности родителей, по которым рассчитывают ожидаемое улучшение для ЛСП-2. Оценки ОКС получают при изучении потомства от свободного опыления – семей полусибов. Так как состав опылителей меняется, то необходимы испытания по меньшей мере семян от трех урожаев (Шутяев, 2011; Основные положения по лесному..., 1976, 1994; Положение о государственном испытании..., 1994). Однако на практике используются оценки ОКС и всего лишь по одному урожаю (Ефимов, 1997; Туркин, 2007; Шейкина, 2004), что вызывает, на наш взгляд, обоснованные сомнения в их прогностическом значении, так как теряется, вообще говоря, сам смысл расчетов этого показателя по одной репродукции полусибов; во всяком случае, для лесных видов здесь не должно быть послаблений.

Рост потомства из семян разных репродукций изучался у всех четырех ПЛСУ, но представленность семей была разной и это определялось общей стратегией работ, а именно, ступенчатым сокращением числа испытываемых семей в каждом последующем испытании и сокращения эти определялись в

основном ограниченностью площадей, пригодных для создания испытательных культур. При этом мы старались отбирать матерей со средней и высокой семенной продуктивностью, средними и тяжелыми семенами и с показателями роста их семей в ранее проведенных испытаниях не менее 110% от контроля. Первое подведение итогов испытания семенами разных урожаев проведено в 1987 году (Рогозин, 1987).

Корреляции высот семей, выращенных из семян двух урожаев от Очерского, Пермского и Левшинского участков для возраста растений 3-9 лет оказались недостоверными, однако на Нижне-Курьинских семьях из 6 корреляций 5 оказались достоверны при  $r$  от 0.17 до 0.38, а в случае с самым малым числом наблюдений (14 пар) связь оказалась близка к нулю (табл. 25).

В целом по всем опытам оценка по 368 парам семей дает среднее значение корреляции  $r = 0.16 \pm 0.05$ . Такой низкий уровень связи не позволяет по семенам одного из урожаев прогнозировать рост потомства из семян другого урожая. Возникает задача выяснения минимума репродукций от матери для определения ОКС с точностью, приемлемой для отбора элитных деревьев.

Таблица 25

Корреляции высот семей сосны между урожаями от разных лет

Лесосеменной участок	Год сбора семян	Возраст, лет	Число семей	$r$	Ошибка $r$
Очерский	1977-1985	3-9	36	0.03	0.17
Пермский	1979-1984	4-4	21	0.04	0.22
Левшино 1	1979-1984	3-4	23	0.30	0.21
Левшино 2	1985-1990	9-4	40	-0.22	0.16
Нижне-Курьинский	1982-1983	18-18	29	0.17*	0.03
	1982-1985	18-9	109	0.31*	0.01
	1982-1990	18-4	34	0.38*	0.02
	1983-1985	18-9	28	0.24*	0.03
	1983-1990	18-4	14	-0.06	0.07
	1985-1990	9-4	34	0.38*	0.02
Итого		3-18	368		
В среднем				0.16*	0.05

### 6.3. ОКС и морфотип лучших матерей Очерского ПЛСУ

Следующим этапом работ было выяснение прогностической ценности значений ОКС, полученных в результате испытания семян трех урожаев, как это рекомендуется (Положение о государственном испытании..., 1994). Отбор на ОКС матерей Очерского участка проведен в результате изучения потомства 129 деревьев. Их число постепенно сокращали в каждом следующем испытании, с учетом данных о росте потомства в возрасте 4-6 лет от урожая предыдущего. После 4 испытаний тремя урожаями семян сформирована группа из 7 матерей, у которых хотя бы в одном испытании высота растений в семье была более 110% (табл. 26).

Эти 7 матерей, представленные в таблице, были селекционированы в результате ступенчатого отбора, в котором первое потомство испытывали у 129 деревьев; следовательно, отбор матерей с высокими значениями ОКС произведен с интенсивностью  $7/129=0.05$ . Наиболее же ценные маточники дает отбор интенсивностью 1.6%, в результате которого можно отобрать два дерева с ОКС 122 и 116%.

Таблица 26

ОКС и высота лучших семей Очерского ПЛСУ в испытаниях семенами трех урожаев в 4 различных условиях до возраста 3-9 лет

Ранг матери по ОКС	Число пы-тов	Год урожая и возраст семей				ОКС, %	Общее число растений, шт.	Ошибка ОКС, ±%
		1977		1985	1990			
		6 лет	4 года	9 лет	4 года			
1	4	139	131	120	99.4	122.3	131	1,9
2	4	119	123	100	122.6	116.2	112	2,1
3	4	117	100	108	103.2	107.1	102	2,6
4	4	91	120	103	112.9	106.7	110	2,2
5	3		112	104	114.5	110.2	115	2,3
6	3	118	105	103		108.7	113	1,9
7	3		117	105	98.9	107.0	91	1,8
Среднее	3.6	116.7	115.4	106.1	108.6	111.1	110.6	2,1

Для морфотипа этих двух лучших по ОКС матерей характерны высокая или средняя высота самой матери (106-123%), крупные шишки, 2-3 балл плодоношения, среднее и большое число семян в одной шишке (10.3-23.7 шт.), семена средней массы (6.6-7.1 мг) с черной и пестрой окраской (табл. 27). Не исключено, что с увеличением возраста потомства и в испытаниях другими урожаями семян у остальных 7 маточников ОКС может

возрасти. Поэтому для селекции «по морфотипу элитного» для Очерского участка возможен отбор матерей следующего морфотипа:

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

Таблица 27

Морфотип маточников на Очерском ПЛСУ, лучших по ОКС (по потомствам в возрасте 3-9 лет)

Ранг матери по ОКС	Число опытов	ОКС, %	Морфометрические признаки матери					
			высота. % от средней	размер шишек, индекс	балл плодородия	число семян в шишке, шт.	масса семени, мг	окраска семени
1	4	122.3	123	K2	2.3	23.7	6.6	черная
2	4	116.2	106	K2	3.0	10.3	7.1	пестрая
3	4	107.1	98	K2	2.7	8.3	7.1	темная
4	4	106.7	100	C1	3.3	11.0	7.6	коричн
5	3	110.2	118	C2	2.0	11.3	6.9	светлая
6	3	108.7	97	K1	2.7	5.7	7.4	светлая
7	3	107.0	91	C1	2.0	17.3	6.7	светлая
Среднее		<b>111.1</b>	<b>105</b>	<b>C1-K2</b>	<b>2.6</b>	<b>12.5</b>	<b>70.6</b>	

### 6.3. ОКС матерей Нижне-Курьинского ПЛСУ

В потомствах этого участка в испытательных культурах и школах измерено наиболее представительное число семей, выращенных в разных условиях и испытанных урожаями семян 1982, 1983, 1985 и 1990 гг.

От первого урожая (1982 г.) в школе до 3-летнего возраста было выращено 234 семьи, из которых в культуры на супесчаную почву (сосняк кисличник) в кв. 83 была высажена 121 семья с измерениями в 6, 12 и 18 лет; от этого же урожая параллельно 233 семьи выращивали в теплице 1 год с пересадкой в школу на песчаной почве, где их выращивали до 7 лет.

От второго урожая (1983 г.) вырастили 30 семей, 16 из которых с затенением сеянцев на 2 часа; оба варианта высадили в те же культуры в кв. 83 с измерениями в 6, 12 и 18 лет.

От третьего урожая (1985 г.) вырастили 112 семей и высадили их в культуры на песчаной почве в кв. 29 с измерениями в 7 и 9 лет.

От четвертого урожая (1990 г.) испытывали 34 семьи в школе до 4 лет, с выращиванием 1 год в теплице Рождественского лесничества.

Результаты помещены в таблице 28.

Таблица 28

ОКС матерей сосны Нижне-Курьинского ПЛСУ по 3 и 4 урожаям в 3-6 испытаниях потомства (фрагмент списка из 114 матерей)

Ранг матери по ОКС-3	Высоты семей по годам урожая, возраст и обозначение испытания (в скобках), %						Число растений, шт.	ОКС, %		Ошибки ОКС, ±%	Число испытаний, шт.
	1982 18 лет (1)	1982 7 лет, школа (1ш)	1983 18лет свет (2)	1983 18лет тень (2 т)	1985 9 лет (3)	1990 4года (4)		ОКС-3	ОКС-4		
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
1	122.9	124			113	117.2	112	120	119.3	1.9	4
2	121.8	121	122	113	114	108.3	137	118.4	116.7	1.7	6
3	132.2	120	112		109	107.4	124	118.3	116.1	2.1	5
4	111.4	122	119		116	114.7	156	117.1	116.6	1.7	5
5	119.2	108			116	104.7	118	114.4	112	2.1	4
6	110.1	110	119	108	123	106.3	149	113.9	112.6	1.7	6
7	116.6	111			114	105.5	112	113.9	111.8	2.1	4
8	101.1	124			115	98.8	113	113.4	109.7	2.2	4
9	120.7	95			123		77	112.9	112.9	2.5	3
10	113.2	104			119	107.9	122	112.1	111	2.3	4
11	121.6	98			115		78	111.5	111.5	3	3
12	115.6	106	126	114	94	110.3	171	111.2	111.1	1.4	6
13	102	119	116		107	110.4	121	110.9	110.8	2.3	5
14	106.1	117			109		87	110.7	110.7	2.6	3
15	99.1	117	107		118	122.2	116	110.4	112.7	2.1	5
16	111.5	124	106		99		68	110.1	110.1	2.2	4
17	103.9	111	117	113	106	106.6	130	110.1	109.5	1.8	6
18	113	116			101	101.6	109	110	107.9	2.5	4
19	111.7	104	113	116	101	101.1	135	109.2	107.8	2.1	6
20	111	113	112	113	97		112	109.1	109.1	1.9	5
21	113.6	107			106	98.9	92	108.9	106.4	2.1	4
22	101.3	111	109		113	110.3	147	108.6	108.9	1.6	5
23	107.3	110	107	110			75	108.5	108.5	2.6	4
24	114.7	111	98.9		109	106.9	139	108.4	108.1	2.2	5
25	113.2	109			103		101	108.4	108.4	1.9	3
26	112.5	105	117		99	105.2	94	108.3	107.7	1.7	5
27	117.9	106			101		71	108.3	108.3	1.8	3
28	107.3	107			110	104.9	120	108.1	107.3	2.2	4
29	113	109			102		77	108	108	2.7	3
30	110.6	95	113		113	110.3	128	108	108.5	2.1	5
31	109.9	107			107	101	124	108	106.2	2.6	4
32	107.3	105	112				56	107.9	107.9	2.9	3
33	100.6	109			114		95	107.9	107.9	2.4	3
34	109.9	105			105	111.3	125	106.6	107.8	1.9	4
35	105.8	107			107	102.9	112	106.6	105.7	2.1	4
36	104.8	108			106	106.3	117	106.3	106.3	2	4
37	107.4	107			104		80	106.1	106.1	2.5	3
38	110.6	110			97		122	105.9	105.9	2.6	3

Продолжение таблицы 28

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
39	104.1	90	115	113	106		137	105.8	105.8	1.5	5
40	103.9	94	115	99	116		103	105.6	105.6	1.6	5
41	106	100	105	110	107		166	105.5	105.5	1.4	5
41	112.1	107	99.6	110	98		131	105.4	105.4	1.6	5
43	115.3	104			96		104	105.1	105.1	1.9	3
44	104.8	108			102		80	104.9	104.9	2.4	3
45	109.7	108			97		42	104.9	104.9	3.2	3
46	109.7	96			109		53	104.9	104.9	3	3
47	102.6	111			101	97.1	93	104.9	102.9	2.1	4
48	111.4	95			108	109.5	98	104.8	106	1.9	4
49	106.7	103			104		87	104.6	104.6	2.5	3
50		103			106	100.1	88	104.5	103	2.4	3
51	104.1	102	112	103	101	93.5	134	104.4	102.6	1.4	6
52	112.5				96		61	104.3	104.3	2.9	2
53	94.6	112			106	94.8	117	104.2	101.9	2.2	4
54	108.4	95			109		61	104.1	104.1	2.5	3
55	104.3	87	122	110	97		114	104.1	104.1	1.7	5
56	115.8	90	112		99		79	104.1	104.1	2.4	4
57	108	90			114	107.7	102	104	104.9	2.1	4
58	109.9	105			97		93	104	104	2.5	3
59	113.4	98			100		102	103.8	103.8	2.5	3
60	105.2	99			107		86	103.7	103.7	2.6	3
61	101.9	105			104	113.5	113	103.6	106.1	2	4
62	109.9	103			97		88	103.3	103.3	2.3	3
63	100.2	100			109		67	103.1	103.1	2.9	3
34	98.9	95			115		68	103	103	2.7	3
65	99.8	99			110	103.8	108	102.9	103.2	2.1	4
66	111.5	89			108		80	102.8	102.8	2.4	3
67		89	112	110	100		93	102.8	102.8	2.3	4
68	111	100			97		95	102.7	102.7	1.9	3
69	100.7	105			102		52	102.6	102.6	2.8	3
70	119.6	103			85		50	102.5	102.5	3.2	3
71	111	94			102		79	102.3	102.3	2.6	3
72	99.6	113			93		91	101.9	101.9	1.9	3
73	105.4	99			101		66	101.8	101.8	2.4	3
74	99.3	100			106		70	101.8	101.8	3	3
75	106	106			93		79	101.7	101.7	2.8	3
76	102.8	93			109		91	101.6	101.6	2	3
77	103.9	96	106	113	90		148	101.6	101.6	1.5	5
78	102.8	107			94		96	101.3	101.3	1.9	3
79	93.7	102			108		87	101.2	101.2	2.4	3
80	100.4	103			100		73	101.1	101.1	2.5	3
81	107.3	90			106		67	101.1	101.1	3	3
82	100.2	105			98		95	101.1	101.1	2.7	3
83	109.7	89			104		88	100.9	100.9	2.3	3
84	98	100			104	101.3	70	100.7	100.8	2.9	4
Среднее	108.4	104.5	112.5	110.3	105.1	106.0	99.6	106.5	106.2	2.2	3.8

Было интересно выяснить, насколько точно оценка ОКС матери по потомствам 3 урожаев семян, которая рекомендуется в качестве обязательной, может выступать в качестве оценки ее генетического преимущества и как оно проявляется в четвертом урожае. Для этого мы рассчитали два значения ОКС: по всем 6 испытаниям четырех урожаев (ОКС-4) и по 3-5 испытаниям трех урожаев (ОКС-3). Фрагмент списка с границей по матери, замыкающей отбор образцов в четвертом урожае, приведен в таблице (см. табл. 28).

У матерей с быстрорастущими потомствами испытывали 3 и 4 урожая семян, а у растущих средне и медленно – 2 или 3 репродукции, осуществляя ступенчатый отбор. Перед сбором 4 урожая данные всех испытаний были обобщены и выбраны 34 матери, в основном лучшие по средним высотам их семей; несколько матерей забраковали по причине их низкой семенной продуктивности.

Всего оценки ОКС-3 были получены для 114 матерей, но в таблице 28 показаны только 84 из них, с ОКС-3 более 100%. В шапке этой таблицы введены обозначения для испытаний по годам урожая в графах с 3 по 7, отражающие порядковый номер урожая с 1 по 4 и отличия в экологии испытаний (ш – в школе, т – в тени), которые необходимы для понимания процедуры дальнейших расчетов.

Рассмотрим случаи объединения высот семей из любых двух урожаев и обозначим среднюю высоту потомства в них как ОКС-2. Корреляции между ОКС-2 с неповторяющимися урожаями слабые и в каждом отдельном случае из 6 возможных комбинаций почти всегда недостоверны (табл. 29).

Однако в совокупности для 86 пар сравниваемых значений средняя корреляция достоверна ( $r = 0.24 \pm 0.10$ ). Другое сравнение оценок в виде комбинаций ОКС-2 с общей ОКС-4 и корреляции их значений, как связи части и целого, оказываются в среднем довольно высокими ( $r = 0.74 \pm 0.03$ ). Связи высоки по той причине, что в общую ОКС входят ее части в виде ОКС-2 и входят почти как половина ее значений, задействованных для расчета (см. табл. 29).

Эти высокие связи позволяют для дальнейших испытаний проводить отбор на ОКС всего по 2 урожаям, если значение ОКС-2 использовать как критерий для сепарации матерей перед отбором образцов для очередных испытаний.

Моделирование сепарации матерей для двух случаев типичных корреляций ОКС-2 с ОКС-4, со значениями коэффициентов корреляции 0.75 и 0.67, близких к среднему значению, показывает, что критерий можно принять на уровне 108-109%. При таком критерии для ступенчатого отбора мы сможем захватить почти всех матерей (10 из 11 или более 90%) с высокими в будущем значениями ОКС-4 (рис. 25).

Таблица 29

Комбинации объединения высот семей в испытаниях разными урожаями и расчет связей между ОКС, полученными в этих комбинациях

Возможные комбинации испытаний и корреляции между ОКС по 2 урожаям с ОКС по всем испытаниям (корреляция части и целого)					Корреляции между независимыми значениями ОКС-2, в которых года урожая не повторяются			
Сочетания 2 испытаний (ОКС-2)	Возраста в образованной паре, лет		r	Число пар	Сочетания ОКС-2	r	Число пар	Ошибка r
	первый	второй						
1. 2	18	18	0.55	14	1.2; 3.4	-0.18	14	0.26
1. 3	18	9	0.79	34	1ш.2; 3.4	0.30	14	0.24
1. 4	18	4	0.83	34	1.3; 2.4	0.22	15	0.25
1ш. 2	7	18	0.81	14	1ш.3; 2.4	0.33	15	0.23
1ш. 3	7	9	0.75	34	1.4; 2.3	0.31	14	0.24
1ш. 4	7	9	0.84	34	1ш.4; 2.3	0.47*	14	0.21
2. 3	18	9	0.70	14				
2. 4	18	4	0.68	15				
2г. 3	18	9	0.77	12				
3. 4	9	4	0.67	33				
Итого				238			86	
В среднем	13.8	9.3	0.74			0.24		0.10

\* - корреляция достоверна при  $t_{0.10}$

Это позволяют реализовать идею ступенчатого индивидуального отбора, так как можно не проводить дальнейшие испытания для 19 из 34 матерей (56%) по данным графика слева, и для 15 из 33 матерей (45%) – по данным графика справа (см. рис. 25).

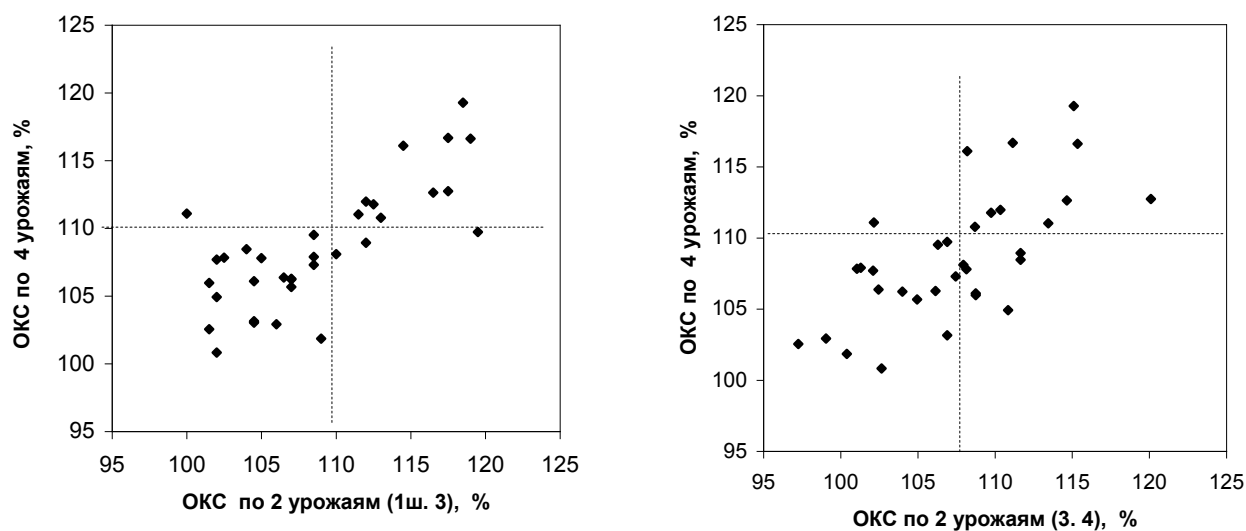


Рис. 25. Связь между значениями ОКС, полученными в результате изучения потомства по 4 урожаям семян с ОКС по 2 урожаям в возрасте семей 7 и 9 лет (слева) и в возрасте семей 4 и 9 лет (справа)



Таким образом, определение приблизительного значения ОКС по любым двум урожаям семян у сосны имеет высокий уровень связи с последующим более точным ее определением в 4 урожаях семян при  $r = 0.74 \pm 0.03$ . Это позволяет отбирать 90% матерей с высокой в будущем ОКС (110% и более) при условии, что в 4–9 лет высота семей в этих репродукциях окажется в среднем не менее 108%. Это в 2 раза сокращает объемы закладки испытательных культур семенами третьего и последующих урожаев.

### **6.5. Морфотип лучших матерей Нижне-Курьинского ПЛСУ**

Наиболее ценный материал для ЛСП-2 от данного участка окажется при отборе интенсивностью около 3%, в результате которого можно выбрать 11 особей, сочетающих высокую ОКС с числом семян в шишках, на 40% превышающим средний уровень выхода семян в популяции. Из представленных выше 84 деревьев (см. табл. 28) в качестве предварительно «элитных» мы отобрали 30 матерей с ОКС от 107% и более (табл. 30).

Интенсивность отбора этих 30 матерей по отношению к исходному материалу составляет  $30/311=0.10$ , а по отношению к испытанным потомствам –  $30/234=0.13$ . Морфометрия этих 30 лучших маточников имеет следующие особенности:

- 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.

В отношении массы семени следует отметить, что параметр 5.8–8.2 мг по отношению к средней массе семени в популяции (6.75 мг) может быть представлен как пределы массы семени 86–121% от среднепопуляционной. В него попадает 76% из изученных на участке деревьев. Это открывает определенные перспективы для предварительного отбора матерей по этому признаку, позволяя отбраковывать в популяции до четверти матерей еще до начала испытаний их потомства. Кроме того, при сочетании отбора на ОКС с отбором на семенную продуктивность, у 10 из 11 урожайных деревьев (с

большим числом семян в шишках) масса семени оказывается от 5,8 до 7,4 мг, т.е. в еще более узких пределах и частота таких деревьев в популяции составляет всего 59 %.

Таблица 30

Морфотип матерей Нижне-Курьинского ПЛСУ, лучших по потомству в 4-6 испытаниях по 3-4 урожаям семян

Ранги матерей по ОКС	ОКС, %	Н матери, %	Размер шишек, индекс	Балл плодородности	Число семян в 1 шишке		Масса семени		Окраска
					среднее, шт.	% от среднего в популяции в 1982 г.	средняя, мг	% от среднего в популяции в 1982 г.	
1	119.3	111	K2	2.3	12	61	8.0	118	корич
2	116.7	*	K2	2.5	21	152	6.4	95	светл
3	116.6	96	C2	1.7	22	139	7.1	105	пестр
4	116.1	*	C2	2.0	17	122	6.1	90	темн
5	112.9	*	C1	2.0	26	113	6.5	96	светл
6	112.7	109	C2	2.7	14	122	7.5	111	светл
7	112.6	*	K2	2.3	22	143	7.4	110	пестр
8	112.0	104	C1	1.0	14	96	6.5	96	пестр
9	111.8	82	C1	2	12	65	8.5	126	пестр
10	111.7	90	C2	2	18	78	5.3	79	темн
11	111.5	97	C2	2.0	17	87	7.3	108	темн
12	111.1	102	C1	2.3	18	113	6.3	93	светл
13	111.0	*	C1	2.3	11	70	9.9	146	светл
14	110.8	98	K2	2.3	16	135	8.0	118	светл
15	110.7	*	C1	4.0	15	65	7.7	114	светл
16	110.1	93	C2	3.0	16	100	5.8	86	корич
17	109.7	94	C3	2.0	17	126	6.0	89	пестр
18	109.5	*	K2	2.5	21	130	5.8	86	темн
19	109.1	105	K2	2.5	22	135	6.7	99	пестр
20	108.9	*	K2	3.0	16	126	8.2	121	пестр
21	108.5	106	C2	2.5	27	135	6.6	97	корич
22	108.5	106	C1	2.0	16	130	6.5	96	светл
23	108.4	*	C1	2.0	25	109	6.5	96	корич
24	108.3	*	C1	2.0	11	48	7.2	107	темн
25	108.1	*	C2	3.3	16	122	7.0	104	темн
26	108.0	100	C1	2.0	28	135	6.5	96	темн
27	107.9	92	C3	1.5	13	87	5.0	75	светл
28	107.8	*	C1	3.3	21	165	5.9	87	светл
29	107.7	102	C1	2.0	14	122	8.0	118	темн
30	107.3	*	C2	3.0	21	135	7.4	110	темн
Число	30	17	30	30	30	30	30	30	30
Среднее	110.8	99.2		2.3	17.9	112.2	6.91	102.4	

Примечание: \* – была обрезка кроны; корич – коричневая; светл – светлая (светло-серая, белая); пестр – пестрая; темн – темная; K2 – крупные; C1 – средне-крупные; C2 – типично средние; C3 – средне-мелкие.

Последние указанные параметры массы семени, близкие к средним значениям в популяции (86–110%), можно рассматривать, с одной стороны, как проявление стабилизирующего отбора, а с другой – использовать их на этапе подготовки образцов семян для испытаний потомства, исключая до 40% матерей с низким содержанием семян в шишках и массой семени, выходящей за пределы менее 0.86 и более 1.10 от среднего значения массы семени в популяции.

Впервые результаты 18-летних испытаний потомства сосны и ее отбора на ОКС были опубликованы нами в 2001 году (Рогозин, 2001).

#### **6.6. Лесоводственный и генетический выигрыш использования семян сосны, получаемых на ПЛСУ**

Лесоводственный эффект можно определить как результат улучшения роста потомства, вызванный влиянием лучших условий формирования семян на участке по отношению к некоторому производственному «стандарту» - семенам производственного сбора.

К генетическому улучшению, строго говоря, следует отнести уникальное сочетание гамет в пуле семян какого-либо участка, последствия которого оказались благоприятны для потомства и оно улучшило свое развитие. Выяснить такого рода улучшения на потомстве можно, если для контрольного и опытного образца семян будет соблюдено равенство множества условий, выполнить которые чрезвычайно трудно, например, одинаковый возраст, одинаковый тип условий местопроизрастания, одинаковые фитоценотические условия (хотя бы текущая густота). Но усилия могут быть вознаграждены. Если эффект окажется значителен и если для какого-либо участка будут доказаны качественные отличия в его геноме, то вполне может идти речь о выделении ПЛСУ в качестве сорта-популяции.

Вполне очевидно, что лесоводственный и генетический эффекты предстают перед исследователем совместно как единое целое, и определение одного из них поможет определить значение другого. Их разделение правильно поставит вопрос далее о целесообразности генетического «портрета» данного участка, если, например, последний будет незначителен. Кроме того, если испытательные культуры создают в нескольких типах условий, то интересны эффекты использования семян ПЛСУ в целом в разных условиях. На этой основе можно определить места использования семян от них с наилучшим результатом.

На наш взгляд, лесоводственный эффект ближе к материнскому (эпигенетическому); он может быть временным и для получения генетического выигрыша использования семян этот эффект необходимо исключить из значений ОКС, полученных нами выше.

Предстояло проверить, насколько изучаемые эффекты сохранятся с увеличением возраста потомства в разных опытах. В качестве контроля в разные годы нами использовались семена производственного сбора из 5–9 лесхозов Верхне-Камского лесосеменного района. Полученные значения средних высот растений в семьях, а также высоты в контрольных образцах семян от 30 деревьев ПЛСУ всегда преобразовывали в % по отношению к этому контролю. Результаты сведены в таблице (табл. 31).

Таблица 31

Лесоводственный эффект повышения высоты потомства из семян ПЛСУ в сравнении с семенами производственного сбора (контроля)

Возраст	Варианты опыта	Число		Средняя высота (М)		Ошиб- бка, ±см	Раз- личие, t	Вариация (W), %	
		вари- антов	расте- ний	см	%			об- щая	се- мей
Потомство Н-Курьинского участка на супесчаной почве в культурах в кв. 83									
18	контроль	5	96	537.4	100	12.35		22.4	
	ПЛСУ. 1982 г	5	105	561.8	104.5	10.46	1.51	19.0	
	семьи 1982 г	121	2361	563.2	104.8	2.04	<b>2.23</b>	17.6	12.1
	семьи 1983 г	30	646	602.4	112.1	4.30	<b>4.97</b>	18.1	5.7
12	контроль	5	101	213.5	100	5.27		24.7	
	ПЛСУ. 1982 г	5	108	230.9	108.2	5.85	<b>2.21</b>	26.2	
	семьи 1982 г	121	2421	233.6	109.4	1.24	<b>3.71</b>	26.1	12.6
	семьи 1983 г	30	656	248.3	116.3	2.44	<b>5.99</b>	25.1	10.6
3	контроль	6	293	19.73	100	0.30		26.0	
	ПЛСУ. 1982 г	6	254	21.2	107.2	0.33	<b>3.22</b>	24.6	
	семьи 1982 г	234	11790	21.5	109	0.05	<b>5.86</b>	24.1	7.8
	семьи 1983 г	30	1495	20.0	101.5	0.13	0.90	25.7	8.0
Потомство Н-Курьинского участка на песчаной почве в школе									
5	контроль	6	151	62.6	100.0	1.19		23.4	
	ПЛСУ. 1982 г	6	112	64.9	103.6	1.17	1.37	19.1	
	семьи 1982 г	233	5401	65.2	104.2	0.20	<b>2.17</b>	22.7	8.1
7	контроль	6	148	118.0	100	2.43		25.0	
	ПЛСУ. 1982 г	6	108	121.4	102.9	2.55	0.97	21.8	
	семьи 1982 г	233	5350	119.9	101.6	0.40	0.77	24.4	8.8
Потомство разных ПЛСУ урожая 1985 г. на песчаной почве в культурах в кв. 29									
9	контроль	7	987	141.37	100	1.02		22.7	
	ПЛСУ общий	3	138	151.12	106.9	2.76	<b>3.31</b>	21.4	
	Н-Курья	112	5388	144.76	102.4	0.44	<b>3.06</b>	22.1	8.4
	Очер	53	2672	140.95	99.7	0.65	0.33	23.9	9.5
	Левшино	134	5250	142.93	101.1	0.43	1.41	21.9	9.3
Итого по всем позициям									
3-18	контроль	35	1776		100			24	
	ПЛСУ	31	717		106.1		<b>6.1</b>	22.1	
	семьи ПЛСУ	1331	43430		105.6		<b>10.0</b>	22.9	9.2

Примечание: достоверные различия выделены жирным шрифтом

Лесоводственный эффект рассчитан как итог по всем опытам в результате измерений в 3-18-летнем возрасте 1776 высот растений в контроле, 717 высот – в потомствах общего сбора семян с ПЛСУ и 43 тыс. высот в семьях. Оказалось, что потомства, выращиваемые из семян постоянных лесосеменных участков, в среднем на 5.6-6.1% растут лучше контроля. В отдельных же опытах превышения были иногда незначительны и недостоверны ( $t_{ф} < 2.0$  в 7 случаях из 17). Наибольшие различия наблюдались в культурах на супесчаной почве в кв. 83 в 12 лет в урожае 1983 г., наименьшие – в школе и в культурах на песчаной почве в 5, 7 и 9 лет (см. табл. 31).

Объединение данных по высотам семей от урожаев 1982 и 1983 гг. показало, что на супесчаных почвах потомство ПЛСУ и семьи растут заметно лучше, что хорошо видно на рисунке (рис. 26).

Так, семьи на супеси растут со средним превышением на 8.9%, а на песчаных почвах – в среднем только на 2.3%. Очевидно, это связано с совпадениями или различиями в экотопах материнских насаждений и агрофона в испытаниях. Материнские деревья на ПЛСУ формировались в условиях кисличниковых типов леса на супесчаных и суглинистых почвах, а испытательные культуры – в сосняках кисличнике на супеси и в брусничнике на песчаной почве и очевидная сухость последнего экотопа снизила превосходство в росте семей ПЛСУ.

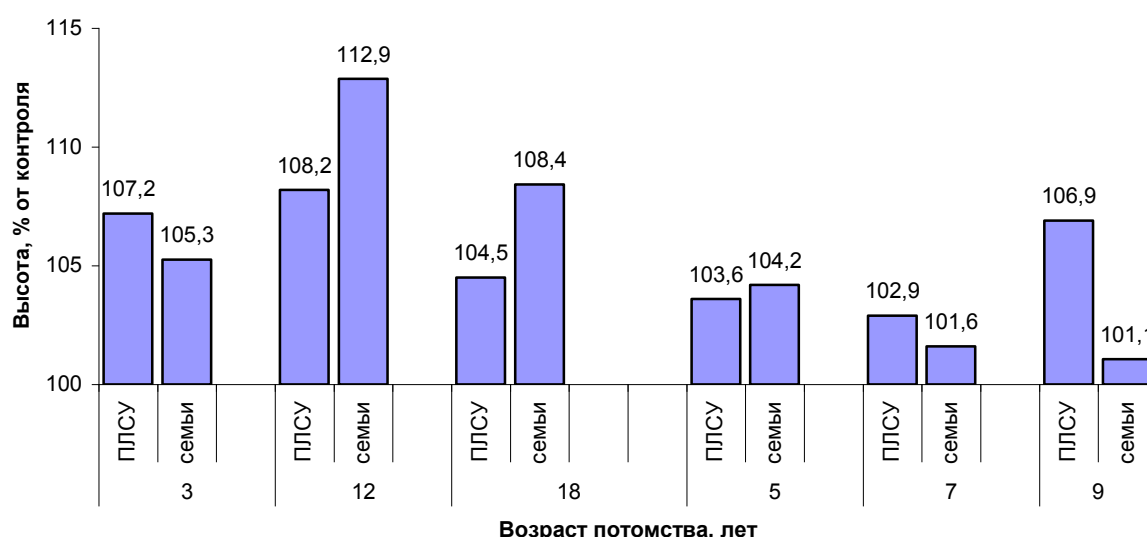


Рис.26. Высота потомства сосны из семян от контрольных деревьев ПЛСУ и во всех выращенных семьях на супесчаной (три пары столбиков слева) и на песчаной почвах (три пары столбиков справа)

Таким образом, при совпадающих и близких типах условий произрастания матерей на ПЛСУ и семей в испытательных культурах (типы леса сосняки кисличники), потомства ПЛСУ в возрасте 3–18 лет в сравнении с контролем растут лучше на 8.9%; если же потомства оказываются на бедных и сухих песчаных почвах – то только на 2.3%. Совокупное потомство многих сотен семей ПЛСУ растет лучше потомства из семян производственного сбора в среднем на 5,6%.

Полученный лесоводственный эффект (5.6%) следует исключить из значений оценок ОКС, полученных выше и тогда мы сможем найти величину генетического выигрыша при использовании результатов отбора сосны на ОКС. Так, при сочетании отбора матерей на ОКС и на урожайность, на Нижне-Курьинском участке при его интенсивности 3%, 11 матерей с рангами по ОКС 2, 3, 7, 14, 18, 19, 21, 22, 26, 28, 30 (см. табл. 5.14) обеспечивают увеличение выхода семян из шишек примерно на 40% при среднем значении ОКС 110.5%. Если из превышения ОКС этих матерей над контролем (10.5%) вычесть лесоводственный эффект (5.6%), то получаем генетический выигрыш, равный 4.9%.

Сравнивая лесоводственный эффект использования семян ПЛСУ и генетический сдвиг отбора на ОКС, отметим их близкие значения: 5.6 и 4.9%, т.е. практически одинаковый вклад в повышение продуктивности потомства.

Вариация высот семей в среднем по всем шести опытам оказалась равной  $W = 9.2\%$  (см. табл. 31). Теоретически при распределении высот, близком к нормальному, для уровня  $t_{0.01}$  пределы  $M \pm 2.67 \times W$  будут охватывать 99% частот с крайними значениями  $105.6 - (2.67 \times 9.2) = 81\%$  и  $105.6 + (2.67 \times 9.2) \approx 130\%$ . В правом хвосте распределения далее, чем высота 130%, окажется 0.5% семей и это значение можно считать предельным.

Эти расчеты проведены по отдельным испытаниям, где и возможны высоты семей в 130%. Можно полагать, что если в череде испытаний мы *всегда* будем отбирать потомства с высотами не менее 110%, то теоретически возможен отбор матерей с ОКС  $\approx (130+110)/2 = 120\%$ . Т.е. максимальный эффект при отборе на ОКС может составить 20%. В него входит лесоводственный эффект (5.6%) и поэтому генетический выигрыш составит  $20 - 5.6 = 14.4\%$ . При этом общая интенсивность отбора определится перемножением интенсивностей отбора во всех испытаниях. Например, если в первом она равна 0.15, во втором 0.30 и в третьем 0.50, то в целом для трех испытаний интенсивность отбора составит  $0.15 \times 0.30 \times 0.50 = 0.022$  или 2.2%.

## 7. ВЫВОДЫ, УРОКИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

### 7.1. Выводы и их обсуждение

На основании проведенных в данной работе исследований и установленных ранее законов развития древостоев, а также закономерностей наследования роста (Рогозин, Разин, 2012-а) для систем лесной селекции, как рабочего инструмента селекционера, появляется ряд новых концепций, положений, выводов и правил.

1. Желательный для человека естественный отбор на продуктивность в отношении отдельного растения возможен в комфортных условиях. Дискомфортные условия (засуха, высокая густота) меняют его направление в сторону сохранения толерантных к ним родителей, возможно, не сочетающих ее с продуктивностью. Комфортные условия в древостоях с малой начальной густотой формируют желательный для плантационного выращивания генофонд. Здесь облик плюсовых деревьев будет отличаться слабой очищаемостью от сучьев. В древостоях с большой начальной густотой, на основе эпигенетических предпосылок формирования в них семян, наследующих «память на конкуренцию» (Рогозин, Разин, 2012-а), приходим к заключению о несоответствии их наследственных качеств для условий редких культур. Это положение вытекает из наших исследований потомства ели гибридной и может иметь место и в ценопопуляциях сосны, причем, учитывая большее светолюбие сосны, с еще более контрастными результатами. Поэтому, в свете новых законов развития древостоев и концепций эпигенетики, отбор плюс-деревьев в бывших смолоду густыми древостоях будет нужен для выращивания леса именно в густых культурах, но никак не в культурах плантационного типа.

Вполне возможно, что у сосны ее эволюция в «плюсовых» насаждениях, выбираемых для селекции, протекала на фоне постоянных стрессов густоты в молодом возрасте, что наложило отпечаток на наследуемость, и поэтому массовый отбор, как система селекционных мероприятий, оказался для нее не эффективен, что подтвердили данные множества исследователей.

2. Система селекции для плантационного выращивания должна приводить к выведению сорта, отвечающего следующим требованиям:

а) сорт должен быть наиболее производителен при выращивании в культурах плантационного типа;

б) возраст окончательной оценки продуктивности сорта должен быть равен возрасту рубки лесосырьевых плантаций, то есть 50-60 лет.

Из этих требований вытекает ограничение возраста исходного материала и отбор исходного материала чисто логически должен

происходить в приспевающих и средневозрастных насаждениях, что уже рекомендовано для сосны в Сибири (Тараканов, 2003). Таким образом, в селекции для плантационного выращивания в лесной зоне России отбор исходного материала сосны и ели необходим в насаждениях, развивавшихся смолоду при малой густоте, в близких к предполагаемому выращиванию условиям, с высокими запасами и в возрасте не более 50-60 лет.

3. Выбранная нами система селекции, названная как «отбор на ОКС среди молодых матерей на ПЛСУ», является альтернативой плюсовой селекции. Здесь получены оценки наследуемости, лишённые влияния на них «конкурентного шума». Теоретически правильным для ее расчетов является требование «высоты родителей и потомков должны быть сопоставлены в близком возрасте», и они возможны при оценках в возрасте рубки. Однако возможно и обратное движение, а именно, снижение возраста матерей, что и получилось в нашей работе, где возраст маточников составлял 20-26 лет. Поэтому наши оценки наследуемости более корректны, чем сравнения высот матерей в 70-100 лет и высот потомства, например, в 10-20 лет.

При изучении наследуемости использованы связи по 836 парам данных о высотах мать-семья в 13 испытаниях потомства 604 деревьев. В среднем значение корреляции мать-семья составило 0.08, с колебаниями от -0.12 до +0.31, при числе сравниваемых пар высот от 45 до 216. При изучении динамики корреляций обнаружено их достоверное падение от  $0.125 \pm 0.036$  в возрасте 3-6 лет и до близкого к нулю уровня ( $0.02 \pm 0.04$ ) в 7-18 лет. Статистическая игра (деление выборки на 2 части) меняли её направленность с «+» на «-». Результаты получены на случайных, а не «плюсовых» выборках. Поясним, что в историческом прошлом обычный опыт состоял из полусибов плюс-деревьев и контроля; при этом выборка была усечена с левой стороны, где надлежало быть потомству обычных деревьев. Поэтому наследуемость, по существу, не рассчитывали и ограничивались сравнением потомства плюсовых деревьев с контролем.

Полученные нами коэффициенты наследуемости были низкими и меняли тренд при очистке от уклоняющихся значений. Поэтому ее сложный характер помог раскрыть анализ частоты лучших семей у матерей разной высоты. Высоты их на ПЛСУ изменялись от 72 до 124% и это позволило разделить деревья на низкие, средние, высокие и самые высокие. Преимущество показали средние и высокие матери: лучших семей у них было в среднем 105 и 106% по отношению к норме, тогда как у низких и самых высоких – 87 и 92%. Однако в старшем возрасте, в 7-18 лет, частоты сглаживаются (колебания 96–106%) и наследуемость стремится к нулю.

В целом по вопросу о наследуемости высоты у сосны можно сделать вывод о том, что влияние высоты матери на высоту потомства имеет место в первые 6 лет, которое можно назвать «материнским эффектом», при



коэффициенте наследуемости  $h^2 = 2r = 2 \times (0.125 \pm 0.036) = 0.25 \pm 0.07$ . Однако наследуемость не линейная, и при разделении матерей по высоте на низкие, средние, высокие и самые высокие в совокупной выборке из 727 пар высот мать×семья повышенную долю лучших семей дали средние и высокие матери (109 и 115% соответственно); низкие и *самые высокие* матери произвели лучших семей ниже нормы (75%), т. е. в 1.5 раза меньше, чем их произвели средние и «просто» высокие матери.

Далее, с 7 лет, наследуемость высоты подает до нулевых значений. В связи с этим возникает уверенность в наличии стабилизирующего отбора в отношении высоты в эволюции сосны и бесперспективности массового отбора по максимальным высотам, достигнутым в условиях свободного роста. Таким образом, у сосны «плюсовая» селекция не имеет теоретической основы для ее применения в плантационном выращивании.

4. Косвенные признаки (размер, форма и окраска шишек, форма апофиза, масса и окраска семян, диаметр кроны дерева, количество шишек на дереве, выход семян из шишек) и их влияние на рост 3–6-летнего потомства сосны были изучены нами ранее (Рогозин, 1986, 1989). В данную работу включены наиболее важные результаты этих исследований.

Высокая изменчивость семеношения сосны на ПЛСУ открывает возможности направленного отбора маточников, превышающих средний уровень семенной продуктивности до 2–3 раз. 50% самых урожайных деревьев формируют 76–88% семян, а 10% дают 27% семян. В распределении деревьев по урожаю семян обнаружено 3–4 пика частот, имеющих место и на вкладах в общий пул семян. Среднее число семян в шишках (выход семян) у деревьев изменяется от 0 до 45 шт. и их частотное распределение имеет 2–3 пика на каждом участке.

Повторяемость выхода семян выше ( $r=0.60-0.78$ ), чем числа шишек на дереве ( $r=0.24-0.28$ ), поэтому данный признак формирует дискретные группы, отличающиеся уровнем семеношения: низко-, средне- и высокоурожайные. В них мы изучили качество 984 образцов семян и обнаружили у матерей с высоким выходом семян устойчивую тенденцию повышения всхожести и сокращения времени прорастания при снижении изменчивости этих показателей, т.е. группа урожайных матерей производит семена с более высоким жизненным потенциалом.

Количество шишек, выход семян и семенная продуктивность на высоту потомства влияют недостоверно, однако есть значимые влияния на частоту лучших семей по грациям признаков. Деревья с низким выходом семян, несмотря на крупные семена, дают в 2–3 раза меньше быстрорастущих семей, чем остальные материнские деревья. Высокий выход семян снижает массу их семени и от матерей с таким выходом семян потомство в возрасте 3–6 лет имеет пониженную высоту. Но при сравнении

их с группой матерей с близкой массой семени их потомства уже достоверно не отличаются по средней высоте и доле лучших семей.

Влияние размера шишек на рост 3-18-летнего потомства изучено в 12 опытах. Обнаружено достоверное превышение частот лучших семей у матерей с мелкими и средними шишками в 33% случаев, с крупными шишками – в 42% случаев, т. е. матери, имеющие мелкие и средние шишки, так же часто производят лучшие семьи. В связи с этим не всегда следует браковать матерей с шишками менее средних размеров, из которых выход семян часто невысок (Рогозин, 1986); такая браковка желательна, так как содержание семян в мелких шишках меньше, но не следует ее возводить в обязательное требование в случае, если такие деревья дают много шишек.

Масса семени материнских деревьев в 3-х популяциях из 4-х слабо влияла на высоту семей в 3–4-летнем возрасте (влияние 5–8%), но в одной оно оставалось на среднем уровне до 4–6-лет (влияние 17–32%). С увеличением возраста от 3 до 18 лет влияние в целом снижается, однако тренды корреляций в популяциях и репродукциях отличаются: есть слабое (с 0.27 до 0.17) и сильное падение связей (с 0.20 до близких к нулю значений).

В раннем возрасте (3–7 лет) в потомствах матерей с тяжелыми и самыми тяжелыми семенами частота лучших семей была самой высокой – 131 и 137% от нормы; у матерей с легкими семенами она составляла 65%.

В возрасте 9–12 лет в потомствах матерей с тяжелыми и самыми тяжелыми семенами частота лучших семей оказывается наивысшей – 138 и 175% от нормы; у матерей с легкими семенами она составляет всего 51%.

В возрасте 18 лет различия сглаживаются и лучших семей оказывается больше нормы на 20% только у матерей с семенами средней массы; у матерей с другой массой семени отличия недостоверны и составляют 9–10%.

В целом в потомствах до 12 лет есть тенденция к движущему отбору и преимуществу потомства матерей с тяжелыми семенами, однако в сомкнутых культурах в 18 лет преимущество получают матери с семенами средней массы и появляется уже тенденция к отбору стабилизирующему.

В окраске семян, по преобладанию в цветовой гамме внешнего слоя какой-либо из окрасок, выделено 6 градаций: черные, темные, пестрые, коричневые, светлые и почти белые. Первая и последняя встречались редко и были объединены: черные с темными и почти белые со светлыми. В полученных 4 градациях наблюдались самые разнообразные частоты лучших семей. Стабильное преимущество показали матери с пестрыми семенами, у которых в 8 случаях из 11 частота лучших семей оказалась 129–227% от нормы. Наиболее изменчивыми оказались потомства из семян светлой окраски, с частотой лучших семей от нуля до 400%.

Для селекции важны *повторения* оценок. Они получены только в отношении Очерских пестрых и Н-Курьинских светлых семян – они повторяли достоверные превышения в частоте лучших семей во всех опытах.

Напротив, в Левшинском потомстве указанное преимущество с возрастом или в другом испытании переходило каждый раз к иной окраске, и в этой популяции влияние окраски семян в одном опыте было настолько необычно, что мы охарактеризовали его как «скрытое»; оно проявлялось в сильном понижении средней изменчивости высот семей с 11.2 до 4.2% от матерей с черными семенами к темным, пестрым, коричневым, светлым и белым.

Время прорастания семян ускоряется от семян с темной окраской к пестрым и коричневым, причем наибольшее ускорение наблюдалось в год с низкой всхожестью. Светлые семена меняют время прорастания в разные годы от самого длительного (2.4 дня) до почти самого короткого (1.13 дня). Вероятно, деревья со светлыми семенами приняли на себя роль подвижного элемента в генофонде сосны, влияющего на ее эволюцию, а также адаптацию к сухим или влажным условиям, расселению на юг или север, что подтверждают исследования других авторов.

Влияние косвенных признаков на среднюю высоту потомства, полученную по данным из нескольких репродукций, приводится далее после обсуждения результатов по расчетам общей комбинационной способности (ОКС) и является более важным для понимания проявляющихся в потомстве тенденций эволюции. Для искусственной эволюции, т.е. селекции, здесь более подходит способ селекции, названный «отбором по морфотипу элитного» (Исаков, 1999). В этом способе используют не «влияние» признаков матери на потомство, а наличие или отсутствие каких-либо признаков, или их параметров (градаций), отличающих матерей с высокой ОКС, т.е. производящих потомство, наилучшее в нескольких репродукциях, от остальных матерей с заурядным или неустойчивым в росте потомством.

5. По ранней диагностике роста у сосны в результате анализа моделей в раннем возрасте и в 29-40-лет в культурах установлено следующее:

- при расстоянии между растениями в рядах культур 0.69–0.75 м отбор растений-лидеров у сосны можно осуществлять в 4–10 лет; критерием отбора являются размеры стволиков на уровне 98–100% от среднего значения. В 4 года из мелких стволиков вероятность формирования будущих лидеров составляет не более 4%, а из крупных – 65%. В 7–10 лет последний показатель возрастает до 74–76%.

- в более густых посадках, с расстоянием между растениями в ряду 0.55-0.60 м, ранний отбор мало эффективен, так как автокорреляции с возрастом не повышаются, что свидетельствует о задержке выбора растений-лидеров, вызванной повышенной конкуренцией.

Сравнение параметров ранней диагностики роста у сосны и ели показало их сходство и зависимость от конкурентного давления, что свидетельствует о близких тенденциях онтогенеза этих видов. Для ели

получен, в отличие от сосны, более длительный прогноз развития (до 78 лет). Диагностика ее роста возможна с 5-летнего возраста с выявлением деревьев-лидеров с надежностью 64%; в возрасте 7–10 лет надежность повышается до 70-75%. Интенсивность отбора при этом должна составлять 16%.

6. Решение по критериям раннего отбора быстрорастущих семей сосны может быть принято по соотношению приемлемых численных потерь лучших семей и интенсивности браковки. Если мы допускаем утрату в 18-летних испытательных культурах 10% лучших семей, то в 3-6 лет мы можем отобрать 71-73% семей с высотой 97% от контроля и более. Для гарантированного сохранения всех лидеров необходимо отбирать 81% семей с высотами 94-95%. Т.е. интенсивность браковки семей может быть 27-29%, что существенно сокращает площади испытательных культур.

7. Испытания в разных экологических условиях (типы леса брусничник и кисличник) в течение 4-18 лет с анализом роста 197 семей одного урожая семян двух ценопопуляций показали, что между ростом семей в разных условиях существуют корреляционные 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. Причем даже слабое сокращение инсоляции (затенение на 2 часа) для сеянцев в течение всего лишь одного года в одном из опытов влияло на развитие семей вплоть до 18 лет, и динамика их роста не совпадала с ростом тех же семей, выращенных при полном освещении.

8. Рост потомства от урожаев разных лет изучался по корреляциям высот семей, выращенных из семян двух урожаев от четырех участков в возрасте растений 3-9 лет. Для трех участков связи оказались недостоверны; однако на одном (Нижне-Курьинском) из 6 корреляций 5 оказались достоверны (значения от 0.17 до 0.38), и только в одном случае, с самым малым числом наблюдений (14 пар), связь оказалась близка к нулю. В целом по всем опытам оценка по 368 парам семей дает значение корреляции  $r = 0.16 \pm 0.05$ . Такой уровень связи не позволяет по семенам одного урожая прогнозировать рост потомства из семян другого урожая. Возникает задача выяснения минимума репродукций для определения ОКС с точностью, приемлемой для отбора элитных матерей.

9. Отбор на ОКС на Очерском участке проведен в результате изучения потомства 129 деревьев. Их число в испытаниях сокращали с учетом данных о росте потомства от предыдущего урожая. После четырех испытаний тремя урожаями семян сформирована группа из 7 матерей со средним значением ОКС 111%. Наиболее же ценные маточники дает отбор интенсивностью 1.6% (два дерева с ОКС 122 и 116%).

Отбор на ОКС на Нижне-Курьинском участке проведен с изучением потомства 234 деревьев четырех урожаев. У матерей с быстрорастущими потомствами испытывали 3 и 4 урожая, а у растущих средне и медленно – 2 или 3 репродукции, осуществляя ступенчатый отбор. Всего оценки ОКС по трем урожаям были получены для 114 матерей. Перед сбором четвертого урожая данные испытаний обобщили и выбрали 34 матери, лучшие по средним высотам их семей. Корреляция значения ОКС, полученного по двум урожаям (ОКС-2) со значением ОКС, полученного по четырем урожаям (ОКС-4), как связи части и целого, оказались довольно высокими ( $r = 0.74 \pm 0.03$ ). Это позволяет проводить первый этап отбора на ОКС по 2 урожаям, если значение ОКС-2 использовать как критерий для сепарации матерей перед отбором образцов для очередных испытаний.

Моделирование сепарации матерей для двух случаев типичных корреляций ОКС-2 с ОКС-4, со значениями коэффициентов корреляции 0.75 и 0.67, показало, что критерий сепарации можно принять на уровне 108-109% высоты семей по двум испытаниям. При таком критерии мы захватываем 10 из 11 или более 90% матерей с высокими в будущем значениями ОКС-4 (110% и более) при условии, что в 4–9 летних испытательных культурах высота семей в этих репродукциях была в среднем не менее 108%. Это в 2 раза сокращает объемы закладки испытательных культур семенами третьего и последующих урожаев.

10. В предварительную «элитку» мы отобрали на Нижне-Курьинском ПЛСУ 30 матерей с ОКС от 107% и более (отбор интенсивностью 13%). Морфотип этих маточников имеет следующие особенности:

- высота в пределах 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), т.е. средняя и чуть выше;
- любая окраска семян.

Наиболее же ценный материал для ЛСП-2 окажется здесь при отборе интенсивностью 3% (11 особей), которые сочетают высокую ОКС с числом семян в шишках, на 40% превышающим средний уровень выхода семян.

Отбор «по морфотипу элитного» на Очерском участке имеет во многом совпадающие параметры:

- высота 91% и более от средней высоты деревьев по участку;
- размер шишек средний и крупный;
- выход семян (число семян в шишке) средний и высокий;
- масса семени 6.4-7.6 мг (средняя и немного выше);
- любая окраска семян.

11. Лесоводственный эффект использования семян сосны, получаемых на ПЛСУ, нужен для определения эффекта последствия комфортных условий формирования семян на ПЛСУ, который может быть ошибочно приписан «генетическому» улучшению семян (то же справедливо и для семян, получаемых на ЛСП). Этот эффект может быть временным. Лесоводственный эффект рассчитан нами как итог по 7 опытам в различных условиях по измерениям в 3-18-летнем возрасте 1776 высот растений в контроле, 717 высот – в потомствах общего сбора семян с ПЛСУ и 43 тыс. высот в семьях.

В результате оказалось, что потомство ПЛСУ и семьи растут лучше на супесчаных почвах, с превышением контроля на 8.9%, а на песчаных почвах – с превышением только на 2.3%. Это оказалось связано с совпадениями или различиями в экотопах ПЛСУ и агрофона испытаний. Материнские деревья на ПЛСУ формировались в условиях кисличниковых типов леса на супесчаных и суглинистых почвах, а испытательные культуры – в сосняках кисличнике на супеси и в брусничнике на песчаной почве и сухость последнего снизила здесь превышение потомства ПЛСУ. Таким образом, при совпадающих и близких типах условий произрастания матерей на ПЛСУ и семей в культурах, потомства ПЛСУ в возрасте 3–18 лет в сравнении с контролем растут лучше на 8.9%; если же потомства оказываются на бедных и сухих песчаных почвах – то только на 2.3%. Совокупное потомство многих сотен семей ПЛСУ растет лучше потомства из семян производственного сбора в среднем на 5,6%.

Это и будет лесоводственный эффект, который следует исключить из оценок ОКС и такое исключение позволяет найти величину *генетического выигрыша* при использовании семян ПЛСУ. Так, при сочетании отбора на ОКС с отбором на семенную продуктивность для 11 матерей на Нижне-Курьинском участке среднее значение ОКС составит 110.5%. Если из превышения ОКС над контролем (10.5%) вычесть лесоводственный эффект (5.6%), то получаем генетический выигрыш, равный 4.9%.

При интенсивности отбора около 2% максимальный сдвиг при отборе теоретически может быть около 20%. В него входит лесоводственный эффект (5.6%) и поэтому генетический выигрыш составит:  $20 - 5.6 = 14.4\%$ .

## 7.2. Рекомендации для рабочих программ лесной селекции

В рабочие программы селекции для плантационного выращивания сосны обыкновенной для какого-либо лесосеменного района могут быть заложены следующие основные идеи, положения и методики отбора.

Начинать следует с отбора популяций и использовать прежде всего плодоносящие объекты ЕГСК – ПЛСУ, ЛСП, архивы клонов, плюсовые насаждения и т.д., а также продуктивные 50-летние естественные древостои и лесные культуры при следующих условиях:

- а) их густота в 10-15 лет не превышала 1,5 тыс. шт./га;
- б) они достигли высокой полноты и запасов древесины;
- в) деревья в них имеют крупные размеры и прямые стволы, преимущественно с сучьями средней толщины (последнее не обязательно в разреженных ценозах, похожих на семенные участки).

Число таких ценопопуляций может быть несколько десятков.

Далее на выбранных объектах нумеруют и отдельно собирают семена с 50 деревьев и более, с обильным плодоношением, исключая особей с высотой менее 0.90 от средней высоты и особенно мелкими шишками.

При первом сборе семян можно сразу начать селекцию на высокую семенную продуктивность будущих материнских деревьев, так как различия между деревьями по выходу семян из шишек могут достигать 10 раз и более. Вначале просто выясняют уровень выхода семян, собирая и извлекая семена всего лишь из 2-4 шишек, что вполне достаточно для достоверного разделения деревьев по среднему числу семян в шишке на 2-3 класса (Рогозин, 1987). После такой процедуры можно отобрать, например, только половину деревьев, причем сразу же можно отбраковать и еще 10% деревьев с особенно мелкими семенами, взвешивая по 20-30 извлеченных из шишек семян, что вполне достаточно для определения средней массы одного семени с точностью опыта  $\pm 3.0\%$ . После этого собирают шишки уже только с отобранных деревьев с высокой семенной продуктивностью для формирования образца семян.

Далее образцы семян, намеченных для испытаний потомства, которых может быть до тысячи и более, запаивают в три слоя полиэтилена и закладывают на длительное (до 15 лет) хранение, а смешанный образец от каждой популяции высевают и испытывают потомство по сокращенной программе, например, в течение 4 лет (2 года в питомнике и 2 года в школе), проводят измерения высот и выявляют 60% происхождений с достоверно лучшим ростом. Сразу после этого извлекают из хранилища образцы семян этих популяций и закладывают испытания потомствами уже отдельных деревьев с измерениями в 4 года, высаживая далее в испытательные культуры (ИК) только 70% лучших семей. От семьи высаживают не менее

60 растений. Эти приемы сокращают в два раза объем работ по закладке ИК и их повторяют далее в испытаниях каждой репродукции.

К этому времени подойдет время сбора второго урожая, который собирают только в половине лучших по потомству популяций. Потомства разных урожаев растут неодинаково и различия могут быть такие же, как в росте на разных агрофонах. Поэтому нужны испытания 3-4 репродукций и урожаи семян собирают с уменьшением деревьев в каждом вследствие проведенных оценок высот предыдущих репродукций в возрасте 4 лет.

После суммирования оценок роста четырех репродукций, причем оценки могут быть как в 4-летнем возрасте, так и в более старшем, получают оценки ОКС, основанные на совокупной выборке примерно из 120-160 растений (по 30-40 растений в каждом из четырех испытаний). Данные опыты могут быть завершены примерно за 15 лет и потомства в них будут испытаны на интенсивность *индивидуального* роста.

Онтогенез хвойных растений можно разделить на два этапа: этап раннего развития в условиях слабого взаимодействия между растениями (до 8–10 лет) и этап развития в условиях сильной конкуренции (от 12–15 лет и старше). Оценки продуктивности потомства в них принципиально разные: на первом этапе это оценка в виде простой суммы биопродукции отдельных растений, тогда как на втором это уже оценка продуктивности их сообщества (древостоя). Из этого разделения онтогенеза на два этапа следуют особенности методики оценки продуктивности потомства: в первом случае оценки возможны по малым выборкам на линейных делянках, а во втором – на прямоугольных делянках в сформировавшихся древостоях.

Соответственно, создаваемые ИК должны быть ориентированы на оценку либо первого, либо второго этапа онтогенеза. Совмещение оценок на первом этапе, скорее всего, не получится – слишком велики объемы работ.

Поэтому перед созданием ИК с целью выращивания *древостоев от каждого потомства*, следует быстро провести первый этап, с оценками роста семей и популяций для этапа *индивидуального* роста. Наши данные подтверждают возможность использования в селекции популяций ранних оценок роста потомства в 4-5 лет, обнаруженных в Белоруссии (Волович, 1983). Кроме того, поведение множества растений (группы семей или потомства всего насаждения) более устойчиво, чем поведение отдельных членов этого множества (отдельных семей) и поэтому потомства ценопопуляций более устойчивы в росте, чем отдельные семьи. Поэтому для предварительного отбора потомства от быстрорастущих местных популяций рекомендуется оценка высот в испытательных культурах уже в 4-летнем возрасте с ее последующим уточнением в старшем возрасте (Рогозин, 2011).

Затраты на такие ступенчатые испытания, с разделением их на два этапа, сокращаются до 8-11 раз (Рогозин, 1983-а, 1990). Их обоснование дано здесь в кратком изложении в разделе 2.3 (с. 63-70).



### 7.3. Уроки истории лесной селекции

Инновация разработок лесной селекции в семеноводство в последние десятилетия по существу прекратилась. Поэтому сейчас нужен анализ ее истории, современная картина событий и вероятное развитие далее. Нужна, как сейчас говорят, дорожная карта проекта с названием «Лесное семеноводство и развитие центров лесной селекции в России».

Развитие лесной селекции в России до 1990-х гг. осуществлялось в русле Основных положений генеральной схемы развития лесного семеноводства основных лесообразующих пород в СССР на селекционной основе, принятой Гослесхозом в 1980 г. (далее – Генеральная схема), рассчитанной на 10 лет. После ее реализации планировалось создать сеть испытательных культур по государственной программе (такой программы нет до сих пор) и создавать ЛСП уже повышенной генетической ценности проверенным по потомству материалом.

После 1990-х наступили провальные 20 лет и ныне до 2020 г. развитие семеноводства обозначено в статье А.Е.Проказина «ЕГСК... в начале пути» (Лесная Россия, 2008. №1). На год, указанный в статье, в России имелось свыше 23 тыс. га аттестованных ЛСП и ПЛСУ, и если их площадь одного объекта принять в среднем около 10 га, то их число составит не менее 2 тысяч, т.е. в каждом субъекте РФ будет по 10-40 таких объектов. С них можно получать урожай улучшенных семян. Но их можно рассматривать и как новые объекты в селекции (новый исходный материал в селекции ценопопуляций): во-первых, их можно рассматривать как генофонд, который может быть как ценным, так и заурядным, и выяснить это можно только в испытательных культурах ценопопуляций (ИКЦП); во-вторых, в них можно находить (отбирать) урожайные деревья и начинать селекцию с ними, осуществляя индивидуальный отбор по потомству и закладывая испытательные культуры материнских деревьев (ИКМД). В определенном смысле это будет альтернативой рутинным работам по выделению новых или испытанию старых плюсовых деревьев.

Создание именно таких объектов (испытательных культур) должно быть приоритетом в работе у будущих лесных селекционных центров, которые запланированы по субъектам России. ИКЦП включают потомства ЛСП, их блоков и отдельных ПЛСУ, т. е. десятков-другой вариантов опыта, однако ИКМД включает уже сотни вариантов и нужна оптимизация старой методики закладки ИК, по которой опыты почти не закладывались из-за ее громоздкости. В последние годы появились разработанные нами (Рогозин, 2011; 2013) новые методические подходы в закладке испытательных культур:

– ранние (в 4-8 лет) оценки быстроты роста происхождений и семей со слабой отбраковкой (40-50%) худших вариантов;

– закладка ступенчатой серии ИК несколькими репродукциями с сокращением вариантов в каждом испытании на указанные 40% ;

– совокупная оценка потомства популяций и деревьев по трем-четырем репродукциям с определением общей комбинационной способности (ОКС) и отбор лучших вариантов для закладки ЛСП-II.

Возникает вопрос, как быть с выделением новых плюсовых деревьев и какие извлечь уроки из прошлого опыта их выделения и, более широко, какие задачи селекции могли бы решать будущие лесные селекционные центры, которые запланировано построить в ряде регионов России до 2020 г. по образцу Беларуси. Здесь важно прежде всего признать как аксиому, что если потомство не всех плюс-деревьев оказывается быстрорастущим, то точно также не во всех ценопопуляциях (плюсовых насаждениях) плюсовая селекция будет эффективна. Проверяется это по коэффициенту наследуемости и его расчеты связаны с дополнительным сбором семян от обычных деревьев в количестве, близком к числу плюс-деревьев, отобранных в этом же насаждении. Это сделали немногие исследователи, и очень часто на малых выборках, которые давали большие статистические ошибки. И как-то так получилось, что для генетиков было сделано «ослабление»: ошибки для наследуемости они не рассчитывали и ее достоверность в расчет не принимали. Однако наследуемость – величина статистическая и на нее распространяются все законы статистики. И если ее считают, например, через удвоение корреляции между высотами матерей и высотами их семей, то и ошибка корреляции никуда не исчезает и также удваивается. Отсюда прямой и безжалостный вывод: если корреляция недостоверна, то и наследуемость недостоверна, из чего неизбежно следует, что аддитивного эффекта не будет и плюсовая селекция бесполезна.

Например, коэффициент наследуемости  $h^2 = 2r = 2 \times 0.10 = 0.20$ . Это наиболее ожидаемое значение для сосны, исходя из имеющихся публикаций, и оно дает генетический сдвиг 3–8%. Интервальная оценка для корреляции  $r = 0.10$  показывает, что для ее достоверности на уровне в 95% необходима выборка из  $n = 392$  семей. Можно понизить достоверность до  $t_{0.10} = 1.66$  и тогда мы получим выборку  $n = 270$ . Как видим, для типичного случая даже пониженная точность опыта требует очень большой выборки, что трудно выполнимо. Однако какой бы спецификой ни отличалась лесная селекция, статистические законы одинаковы везде.

Такие большие объемы выборок никогда не привлекались для расчетов наследуемости в лесной селекции, следовательно, ни для одного плюсового насаждения не была доказана и целесообразность применения в нем

массового отбора. Однако миф 1960-х годов о высокой априорной эффективности плюсовой селекции в *любом насаждении* инициировал исследования, в которых эта идея не подвергалась сомнению, где задачу расчета наследуемости просто не ставили и поэтому ИК закладывали иногда даже без контрольных вариантов.

Между тем в России в последних крупных испытаниях потомства плюсовых деревьев сосны и ели, где такой контроль был, с числом семей в опыте 40 и более в возрасте 7 лет и старше, с общим числом представленных в них семей 1169, по данным семи авторов в 11 опытах, результаты оказались близки к нулю и даже отрицательными по отношению к контролю. При этом достоверно превышали по высоте контроль от 3 до 34% семей сосны и от 4 до 22% семей ели. Эти оценки особенно важны: на их основе делается расчет интенсивности индивидуального отбора плюсовых деревьев для закладки ЛСП-II, который составил в среднем 14–16%. Однако в конкретных популяциях он был многократно больше или меньше этих средних величин. Плюсовые деревья из некоторых популяций вообще не следует использовать, так как их потомство в целом оказывалось по высоте намного хуже контроля (на -12,7%), тогда как потомство из других было очень хорошим (Рогозин, 2012-б).

В отличие от плюсовой селекции в селекции популяций эффект отбора совокупного потомства лучших популяций, по данным многих исследователей (Бамбе, Роне, 1981; Поджарова и др., 1981; Демиденко, Тараканов, 2008; Рогозин, 2011), составил 4,6–16 %, а эффект индивидуального отбора по группе лучших семей от плюсовых деревьев в потомстве лучших популяций – 15-33 %, т. е. индивидуальный отбор оказался результативнее примерно в 2 раза; но они бывали и одинаковы, например у сосны в Сибири (Демиденко, Тараканов, 2008). Иными словами, для неизученных популяций индивидуальный отбор и плюсовая селекция предсказуемых и явных преимуществ не имеет. По-видимому, стремление быстрее получить желательный эффект и переоценка возможностей плюсовой селекции на фоне недостатка информации о наследуемости послужили причиной решений, в которых создание ЛСП на базе непроверенных по потомству плюсовых деревьев было основным звеном в программе лесной селекции в СССР в 1980-е годы (Шутяев, 2011).

Отсюда следует первый исторический урок для лесной селекции в России: нужно обязательно исследовать потомства ценопопуляций во всех лесосеменных районах и выяснять, «работает» ли в них плюсовая селекция и только затем уже выделять плюс-деревья в массовом порядке. Именно по такому пути пошли в 1980-е годы селекционеры стран Балтии и добились успеха. Из этого же урока можно извлечь и неожиданный вывод о том, что

точно также ЛСП и ПЛСУ, вовлекаемые в селекцию, после испытания их потомства, вполне могут оказаться заурядными.

Создание ИК и измерения в них тысяч растений само по себе являются проблемой. Технологические трудности их создания были связаны с методикой (Основные положения методики..., 1982), близкой к методам закладки географических культур, масштабно проведенной в нашей стране в 1973 г. Каждый вариант в ИК по такой методике закладывают на трех прямоугольных делянках с высадкой на них по 100–150 растений, где в 20–40 лет формируется небольшой древостой, и мы получаем запас древесины и другие таксационные показатели. Это можно принять как программу-максимум; именно ее планировали реализовать в 1990-е годы в государственной программе испытательных культур и ее максимализм годится для последних этапов сортовыведения, но он совершенно неприемлем на первом этапе селекции, что и породило свои следствия в виде отказа от создания таких ИК и ориентации усилий на изучение вегетативного потомства на ЛСП.

Это был второй урок (нельзя желать невозможного), и некоторые селекционеры сразу модифицировали эту методику, ограничивая объемы потомства до 60–150 растений и размещая их на линейных делянках. Такая практика была вызвана и необязательностью закладки ИК при выполнении Генеральной схемы, и создание их происходило исключительно по инициативе отдельных исследователей. Позднее для ИК потомствами отдельных деревьев была доказана целесообразность выборок намного меньшего объема (Рогозин, 1995; Туркин, Федорков, 2007) и предложена технология ступенчатых испытаний потомства (Рогозин, 1983). Эта новая технология отличалась тем, что конечный результат в виде группы потомств, превышающих заданный критерий продуктивности получают, объединяя результаты всех опытов, в которых число испытываемых вариантов последовательно сокращают, отбирая в каждый последующий опыт только некоторую лучшую часть потомств; выборку на вариант (измеряемое число растений в семье) в каждом опыте минимизируют до 20–30 растений, увеличивая число вариантов до 600.

Применение новой технологии обосновывалось и тем, что онтогенез у древесных растений делится на два этапа: этап раннего развития в условиях слабого взаимодействия между растениями до 8–10 лет и этап развития в условиях древостоя. Оценки продуктивности для этих этапов принципиально разные: на первом этапе это оценка роста отдельных растений, тогда как на втором это уже оценка роста их древостоев. Из этого следуют и особенности методики: в первом случае оценки

возможны по малым выборкам на линейных делянках, а во втором – на прямоугольных делянках в сформировавшихся древостоях (Рогозин, 2013).

Есть и еще один аргумент, а именно, что множество успешных селекционных программ в зарубежье начинались с испытаний на основе малых выборок, но с большим количеством испытываемых потомств.

По новой технологии на первом этапе испытаний оценку роста потомств можно начинать по их высотам: у ценопопуляций с 4-х лет, у семей сосны с 3–6 лет, у семей ели с 8 лет (Рогозин, 2013). Разумеется, надежность таких оценок не может быть высокой и составляет 60-70%, однако она позволяет уже в школах отбраковывать до 40% медленнорастущих потомств и не высаживать их в ИК. Такие ранние оценки и сама программа ступенчатых испытаний делают ее вполне реализуемой с затратами, в 8-11 раз меньшими (Рогозин, 1983-б), чем по старой методике.

Однако на втором этапе испытаний, при развитии вариантов опыта в условиях древостоя, для оценки роста потомств нужна их проверка на тип роста в онтогенезе. Решение этой проблемы наиболее сложное и лежит в парадигмах и общих концепциях лесоведения. Некоторые из них были приняты селекцией без критики. Например, давно известны разные типы роста деревьев и древостоев. Селекционеры, принимая их как данность, опирались на таксаторов, которые пытались их использовать при разработке таблиц хода роста (ТХР). Однако причины их появления выяснены не были, так как таксацию интересовала оценка ресурсов леса здесь и сейчас и в очень малой степени прогноз их развития. Подтверждением служит сворачивание дискуссии о типах роста в 1970-е годы и разработка ТХР по бонитетам, т.е. по искусственным шкалам, не отражающим естественный ход роста.

Причины типов роста древостоев были вскрыты еще в 1979 г. Г.С.Разиным, однако они касались напрямую только таксаторов, которые в те годы считали этот вопрос уже решенным и не приняли типы роста в расчет при составлении региональных ТХР, в которых тогда была большая нужда. Именно в те годы были обнаружены важные закономерности в развитии древостоев, объясняющие типы роста различиями в начальной густоте. Однако они были проигнорированы и не повлияли на уже укоренившиеся тогда гипотетические представления о том, что типы роста – явление редкое и связано со структурой (двучленностью) почвы, генетическими особенностями насаждений и т.д. (Багинский, 2011). В селекции типы роста учитывали как «неизбежное зло» и срок оценки потомств отодвигали к возрасту спелости. Но сами-то селекционеры представление о них получили от таксаторов, причем без выявленных причин их появления, и сразу попытались обосновать их с генетических позиций, не рассматривая причины ценотические.

Это третий и наиболее сложный урок для лесной селекции (нельзя верить другим наукам, если они *не ориентированы* на поиск в нужном направлении), и суть его в следующем.

Начальная и текущая густота древостоев и связанная с ней конкуренция в решающей степени влияют на образование типов их развития, а также на рост потомства. Густота микроценоза вблизи материнских деревьев ели влияет на их потомство прямо и опосредованно. Так, при прямом понижении густоты вблизи плюсов-деревьев высота их потомства в ИК плантационного типа сразу увеличивалась на 4.6%. Опосредованное влияние выражалось через сбеги ствола у плюсового дерева: при его близких к средним значениям (1.2–1.3 см/м), отражающем некоторое оптимальное конкурентное давление соседей в течение жизни дерева, в их потомствах доля лучших семей была увеличена в 1.5–2.4 раза, причем она резко сокращалась как при малом, так и при большом сбеге ствола. Но особенно убедительным оказался рост потомства от густых и редких ценопопуляций: увеличение густоты материнских культур увеличивало высоту их потомства в густых, но снижало – в редких культурах, с различиями до 13–19%. Поэтому можно полагать, что потомства наследуют что-то вроде «памяти о конкуренции» их родителей и развиваются в соответствии с программой, которую реализовывали и запомнили их родители (Рогозин, 2013).

Для географических культур, как системы селекции, в связи с обнаруженными законами развития древостоев (Рогозин, Разин, 2012-а), наиболее вероятен, по-видимому, следующий сценарий развития событий. Можно полагать, что достижение ими высокой полноты на уровне 1.0–1.2 неизбежно приведет к деградации их продуктивности и замене лидеров менее продуктивными климатипами, ранее показывавшими худший рост и меньшую полноту. Такой результат вполне ожидаем, и ожидание его связано в том числе и с тем, что неизвестны публикации, фиксирующие состояние старых географических культур в возрасте старше 50 лет. Это вполне может быть связано с катастрофическими последствиями и деградацией их роста, вызванными высокой сохранностью и полнотой лучших происхождений в этом возрасте и старше.

На основе последней серии географических культур 1973 г. с измерениями в 30-40 лет будет разработано новое лесосеменное районирование. Скорее всего, измерения этих культур больше проводить не будут, а если будут, то регистрация результатов уже через 10 лет наверняка зафиксирует смену лидеров, что потребует пересмотра районирования снова. Положение усугубляется густотой их посадки (2,0x0,75 м), что намного больше, чем при выращивании плантационных культур с редким размещением растений (3,5x1,5 м), т. е. климатипы в географических

культурах проходят испытания не столько на продуктивность, сколько на высокую конкурентную толерантность, причем уже с 15-летнего возраста, которая в плантационных культурах востребована не будет.

В дополнение к вопросу о типах роста в последние годы мы провели исследования по проверке открытых И.С.Марченко (1995) постоянных величин в развитии древостоев. В еловых древостоях мы обнаружили такую постоянную величину (константу), которой оказался суммарный объем крон, наблюдаемый в моделях роста с малой начальной густотой (1.0–1.3 тыс. шт./га), неизменный с 45 и до 120 лет. При этом неожиданно оказалось, что динамика производительности крон в моделях с большой стартовой густотой до 40 лет оказывается ниже, а после 40 лет – выше, чем в редких моделях. Для объяснения этих феноменов необходимо вскрыть физиологические, эпигенетические и энергетические причины этих явлений, которые уже не могут быть объяснены с позиций конкурентных взаимодействий.

Отсюда неизбежно следует, что лесные науки еще только подбираются к пониманию механизмов развития дендроценозов, и для второго этапа испытаний потомства многие вопросы не решены. Развитие естественных лесов обычно связывают с жестким отбором и сильной конкуренцией. Однако при плантационном выращивании леса возникает вопрос выбора посадочного материала с совершенно особенными технологическими свойствами в онтогенезе, а именно, с более успешным ростом в условиях слабой конкуренции. Т. е. современная селекция хвойных не увязывается с их естественной эволюцией, и третий урок все еще не выучен. Помочь в этом смогут только исследования и испытания потомства от ценопопуляций-аналогов, сходных по истории развития с плантационными культурами.

В селекции популяций могут быть приоритеты, например, выделение их границ, что не вызывает сомнений, а ее преимущества и более широкие адаптационные возможности в сравнении с плюсовой селекцией неоспоримы. Сейчас стала известна их сложная структура, включающая правые и левые изопопуляции, отличающиеся конкурентными, эдафическими и световыми предпочтениями. Левые формы предпочитают прямой солнечный свет и сухие условия, а правые лучше растут в условиях конкуренции и во влажных типах леса (Голиков, 2011). Поэтому в селекции популяций надо изучать потомства самых разнообразных ценопопуляций: разных типов леса, типов структуры, типов развития и обязательно в зависимости от их стартовой густоты. По результатам испытаний всегда можно отобрать лучшие популяции, не дожидаясь определения их границ.

Из проведенного анализа следует, что для исключения случайного попадания на непродуктивные потомства нужны испытания потомства ценопопуляций в пределах лесосеменных районов непременно *до начала*

выделения в них материнских деревьев, что предупредит получение нейтральных и отрицательных результатов. Причем лучшие происхождения, после оценки их потомства в 4-5 лет, можно сразу же использовать, просто заготавливая в них семена, а также создавая ЛСП материалом из них. Это будет стратегически правильный выбор направления работ и одновременно быстрая инновация результатов селекции в семеноводство хвойных с быстро окупаемыми затратами. Важно просто начать эти работы.

Сложившаяся сейчас ситуация не дает единого рецепта для лечения лесного семеноводства. Раньше управление на основе плюсовой селекции было простым: отбираем плюс-деревья, закладываем ЛСП, получаем улучшенные семена. Были разработаны инструкции, методики и типовые проекты. Но как только мы начинаем регистрировать результаты изучения потомства, то сразу получаем множество проблем, связанных с получением новых знаний, которые разрушают планирование, проектирование и отчетность. При сложившихся подходах проектирования объектов ЕГСК и их выполнения по типовым проектам следование им, безусловно, приводит к закладке объектов, но не гарантирует достижение целей их создания. Самый простой пример – закладка ИК с некоторым отступлением от методики, например, без контрольных вариантов, доля которых около 10%. Эти варианты увеличивают объем работ и негативно воспринимаются исполнителем, если он отчитывается только за их закладку, но даже и не думает их исследовать, а тем более выводить какой-либо сорт. В итоге есть ущербный объект, не отвечающий на самый важный вопрос – есть ли эффект от потомства плюс-деревьев (или от другого метода, выбранного в качестве казалось бы бесспорно лучшего).

Любая новая идея, технология, новые подходы и методики, какими бы они не казались убедительными в теории, нуждаются в проверке на практических моделях (верификации) – будь то плюсовая селекция или новейшие технологии анализа ДНК, размножение меристем и т. д. При этом лесная селекция имеет ярко выраженный региональный аспект и проверка «дорожных карт» новых проектов должна быть в регионах. Это ставит определенные барьеры в управлении семеноводством по единому плану по типовым образцам. Необходимо сопровождение и оперативные корректировки программ селекции научными учреждениями на местах.

Почти за полвека управления лесным семеноводством сложилось потрясающее положение, когда за отчетами и программами личность селекционера как бы и не существует! Однако успехи в селекции обеспечивают усилия именно отдельных ученых. Нужна долгосрочность целей, а «лоты» и «конкурсы» разрушают ориентиры целеполагания.



Одним из новых направлений работ в лесной селекции и генетике является генетическая паспортизация плюсовых деревьев и клонов на ЛСП. Она должна следовать после оценки потомства в испытательных культурах, но никак не раньше нее. Если она будет опережать их закладку (что уже делается), то ее результаты будут бесполезны для семеноводства. Для испытательных культур вполне может повториться история 1980-х гг., когда их закладка была не обязательна. Похожая ситуация складывается и с генетической паспортизацией объектов ЕГСК, которая без сведений о качестве потомства бесполезна. Более того, без создания ИК закладка других объектов ЕГСК приводит к экстенсивному, то есть сразу отсталому, типу развития лесной селекции.

В заключении отметим, что выведение новых сортов растений с учетом влияющих на селективируемый признак лимитирующих факторов среды (лим-факторов, по Драгавцеву, 2012) используется с 1980-х годов в системе селекции на основе «модели эколого-генетической организации количественных признаков» (МЭГОКП). Эта модель построена на парадигме смены набора генов, детерминирующих признак, при смене лим-фактора внешней среды. Новая парадигма отрицает применимость парадигмы Г.Менделя и парадигмы биометрической генетики для описания количественных свойств растений (Драгавцев, 2012).

В наших исследованиях таким лим-фактором является плотность ценопопуляций. По материалам испытания почти 1.9 тыс. семей сосны обыкновенной и ели гибридной можно обозначить приводящее к успеху в лесной селекции простое и строгое правило – ***условия развития материнских и дочерних древостоев должны совпадать буквально***, вплоть до типа леса, почвы и динамики параметров густоты в течение жизни. Сейчас типы условий местопрорастания учитывают, но по истории густоты в материнских ценопопуляциях внимания не уделяют; в результате потомства попадают в иные ценозы и растут хуже, чем ожидалось. Стресс густоты, столь привычный в естественных ценозах, в плантационном выращивании в молодом возрасте отсутствует и появляется только к возрасту рубки. Следовательно, совершенно иным должен быть и подбор материнских (плюсовых) насаждений, лесных генетических резерватов и другого исходного материала в селекции для плантационного выращивания лесов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Авров Ф.Д. Генетическая устойчивость лесов//Лесное хозяйство, 2001. №3. С. 46-47.
2. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. - 328 с.
3. Алтухов Ю.П., Крутовский КВ., Духарев В.А., Ларионова А. Я., Политов Д.В., Рябоконт С.М. Биохимическая генетика популяций древесных растений // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: Матер. междунар. симпоз. 25-30 сентября 1989, Воронеж. М., 1989. С. 16-24.
4. Альбенский А.В.Селекция древесных пород и семеноводство. -М.-Л.:Гослесбумиздат,1959.-254с.
5. Антанайтис В.В., Загреев В.В. Прирост леса. М.: Лесная пром-сть, 1981. – 200 с.
6. Бабич Н.А. Лесовосстановление на Европейском Севере (обобщение столетнего лесокультурного опыта) Автореф. дисс....д. с.-х. наук. С-Петербург, 1993. 33 с.
7. Багинский В.Ф. Ход роста древостоев и его отражение в таблицах и математических моделях// Лесное хозяйство, 2011. № 2. С. 40-42.
8. Бакшаева В.И. Явление диссимметрии морфологических признаков вегетативных и генеративных органов сосны и ели в Карелии // Лесоведение. 1971. № 6. С. 55-61.
9. Балабушка, В.К. Отбор плюсовых деревьев сосны обыкновенной в условиях Киевского Полесья//Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Ч.1. Тез. докл. – Петрозаводск, 1983. С. 27-29.
10. Бамбе В.Т., Роне В.М. Рост потомства семенных плантаций сосны обыкновенной в Латвийской ССР// Разработка основ систем селекции древесных пород.Тезисы докладов совещания (Рига, 22-25 сентября 1981 г.). Ч. 1. Рига, 1981. Том 1. С. 60-64.
11. Барнишкис Э. Конкурентоспособность сеянцев сосны разной величины, возраста и технологии выращивания // Пути ускорения научно-техн. прогресса в лесном х-ве. Т.2: Тез. докл. науч. - практ. совещ. Прибалтийских республик и Белоруссии, ЛитНИИЛХ, 26-27 июня 1986г. Каунас, 1986. С. 27-29.
12. Бауманис И.И. Селекция сосны обыкновенной в Латвийской ССР на повышение быстроты роста и смолопродуктивности: Автореф.дис. ... канд.с.-х.наук. Рига, 1977. - 21 с.
13. Бауманис Н.И., Паэгле М.Г., Роне В.М. Изменчивость признаков сосны обыкновенной и методика оценки потомств // Генетические исслед. древесных в Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1975. С. 25-33.
14. Белобородов В.М.К вопросу о репродуктивной способности краснопыльничковой формы сосны обыкновенной//Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород// Сб.науч.трудов ЦНИИЛГиС. Воронеж, 1978. Вып.5. С. 39-41.

15. Белобородов В.М. Методика определения урожая семян на лесосеменных участках и плантациях // Лесоведение. - 1989. - № 6. С. 9-15.
16. Белоус В.И., Кравченко В.А. Перспективы развития семеноводства лесных пород // Совершенствование лесного семеноводства: тезисы докл. республ. семинара. Харьков, УкрНПО «Лес», 1989. С. 16-17.
17. Белоконь Ю.С., Белоконь М.М., Голиков А.М., Политов Д.В. Сравнительный анализ генетической структуры сосняков Псковской области. Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития // Матер. III съезда ВоГис. Т. II (6-12 июля 2004 г., Москва). М. 2004. С. 192.
18. Биргелис Я.Я., Рашаль И.Д. Комбинационная способность признаков продуктивности потомства сосны обыкновенной // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве: Тезисы докл. Всесоюзного научно-технич. совещания (22-23 сентября 1988 г.). М., 1988. С. 17-18
19. Битков Л.М. Устойчивость доминирующих деревьев ели европейской к корневой губке после проходных рубок // Лесн. х-во, 2008. № 5. С. 23-24.
20. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. - 187 с.
21. Бобров Е.Г. Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова // Ботан. журн. 1972. Т. 57. № 8. С. 865-879.
22. Большакова Н. В. Влияние густоты и размещения посадочных мест на рост ели при выращивании культур по интенсивным технологиям. Автореф. дисс. к.с.-х.н. С. Пб., 2007. – 24 с.
23. Бондаренко А.С. Дифференциация генотипов сосны обыкновенной по скорости роста и интенсивности семеношения в условиях лесосеменных плантаций северо-запада России. Дисс. к.с.-х.н. С. Пб., 2001. – 175 с.
24. Бондаренко А.С., Жигунов А.В. Приоритетные направления лесного селекционного семеноводства в условиях Северо-Запада России. // Труды СПбНИИЛХ. СПб. 2004. Вып. 2(12). С. 109-117.
25. Бреусова А.И. Изменчивость и наследуемость количественных и качественных признаков в потомстве плюсовых деревьев // Селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. - Алма-Ата, 1988. - С. 3-16.
26. Булыгин Н.Е. Дендрология. Л.: Агропромиздат, 1991. - 352 с.
27. Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука. Сиб. Отд., 1985. 94 с.
28. Бузыкин А.И., Охонин В.А., Секретенко О.П. и др. Анализ пространственной структуры разновозрастных древостоев // Структурно-функциональные взаимосвязи и продуктивность фитоценозов. Красноярск, 1983. С. 5-12.
29. Бузыкин А.И., Хлебопрос Р.Г. Формирование и смена поколений хвойных // Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. Новосибирск: Наука, 1981. С. 3-13.
30. Василевская, Л.С. Селекционно-генетическая оценка насаждений и деревьев главных лесообразующих пород // Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов. Ч. 1.: Тез. докл. и сообщ. на Всесоюз. науч.- техн. совещ. 1-5 сентября 1980, Ленинград. М., 1980. С. 97-100

31. Вересин М.М. Лесное семеноводство. М.-Л.:Гослесбумизд.,1963.-158 с.
32. Волович П.И. Возрастная изменчивость и оценка роста ели инорайонного происхождения//Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докл. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 2. С. 63-64.
33. Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. - 1931. Т. 26, вып. 3. - С. 109-134.
34. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. М., 1969. 167 с.
35. Верт А.Е., Гиргидов Д.Я., Мойко М.Ф., Стратонович А.И. О влиянии направления рядов на рост культур ели // Восстановление и защита леса на площадях избыточного увлажнения. Сборник научных трудов. Вып. 21. Л.:ЛенНИИЛХ, 1974. С. 26-33.
36. Верхунов П.М., Черных В.Л. Таксация леса. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. - 395 с.
37. Видякин А.И. Индексная оценка признаков популяционной структуры сосны обыкновенной // Лесоведение. – 1991. - № 1. – С. 57-62.
38. Видякин А.И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части России // Экология. - 1995. - № 5. – С. 356-362.
39. Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной – основа генетико-селекционного улучшения вида // Генетико-селекционные основы улучшения лесов. Воронеж: НИИЛГиС, 1999. С. 6-21.
40. Видякин А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология, 2001. № 3. С. 197-202.
41. Видякин А.И. Выделение фенотипов окраски семян сосны обыкновенной //Лесоведение, 2003. №2. С. 69-73.
42. Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке Европейской части России. Дисс. ... д. б. наук. Киров, 2004. - 371 с.
43. Видякин А.И., Глотов Н.В. Изменчивость количества семядолей у сосны обыкновенной на востоке европейской части России // Экология. - 1999. - № 3. – С. 170-176.
44. Видякин А.И. Эффективность плюсовой селекции древесных растений // Хвойные бореальной зоны, 2010, № 1-2. С. 18-24.
45. Войчаль П.И.Физические свойства семян сосны и ели и их значение для сортирования: Автореф. дис. канд. с.-х. наук. М., 1953.-20 с.
46. Волович П.И. Возрастная изменчивость и оценка роста ели инорайонного происхождения//Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докл. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 2. С. 63-64.
47. Ворончихин Н.З., Булгаков А.А., Дерюжкин Н.А. Состав терпентинных масел сосны обыкновенной в разных типах леса // Растительные ресурсы. 1979.- Т. 15, вып .2.- С.286-291.
48. Ворончихин Л.И., Видякин А.И., Овечкин С.М. Селекция и семеноводство хвойных в Кировской области и Удмуртской АССР //

Генетика и селекция в лесоводстве: Сб. научн. тр. Воронеж: ЦНИИЛГиС, М., 1991. С. 219-224.

49. Воропанов П.В. Ельники севера.- Л.: Гослесбумиздат, 1950. 180 с.

50. Высоцкий А.А. Рекомендации по использованию в лесохозяйственном производстве высокосмолопродуктивной формы сосны обыкновенной.- Воронеж, ЦНИИЛГиС, 1983.- 34с.

51. Высоцкий А.А., Акимов Ю.А. Монотерпены терпентинных масел в различных по смолопродуктивности формах сосны обыкновенной //Растительные ресурсы, 1981.- Т. 17. Вып.2. С.239-245.

52. Габрилавичюс Р.Б. Особенности роста потомства ели обыкновенной различных популяций//Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докл. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 2. С. 48-49.

53. Гаврилов Б.И. Лесные плантации быстрого роста//Лесной журнал, 1969. №4.С. 14-16.

54. Гайлис Я. Е. Исследование признаков потомств от свободного и направленного скрещивания сосны обыкновенной в семенной плантации // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород: Сб. текстов докл. совещ. Рига, 1974. С. 61-65.

55. Галицкий В.В., Комаров А.С. О моделировании роста растений. М.: Изд-во АН СССР, 1979. - С. 714-723.

56. Горяев П.П. Волновой геном. М., 1994. – 279 с.

57. Гинзбург Э.Х., Драгавцев В.А. Использование фоновых признаков в разграничении генетической и экологической изменчивости // Генетика, 1970. Т. 6. № 6. С, 154-164.

58. Гиргидов Д.Я. Научные основы и практика создания лесосеменных участков и плантаций сосны в северо-западных областях РСФСР: Автореф... докт. дисс. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1968. - 32 с.

59. Гиргидов Д.Я. Семеноводство сосны на селекционной основе. М.; Лесная пром-ть, 1976.-64с.

60. Гиргидов Д.Я., Гусев С.П. О калибровке семян сосны и ели//Лесное хоз-во, 1976. № 3. С. 47-50.

61. Гиряев Д.М. Создание постоянной лесосеменной базы на селекционной основе в РСФСР//Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докл. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 1. С. 7-8.

62. Глотов Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология, 1983. № 1. С. 3-10.

63. Голиков А.М. Отчет по селекционной оценке объектов ЕГСК в Псковской области по Госконтракту МГ-06-06/55к. Великий Новгород: Центр защиты леса Новгородской области, 2006. – 68 с.

64. Голиков А.М. Теоретическое и прикладное значение эколого-диссимметричного подхода в исследовании формовой и генетической структуры популяций видов хвойных // Наука о лесе XXI века. Материалы

междун. науч.-практ. конф., посвященной 80-летию Ин-та леса НАН Беларуси. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси. 2010. С.157-160.

65. Голиков А.М. Диссимметрическая и генетическая дифференциация плюсовых деревьев сосны обыкновенной в разных типах леса // Лесоведение, 2011. №3. С. 63-72.

66. Голиков А.М., Бурый Н.Л. Влияние густоты посадки на рост и конкурентные отношения энантиоморф сосны и ели в 28-летних плантационных культурах // Тезисы докл. конф. по рациональному природопользованию и перспективы устойчивого развития лесного сектора экономики. Великий Новгород, 2008. С. 78-81.

67. Голиков А.М., Жигунов А.В. Использование эколого-диссимметрического подхода в селекционной практике генетического улучшения хвойных лесов: методические рекомендации. С-Пб.: СПНИИЛХ, 2011. – 50 с.

68. Гольданский В.И., Кузьмин В.В., Морозов Л.Л. Нарушение зеркальной симметрии и возникновение жизни // Наука и человечество. М.: Знание. 1986. С.139-151.

69. Голубовский М.Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. С-Пб: Борей Арт, 2000. 262 с.

70. Гончареко Г.Г., Силин А.Е., Падутов А.Е. и др. Генетические ресурсы сосен, елей и пихт бывшего Советского Союза: анализ состояния генофондов, филогенетических взаимоотношений и организации генома // Программы сохранения и постоянного воспроизводства лесных генетических ресурсов в новых независимых государствах бывшего СССР. - Зволлен-Рим: Арбора Паблишере, 1998. С. 89-106.

71. Горшков А.К. Сортирование семян сосны по цвету и устойчивость всходов к инфекционному полеганию // Лесоэксплуатация и лесное хоз-во, 1966. № 2. С. 24-25.

72. Горячев В.М. Влияние пространственного размещения деревьев в сообществе на формирование годичного слоя древесины хвойных в южнотаежных лесах Урала // Экология. 1999. №1. С. 9-19.

73. ГОСТ 16128-70. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. М.: Изд-во стандартов, 1970. 8 с.

74. ГОСТ 13056.6-75. Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести. М., 1975.

75. Гриффитс Дж. Научные методы исследования осадочных пород. Пер. с англ. - М.: Мир, 1971. - 230 с.

76. Гуляев Ю.В., Годик Э.Э. Физические поля биологических объектов // Кибернетика живого: Биология и информация. М.: Наука, 1984. С. 111-117.

77. Гурвич А.Г. Принципы аналитической биологии и теории клеточных полей. М.: Наука, 1991.

78. Давидов М.В. Бонитет как единица таксационной классификации насаждений // Лесной журнал, 1968. № 4. С. 26-28.

79. Давидов М.В. К вопросу об установлении типов роста древостоев в природе // Лесной журнал, 1977. № 6. С.11-16.

80. Данусявичус Ю. Генетическая композиция семян на клоновых плантациях // Охрана и рациональное использование генофонда древесных пород и недревесной растительности леса: Тез. докл. семинара. - Т. 1. - Каунас: ЛитНИИЖ, 1985.- С. 42-46.

81. Данусявичус Ю. Эколого-генетические факторы, определяющие семенные урожаи на лесосеменных плантациях // Пути ускорения научно - технического прогресса в лесном хозяйстве. Т.2: Тез. докл. науч.-практ. совещ. Прибалтийских республик и Белоруссии, ЛитНИИЛХ, 26-27 июня 1986г.-Каунас, 1986. - С. 43-45.

82. Данусявичус Ю., Лаукинейтене Ю., Часнавичус К. Особенности роста потомства клонов//Пути ускорения научно-техн. прогресса в лесном хозяйстве. Т.2: Тез. докл. науч.-практ. совещ. Прибалтийских республик и Белоруссии 26-27 июня 1986 г. Каунас, 1986. С. 47-50.

83. Дашкевич М.Д.Влияние величины шишек сосны обыкновенной на выход семян, их качество и рост сеянцев в питомнике//Лесной.журн.-1961. - № 3.-С.159-161.

84. Демиденко В.П., Тараканов В.В. Сравнительная оценка интенсивности роста 20-летних потомств плюсовых деревьев сосны в Новосибирской области //Лесное хоз-во, 2008. № 5. С. 36-37.

85. Дворецкий М. Л. О степени устойчивости средних деревьев древостоя с возрастом // Лесной журнал, 1966, №5.

86. Джонсон Н., Лион Ф. Статистика и планирование эксперимента в технике и науке: Методы планирования эксперимента. Пер. с англ. – М.: Мир, 1981. – 520 с.

87. Дишлер В.Я., Рашаль И.Д. Определение коэффициента наследуемости количественных признаков гороха без смены поколений // Генетика, 1973. Т. 9. № 6.-С. 28-32.

88. Долголиков В.И. Примеры генетической обусловленности характера семеношения прививок сосны и ели // Половая репродукция хвойных: Тез. докл. Новосибирск, 1973. С. 55-57.

89. Долголиков В. И. О ранней диагностике быстрого роста в высоту у сосны и ели по прямому признаку // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород: Сб. тез. докл. совещ. - Рига, 1974. - С. 45-48.

90. Долголиков В.И., Осьмина Р.Ф. Потомство сосны из семян различной окраски //Восстановление леса на северо-западе РСФСР. М.: Лесная пром-сть, 1978. С. 191-199.

91. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки исследований). -М.:Агропромиздат,1985.-351с.

92. Драгавцев В.А.Методы анализа внутривидовой изменчивости в лесных популяциях и прогноза эффективности аналитической лесной селекции // Докл. ученых-участников Междунар. симпоз. по селекции,генетике и лесн. семеноводству хвойных пород (г.Новосибирск,19-25 июня,1972).- Пушкино.1972.С.60-70.

93. Драгавцев В.А. Методы оценки генотипической, генетической и экологической корреляции количественных признаков // Генетический анализ количественных и качественных признаков с помощью математико-статистических методов. М.: Наука, 1973. С. 45-47.

94. Драгавцев В. А. Метод эколого-генетического анализа линейного прироста у моноподиальных древесных растений, не имеющих интеркалярных меристем // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород: Сб. тез. докл. совещ. Рига, 1974. С. 49-52.

95. Драгавцев В. А. Современные системы селекции растений // Разработка основ систем селекции древесных пород: Тез. докл. совещ., Рига, 22-25 сент. 1981г.Ч. 1.Рига, 1981. С. 70-73.

96. Драгавцев В.А. Алгоритмы эколого-генетической инвентаризации генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных растений по урожайности, устойчивости и качеству. Методические рекомендации (новые подходы). СПб: ВИР им. Н.И.Вавилова, 1994.- 51 с.

97. Драгавцев В.А. Уроки эволюции генетики растений//Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера», 2012, т. 4, № 3. С. 251-262.

98. Драгавцев В. А., Дьяков А. Б. Проблема идентификации генотипов по фенотипам по количественным признакам в растительных популяциях // Генетика. - Т. XVIII.- 1982.- №1- С. 84-89.

99. Драгавцев В.А., Тараканов В.В., Трубина Л.К., Иванова Ю.Ю. Идентификация генетически лучших популяций и генотипов у древесных растений: метод "экологических поправок"//Современное состояние и пути развития популяционной биологии. Материалы X Всероссийского популяционного семинара. Ижевск, 2008. С.23-25.

100. Драгавцев В.А., Утемишева Н.В. К проблеме онтогенетической изменчивости генетико-статистических параметров в растительных популяциях. Сообщение 1. Теория вопроса // Генетика.-1975,- Т. 11, N 11.-С. 715-723.

101. Дрейманис А. А. Распространение пыльцы сосны обыкновенной и семеношение на некоторых плантациях Латвийской ССР: Автореф. дис. канд. с.-х. наук. Елгава, 1972. - 24с.

102. Дрейманис А. А. Изменчивость опада женских стробиллов сосны обыкновенной // Генетические исследования древесных в Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1975. С. 89-93.

103. Духарев В. А. Изучение временной генетической структуры популяций // Селекция, генетика и семеноводство как основа создания высокопродуктивных лесов: Тез. докл. всесоюз. науч.-техн. совещ., Ленинград, 1-5 сентября 1980.-М.: Колос, 1980.-С.112-115.

104. Дылис Н.В. О самоопылении и разносе пыльцы у лиственницы // Доклады АН СССР. - 1948. - Т. 60. № 4. - С.673-676.

105. Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза / Н.В. Дылис // Комаровские чтения (БИН АН СССР). М.: Наука, 1969. - Вып. 21.-56 с.



106. Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984.- 174 с.
107. Ефимов В.М., Тараканов В.В., Роговцев Р.В. Применение методов многомерной статистики для ранней диагностики лучших по росту популяций сосны в географических культурах/Хвойные бореальной зоны, XXVII, № 1 – 2, 2010. С. 58-62.
108. Ефимов Ю.П. Пути повышения урожая семян на лесосеменных плантациях // Лесное хозяйство, 1978. №2. С. 60-61.
109. Ефимов Ю.П. Рост полусибирского потомства сосны обыкновенной из семян разных репродукций// Разработка основ систем селекции древесных пород. Тезисы докладов совещания (Рига, 22-25 сентября 1981 г.). Ч. 1. Рига, 1981. С.73-77.
110. Ефимов Ю.П. Отбор клонов сосны обыкновенной для создания плантаций второго поколения // Разработка основ систем селекции древесных пород. Тезисы докладов совещания (Рига, 22-25 сентября 1981 г.). Ч. 1. Рига, 1981. С.78-81.
111. Ефимов Ю.П. Семеношение и рост сосны на плантациях вегетативного и семенного происхождения // Лесное хозяйство, 1987. № 12. С. 38-41.
112. Ефимов Ю.П. Оценка эффективности фенотипического отбора сосны на быстроту роста // Сборник научных трудов: Селекция ценных форм древесных пород и их использование для создания целевых насаждений. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1989. С. 59-71.
113. Ефимов Ю.П. Организация элитного семеноводства основных лесобразующих пород в центральной лесостепи РСФСР // Повышение продуктивности, устойчивости и защитной роли лесных экосистем. - Воронеж: Воронежский политехнический институт, 1990. С. 11-16.
114. Ефимов Ю.П. Проблемы повышения эффективности лесосеменных плантаций // Генетика и селекция в лесоводстве. Воронеж: ЦНИИЛГиС. М., 1991. С. 198-213.
115. Ефимов Ю.П. Семенные плантации в лесной селекции и семеноводстве. Автореф. дис. ... д. с.-х. наук. Йошкар-Ола, 1997. 45 с.
116. Ефимов Ю.П. Оценка селекционного эффекта при индивидуальном, семейном и внутрисемейном отборе сосны обыкновенной на быстроту роста // Генетико-селекционные основы улучшения лесов: Сборник научных трудов. Воронеж: НИИЛГиС, 1999. С. 41-49.
117. Ефимов Ю.П. Итоги многолетнего испытания материнских деревьев сосны обыкновенной по семенному потомству // Генетическая оценка исходного материала в лесной селекции: Сб. научн. тр. Воронеж: НИИЛГиС, 2000. С. 33-44.
118. Ефимов Ю.П., Белобородов В.М. Методы повышения урожая семян на лесосеменных участках и плантациях (обзор). М.: ЦБНТИлесхоз, 1977. - 34 с.
119. Ефимов Е.П., Данусявичус Ю.А., Долголиков В.И. Опыт создания лесосеменных плантаций в СССР//Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. М.: ЦНИИЛГиС, 1989. С. 85-92.
120. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. - 271 с.

- 121.Жири́н В.М. Распределение расстояний между деревьями в насаждениях аридной зоны// Совершенствование существующих и разработка новых методов инвентаризации леса// Научн. труды ЛТА №131. Ленинград, 1970. С. 35-39.
- 122.Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука. 1968. 404 с.
- 123.Загреев В.В. Географические закономерности роста и продуктивности древостоев. М.: Лесн. пром-сть, 1978. - 240 с.
- 124.Звиедре А.А., Цинитис О.Я. Лесосеменные плантации сосны обыкновенной//Лесн. хоз-во, 1988. № 11. С.23-25.
- 125.Зейде Б. Б. Подбор древостоев одного естественного ряда // Лесоведение, 1970. №2. С. 34-45.
- 126.Злобин Ю.А. Ценотические популяции растений. Владивосток: Дальневост. науч. центр, 1984. - 52 с.
- 127.Зыков С.П. Разработка методики диагностики засухоустойчивости и продуктивности лиственных древесных растений на основе использования инфракрасного излучения. Автореф. дисс ... к.т.н. Йошкар-Ола, 2003. – 23 с.
- 128.Ивановская С.И. Оценка эффективности плантационного семеноводства по данным молекулярно-генетического анализа //Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири. Материалы 3-го Международного совещания 23-29 августа 2011 г. Красноярск, 2011. С. 56-57
- 129.Изучение имеющихся и создание новых географических культур. – Пушкино: Госкомлес СССР, 1972. – 52 с.
- 130.Ильинцев А.А. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура ели финской *Picea fennica* (Regel) Kom. в Карелии: Автореф. дис. ... канд. с.х. наук. С-Пб., 1998. 25 с.
- 131.Ипатов В.С. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений // Вестник ЛГУ. Серия Биология. 1966. Вып. 3. С. 56-62.
- 132.Ипатов В.С., Тархова Т.Н. Количественный анализ ценологических эффектов в размещении деревьев по территории // Ботанический журнал, 1975. № 9. С.1237-1250.
- 133.Ирошников А.И. Изучение, охрана и рациональное использование генофонда лесов// Биосфера и человек,- М.:Наука, 1975.-С.60-62.
- 134.Ирошников А.И.Развитие селекции лесных древесных пород в СССР// Достижения лесной науки за 50 лет. Красноярск, 1976. С. 232-256.
- 135.Ирошников А.И. Состояние и проблемы сохранения генетического фонда древесных пород в лесах России // Программы сохранения и постоянного воспроизводства лесных генетических ресурсов в Новых Независимых Государствах бывшего СССР: Материалы совещ. 23 - 26 сент. 1996, Беловежа, Беларусь.- Рим, Италия, Междунар. ин-т растит, генетич. ресурсов, 1998.- с.37-41.
- 136.Исаков Ю. Н. Опыт изучения относительного уровня гетерозиготности на примере центрального прироста сосны обыкновенной // Тр. ин-та экологии раст. и жив. Уральск, науч. центра АН СССР. - 1974. - Вып. 90. - С. 126-132.

137. Исаков Ю.Н. Изменчивость деревьев сосны обыкновенной на ПЛСУ по выходу семян при свободном опылении//Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов. Ч.1.: Тез. докл. и сообщ. на Всесоюз. науч.- техн. совещ. 1-5 сентября 1980, Ленинград. – М., 1980. – С. 119-121.

138. Исаков Ю.Н. Использование полиморфизма древесных растений по уровню самофертильности в генетико-селекционных программах (на примере сосны обыкновенной) //Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве:Тезисы докл. Всесоюзного научно-технич. совещания (22-23 сентября 1988 г.). М., 1988. С.25-26.

139. Исаков Ю.Н. Использование нетрадиционных подходов в лесной генетике и селекции//Генетика и селекция в лесоводстве. М.,1991.С.28-41.

140.Исаков Ю.Н. Эколого-генетическая изменчивость и селекция сосны обыкновенной: Автореф. ... докт. биол. наук. - СПб, 1999. - 36 с.

141.Исаков Ю.Н., Авраменко Р.С., Буторина А.К., Иевлев В-В., Кузнецова Н.Ф., Мурая Л.С., Пожидаева И.М., Свинцова В.С., Соустова Н.М., Третьякова И.Н., Тягунова Г.Я. Системы семенного размножения древесных растений и селекция//Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений/ Матер. межд. симпоз. 25-30 сент. 1989г., Воронеж – М., 1989. С. 47-54.

142.Исаков Ю.Н., Петров С.А., Самсонова А-Е., Белякова Е.Ю., Гуров В.Г. К методике анализа внутривидовой изменчивости суммарного содержания монотерпенов у древесных растений//Эфирные масла древесных пород. Всесоюзный семинар. Рига-Красноярск. 1981. С. 154-161.

143.Итоги экспериментальных работ в лесной опытной даче ТСХА за 1862-1962 годы. М.: Минсельхоз СССР, МСХА им. К.А.Тимирязева, 1964. – 562 с.

144.Калинин М.И. Моделирование лесных насаждений. Львов: Высшая школа, 1978. – 206 с.

145.Казначеев В.М., Михайлова Л.П. Сверхслабые излучения в межклеточных взаимодействиях. Новосибирск: Наука, 1981. –178 с.

146.Кайрюкштис Л. В., Юодвалькис А. И. Явление смены характера взаимоотношений между индивидами внутри вида // Лесоведение и лесное хозяйство. Вып II. Минск: Вышэйша школа, 1976. С. 16-24.

147.Карманова И.В. Математические методы роста и продуктивности растений. М.: Наука, 1976. – 223 с.

148.Картель Н.А., Манцевич Е. Д. Генетика в лесоводстве. - Минск: Наука и техника, 1970. – 165 с.

149.Кендалл М. Ранговые корреляции. М.: Статистика, 1975. - 216 с

150.Козловский В.Б., Павлов В.М. Ход роста основных лесообразующих пород СССР (Справочник). М: Лесная промышленность», 1967. – 327с.

151.Ковалев Б.И. Состояние и мониторинг хвойных лесов центральной Сибири и Вятско-Камского региона. 06.00.16 – Экология. Автореф. .... дисс. д. с./х. наук. Брянск, 2002

152.Ковалев Б.И., Феськов В.В. Леса Пармы. Брянск, БГИТА,2002.148 с.

153. Ковалев П.В., Буторина А.К. Основные направления и методы исследований по лесной генетике на современном этапе // Генетич. основы лесн. селекции и семеноводства: Сб. науч. тр. ЦНИИЛГиС. Воронеж, 1982. С. 64-67.
154. Ковалевич А.И. Стратегия развития селекционного семеноводства лесных древесных пород в Беларуси // Проблемы лесоведения и лесоводства: Сб. науч. тр./ИЛ НАН Беларуси.-Гомель, 1997.-Вып.45.-С. 107-112.
155. Ковязин В.Ф. Проблема оценки конкуренции деревьев // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов/Материалы республиканской научно-практ. конф. Йошкар-Ола: Марийское книжное издательство, 1989. С.15-17.
156. Комин Г.Е. Изменение рангов деревьев по диаметру в древостое // Труды ин-та экологии растений и животных: Свердловск, 1970, вып. 67. С. 18-26.
157. Комин Г.Е. Влияние климатических и фитоценологических факторов на прирост деревьев в древостоях // Экология. 1973. №1. С. 74-83.
158. Коновалов Н.А., Пугач Е.А. Основы лесной селекции и сортового семеноводства.-Изд. 2-е, перераб. М.: Лесн. пром-сть, 1978. - 176с.
159. Коренев И. А. Продуктивность ели в связи с морфологической изменчивостью вида в подзоне южной тайги. Дисс. .... к.с.х. наук, Кострома, 2008. - 125 с.
160. Корецкий Г.С. Оценка наследственных признаков плюсовых деревьев по генеративному потомству в испытательных культурах // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве: Тезисы докл. Всесоюзного научно-технич. совещания (22-23 сентября 1988 г.). М., 1988. С.28-29.
161. Коржинский С.И. Флора Востока Европейской России в её систематическом и географическом отношении // Изв. Томского ун-та. 1892. Т. 1. 227 с.
162. Котов М.М., Котова Л.И., Лебедева Э.П., Шведов Е.И., Вяткин А.М. Типы деревьев сосны по росту в высоту и их значение в семеноводстве // Лесной журнал, 1977. № 6. С. 23-27.
163. Котов, М.М. Организация лесосеменной базы. М.: Лесная промышленность, 1982. - 136с.
164. Котов М.М. Генетика и селекция. Часть 2.: Учебник для вузов.-Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. - 108с
165. Котов М.М., Вяткин А.М. Повышение урожайности сосны на ПЛСУ // Лесное хоз-во, 1983. №2. С. 30-33.
166. Кофман Г.Б. Рост и форма деревьев. Новосибирск: Наука, 1986. - 210 с.
167. Кофман Г.Б., Гуревич М.Ю. Предельные и оптимальные состояния древостоев // Сибирский экологический журнал, 2001, №5. С.623-629.
168. Кофман Г.Б., Кузьмичев В.В. Подobie в процессе роста и изреживания древостоев // Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. Новосибирск: Наука, 1981. С. 125-151
169. Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение 1.

Механизмы генного контроля изоферментных систем// Генетика, 1987. Т. 23, № 12. С. 2216-2228.

170. Кравченко Г. Л. Этапы онтогенеза сосны обыкновенной // Лесоведение, 1971. № 6. С. 16-20.

171. Кублик В.А. Селекционно-генетические основы создания постоянной лесосеменной базы сосны обыкновенной в Ульяновской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: Йошкар-Ола, 1998. – 24с.

172. Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р. Отбор перспективных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах в Красноярском Приангарье//Хвойные бореальной зоны, XXVII, № 1 – 2, 2010. С. 115-117.

173. Кузьмичев В.В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. – 158 с.

174. Куиндзиньш А. В. и др. Лесная селекция. М.: Лесная промышленность, 1972. 212 с.

175. Куншуаков В.Х. Перегруппировка деревьев по высоте в сосновых молодняках// Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. Алма-Ата, 1983, № 10. С 28-32.

176. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1973. – 352с.

177. Лебков В.Ф. Метод составления таблиц хода роста и определения оптимальной густоты насаждений//Лесное хозяйство, 1965. № 2. С. 19-23.

178. Лебков В. Ф. Типы строения древостоев // Лесоведение, 1989. № 4. С. 12-20.

179. Левонтин Р. Генетические основы эволюции: Пер. с англ. - М.: Мир, 1978. – 352 с.

180. Лесков Н.Д. Особенности таксационной характеристики и структуры биогрупп в типе леса бор-брусничник //Труды по лесн. хоз-ву Уральского лесотехн. ин-та. Свердловск, 1956. С. 56-60.

181. Лесная энциклопедия. М., 1986. Т.2. – 890 с.

182. Лесной кодекс Российской Федерации. ФЗ №200 от 4 декабря 2006 г. М.: 2006. – 63 с.

183. Лесной план Пермского края на 2008-2017 годы. МПР Пермского края, Пермь. 2008. – 432 с.

184. Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород в СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 368с.

185. Логвинов И.В. О некоторых особенностях в строении и росте смешанных сосново-еловых насаждений типа леса сосняк-черничник Ленинградской области// Техническая информация по результатам научно-исследовательских работ ЛТА. Л., 1955. С. 65-71.

186. Любавская А.Я. Лесная селекция и генетика: Учебник для вузов. - М.: Лесн. пром-сть, 1982. - 228с.

187. Любич Е.С., Собинов А.М. Семенная продуктивность прививочных плантаций и лесосеменных участков сосны обыкновенной// Лесоразведение и лесомелиорация. М.: ЦБНТИлесхоз, 1983. №. 10. С.1-16.

188. Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1976. – 157 с.

- 189.Малыхин В.Л. Индивидуальная и биогрупповая изменчивость сосны обыкновенной в условиях южной тайги темно-хвойных лесов Среднего Урала: Автореф. канд. дис. Свердловск, 1984. – 24 с.
- 190.Малышев И.И., Щербакова М.А. О моделировании пространственного распределения деревьев в географических культурах ели обыкновенной//Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докладов. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 84-85.
- 191.Мамаев С.А. Закономерности внутривидовой изменчивости семейства Pinaceae на Урале: Автореф. ... докт. биол. наук. – Свердловск, 1970. – 60 с.
- 192.Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений на Урале (на примере сем. Pinaciae). М.: Наука, 1972. – 284 с.
- 193.Мамаев С.А., Семериков Л.Ф. Актуальные проблемы популяционной биологии // Экология. 1981. № 2. С. 5-14.
- 194.Мамаев С.А., Махнев А.К. Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах// Лесоведение, 1996.-№5.-С.3-10.
- 195.Манцевич Е.Д. Влияние раннего и обильного семеношения сосны разного географического происхождения на рост деревьев, качество смян и семян//Лесоведение и лесное хоз-во. Минск, 1975. С. 90-97.
- 196.Манцевич Е.Д., Сероглазова Л.М. Семеношение сосны обыкновенной на гибридно-семенной плантации // Лесоведение и лесное хозяйство. Минск, 1979.-Вып. 14. С. 46-51.
- 197.Марков М.В. Популяционная биология растений: Учебн.- метод, пособие. - Казань: Изд-во Казан, ун-та, 1986. – 108 с.
- 198.Мартынов А.Н. Динамика горизонтальной структуры древостоев ели//Труды С-ПбНИИЛХ. Вып. 21. С-Петербург, 2010. С. 109-113.
- 199.Мартынов А. И. Зависимость биометрических показателей сосны от площади питания // Лесоведение, 1976. № 5.
- 200.Марченко И.С. Биополе лесных экосистем. Брянск: БТИ,1973. – 91 с.
- 201.Марченко И.С. Биополе лесных экосистем. Брянск:БГИТА,1995.–188 с.
- 202.Марченко И.С., Брайко В.Б. Деревья главного пользования// Молодые ученые 40-летию победы и 1000-летию г. Брянска. Брянск, 1985. С. 38-39.
- 203.Марченко И.С., Марченко С.И. Нетрадиционное лесоводство: Авторский курс / Ред. Мурахтанов Е.С. Брянск: БГИТА, 1998. – 419 с.
- 204.Маслаков Е. Л. Об особенностях роста и дифференциации деревьев в молодняках сосны // Восстановление и мелиорация лесов Северо-Запада РСФСР. Л.: ЛенНИИЛХ, 1980. С. 53-61.
- 205.Маслаков Е.Л. Формирование сосновых молодняков. М.: Лесная промышленность, 1984. – 168 с.
- 206.Маслаков Е. Л. Генезис и динамика социальных структур сосны в фазе индивидуального роста // Таёжные леса на пороге XXI века (Тр. СПб НИИЛХ). СПб., 1999.С. 42-51.
- 207.Маслаков С.Е., Жигунов А.В. Дифференциация популяции сосны обыкновенной по хемотипическим признакам на Северо-Западе Российской Федерации // Науч.труды СПбНИИЛХ. 2004. Вып. 2(12). С. 146-163.

208. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. - М.: Мир, 1974. - 460 с.
209. Мелехов И.С. Проблемы современного лесоводства. М.: Лесн. пром-сть, 1969. - 126 с.
210. Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1980. - 406 с.
211. Мерзленко М.Д. Производительность культур ели в зоне смешанных лесов // Лесохозяйственная информация. 1972. №6. С.9.
212. Мерзленко М.Д., Бабич Н.А. Теория и практика искусственного лесовосстановления: учебное пособие. Архангельск, 2011. – 239 с.
213. Милютин Л.И. О выделении фенотипов различного масштаба в популяциях древесных растений (на примере двух видов рода *Larix*) // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 82-88.
214. Милютин Л.И. О выделении фенотипов различного масштаба в популяциях лиственниц // Фенетика популяций: Матер. III Всес. совещ., 7-8 февраля. М., 1985. С. 79-80.
215. Милютин Л.И., Кравченко А.Н., Муратова Е.Н., Терентьев В.И., Падутов В.Е., Ивановская С.И. Сравнительный анализ структуры популяций ели европейской (Беларусь) и ели сибирской (Средняя Сибирь) // Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе: Материалы междунар. научной конф. Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2009. С. 108-112.
216. Миронов В. В. Экология хвойных пород при искусственном лесовозобновлении. М.: Лесная промышленность, 1977. 126 с.
217. Митрофанов С.Ф., Кузнецов В.Л. Выявление общей комбинационной способности плюсовых деревьев // Лесное хозяйство, 2006, № 1. С. 28-29.
218. Мишуков Н.П. Изменчивость сосны обыкновенной в Приобских борах Новосибирской области и ее значение для лесного семеноводства: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. - Свердловск, 1966. 26 с.
219. Мишуков Н.П. Изменчивость семян сосны обыкновенной в Западной Сибири // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. - Новосибирск: Наука, 1974. - С. 75-87.
220. Молотков П.И., Патлай И.Н. Стратегия селекции и семеноводства сосны обыкновенной // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. (Доп. вып.). М., 1990. С. 9-16.
221. Молотков П.И., Патлай И.Н., Давыдова Н.И., Щепотьев Ф.Л., Ирошников А.И., Мосин В.И., Пирагс Д.М., Милютин Л.И. Селекция лесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 224 с.
222. Молотков П.И., Шлончак Г.А. Семенные плантации на Украине (опыт Старопетровской ЛОС) // Лесное хозяйство. 1988. № 11. С. 26-27.
223. Молчанов А.А. Изменчивость ширины годичного кольца в связи с изменением солнечной активности // Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. - М.: Наука, 1966. С. 114-130.
224. Мольченко Л.Л. Селекционное семеноводство - на уровень современных требований // Лесн. хоз-во, 1992. - № 4/5. С. 43-44.
225. Мордась А.А., Богомаз А.П. Оценка семенного и вегетативного потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной на быстроту роста //

Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Ч.2. : Тез. докл. 1-4 ноября 1983. Петрозаводск, 1983. С. 65-66.

226. Мордась А. А., Раевский Б. В., Акимова Е. В. Рост и развитие полусибсовых потомств сосны обыкновенной на ранних этапах онтогенеза // Научные основы селекции древесных растений Севера.- Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 1998. С. 43-50.

227. Морозов В.И. Повышение эффективности лесосеменных участков и плантаций сосны обыкновенной//Роль науки в создании лесов будущего: Тезисы докл. Всесоюзн. конф. М., 1981. С. 97-98.

228. Морозов Г.П. Фенотипическая структура популяций ели обыкновенной и сибирской // Лесоведение. 1976. - № 5. - С. 22-29.

229. Морозов Г.П. Вопросы селекционного семеноводства ели в гибридной зоне//Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов. Ч.1.: Тез. докл. и сообщ. на Всесоюз. науч.- техн. совещ. 1-5 сентября 1980, г. Ленинград. М., 1980. С. 156-159.

230. Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Изд. 6-е. М.-Л.: Сельколхозгиз, 1931. – 440 с.

231. Мосин В.И., Шульга В.В., Бреусова А.И. Полиморфизм, отбор и испытание сосны в Казахстане //Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докладов. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 1. С.27-29.

232. Мошкалева А. Г. О подборе древостоев одного естественного ряда // Труды по лесному хоз-ву. Л., 1957. С. 12-23.

233. Нагимов З.Я., Деменев В.В. Особенности формирования надземной фитомассы сосновых древостоев на Среднем Урале//Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов. Материалы республик. научно-практ. конф. Йошкар-Ола: Марийское книжное издательство, 1989. С. 28-29.

234. Наквасина Е.Н. Географическая изменчивость как основа семеноводства сосны обыкновенной на Европейском Севере России. Дисс... д. с.-х. наук. Архангельск, 1999. – 488 с.

235. Наставление по лесосеменному делу в Российской Федерации//Федеральная служба лесного хозяйства России/Приказ №338 от 23.12.93 М., 1994. – 168 с.

236. Некрасова Т.П. Реферат ко второму изданию книги Б.Линдквиста «Лесная генетика в Шведской лесоводственной практике» (1954). Новосибирск: Правление научно-техн. общества лесной промышленности, 1958. – 23 с.

237. Некрасова Т.П. Возможности использования популяционного отбора // Разработка основ систем селекции древесных пород. Тезисы докладов совещания (Рига, 22-25 сентября 1981 г.). Ч. 1. Рига, 1981. С. 19-21

238. Ненюхин В.Н. Ранговый метод отбора и оценки плюсовых деревьев. ЦБНТИлесхоз. Экспресс-инф. М., 1973. Вып.1.- 6с.

239. Ненюхин В.Н. Селекционное семеноводство лесобразующих пород//Обзорн. информ.-М. :ЦБНТИ Гослесхоз СССР, 1983. – 43с.



240. Ненюхин В.Н. Внутривидовая гибридизация и генетико- селекционная оценка плюсовых деревьев в клонах на лесосеменных плантациях первого порядка как принципы повышения продуктивности насаждений сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*): Автореф. дис. д-ра с.-х. наук. -М., 1997. –38с.
241. Нестеркин С.Н. Опыт создания и проектирования лесосеменной базы. - М.: ЦБНТИлесхоз, 1986. -Вып. 3. – 47с.
242. Нестеров В.Г. Вопросы современного лесоводства. М.: Госсельхозиздат, 1961. – 384 с.
243. Нестеров В.Г., Розанов М.И., Кириенко Г.И. Динамика прироста деревьев разных типов развития // Биоэкологические основы дендрохронологии. Материалы XII междунар. ботанического конгресса. Л., 1975. С.17-20.
244. Нечаева Ю.С., Бельтюкова Н.Н., Пришневская Я.В., Боронникова С.В., Рогозин М.В. Анализ полиморфизма ДНК *Picea obovata* Ledeb. в Пермском крае//Биологические системы: устойчивость и механизмы функционирования: матер.IV Всеросс. конф. Нижний Тагил, 2012. С. 93–96.
245. Никитин К.Е., Швиденко А.З. Методы и техника обработки лесоводственной информации. М., 1978.– 164 с.
246. Николаева М.А., Гузюк М.Е. Состояние, продуктивность и особенности семеношения ели в географических культурах Ленинградской области// Труды СПбНИИЛХ. Вып.1(18). СПб, 2009,. С. 105-122
247. Николаюк В.А., Яркин В.П. Пути развития лесного семеноводства в СССР//Лесн. журнал, 1984. №1. С. 5-10.
248. Новикова Т.Н. Линейный прирост и дифференциация сибирских климатипов сосны в географических культурах в Западном Забайкалье//Хвойные бореальной зоны, XXVII, № 1 – 2, 2010. С 143-146.
249. Новикова, Т.Н. Географические культуры и плантации сосны обыкновенной в лесостепных районах Сибири / Автореф. дисс. канд. биол. наук: Красноярск, 2002. –20 с.
250. Новосельцева А.И. Вопросы методики и организации лесной селекции и семеноводства в зависимости от экономических и биологических предпосылок // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Рига, 1974. С. 275-277.
251. Одум Ю. Экология: В 2-х т. М.: Мир. 1986. Т.1. 328 с. Т.2 - 376 с.
252. Орленко Е.Г. Ранняя диагностика при проверке генетических свойств плюсовых деревьев // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции: Сб. тез. докл. совещ. Рига, 1974. С. 83-84.
253. Орлов М.М. Таблицы хода роста нормальных насаждений//Лесной журнал, 1897, № 3.
254. Основные положения методики закладки испытательных культур плюсовых деревьев основных лесобразующих пород//Гос. комитет СССР по лесн.хоз-ву/ЦНИИЛГиС-Воронеж, 1982. – 19с.

255. Основные положения организации и развития лесного хозяйства в Пермской области /Поволжское лесоустроительное предприятие. Пермь: Пермская экспедиция, 1977.– 524 с.
256. Основные положения по лесному семеноводству в СССР. М.: Гослесхоз СССР, 1976. – 33 с.
257. Основные положения по лесному семеноводству в Российской Федерации. - М.: ВНИИЦлесресурс, 1994. – 24 с.
258. ОСТ 56-35-78. Участки лесные семенные постоянные сосны обыкновенной, ели обыкновенной, дуба черешчатого и лиственницы. – М.: Гослесхоз СССР, 1978. – 9 с.
259. ОСТ 56-35-96. Участки лесные семенные постоянные основных лесобразующих пород. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1996. – 15 с.
260. ОСТ-56-74-84. Плантации лесосеменные сосны, ели, лиственницы и дуба.. - М.: Гослесхоз СССР, 1984. – 18 с.
261. ОСТ-56-74-96. Плантации лесосеменные основных лесобразующих пород. М.: ВНИИЦлесресурс, 1996. – 25 с.
262. Пааль Х. П. Отбор клонов сосны по интенсивности роста // Раз-работка основ систем селекции древесных пород: Тез. докл. совещ., Рига, 22-25 сент. 1981г. Ч. 1. Рига, 1981. С. 101-103.
263. Патацкас А.И. Применение функции Шарлье для исследования закономерностей строения насаждений//Лесн. журн., 1964. № 6. С. 30-33.
264. Патлай И.Н. О селекционном значении цвета семн сосны//Лесоводство и агролесомелиорация. Киев, 1979. № 55. С.15-19.
265. Патлай И.Н. Географические культуры и их исследование на Украине//Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов. Ч.1.: Тез. докл. и сообщ. на Всес. науч.-техн. совещ. 1980, Ленинград. М., 1980. С. 256-261.
266. Паутов Ю.А. Состояние, рост и особенности формирования культур сосны в Коми АССР. Автореф. Дисс...канд. с.х. н. Л., ЛТА, 1984. – 20 с.
267. Петровский В.В. Синузиды как формы совместного существования растений//Ботан. журн., 1961. Т. 46, № 11. С. 1615-1626.
268. Петрова Н.В., Санников С.Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург, 1996. – 160 с.
269. Петров С.А. Методы определения и использование коэффициента наследуемости в лесоводстве. М: ЦБНТИлесхоз, 1973. –52 с.
270. Петров С.А. Фенотипические и генетические корреляции признаков древесных растений // Лесоведение, 1974. № 2. С. 92-95.
271. Петров С.А. Принципы генетической оценки плюсовых деревьев // Лесное хоз-во, 1978. №1. С. 73-78.
272. Петров С.А., Драгавцев В.А. Методика изучения генетической изменчивости популяций древесных пород//Лесоведение, 1969. №5. С.84-92.
273. Петров С.А., Ковалев П.В., Калущкий К.К., Буторина А. К. Программы генетико-селекционного улучшения лесов в зарубежном лесоводстве: Обзорная информация. М.:ЦБНТИлесхоз, 1981. – 36с.

274. Петров С.А., Патлай И.Н., Сахаров В.Н., Шутяев А.М. Методы лесной селекции, их генетическое обоснование и эффективность. Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений//Матер. межд. симпозиума (25-30 сентября 1989 г., Воронеж). М., 1990. С. 29-36.
275. Пирагс Д.М., Бауманис И.И. Лесосеменные плантации второго порядка в Латвии//Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве:Тезисы докл. Всесоюзного научно-технич. совещания (22-23 сентября 1988 г.). М., 1988. С.138-139.
276. Пирагс Д., Бауманис И., Биргелис Я. Селекция сосны обыкновенной и переход к семенным плантациям высшего порядка // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: Матер. межд. симп. (25-30 сентября 1989 г., Воронеж). М., 1989. С. 199-200.
277. Пирс С. Полевые опыты с плодовыми деревьями. М.: Колос, 1969. 224 с.
278. Писаренко А. И. Лесовосстановление. М: Лесн. пром-сть, 1977. –255 с.
279. Пихельгас Э.И. Основы селекции сосны обыкновенной в условиях Эстонской ССР. Автореф. дисс. ... докт. с.-х. наук. Тарту, 1971. – 48с.
280. Плантационное лесоводство/ под ред. И.В. Шутова. СПб.: Изд-во Политехн. ун-та, 2007. – 366 с.
281. Плотников В.В. О горизонтальной структуре древесного яруса лесных сообществ// Лесоведение, 1968. № 5. С. 3-11.
282. Плохинский Н.А. Наследуемость.- Новосибирск: Наука, 1964.- 157с.
283. Плохинский Н.А. Биометрия. Изд. 2-е. Учебн. пособие для студентов биол. спец. ун-тов.- М.: Изд. МГУ, 1970. –367с.
284. Поджарова З.С. Селекционное значение экологической изменчивости сосны обыкновенной в Белоруссии //Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докладов. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 1. С. 164-166.
285. Поджарова З.С., Василевская Л.С, Швец В.Ф. Создание постоянной лесосеменной базы в Белорусской ССР// Разработка основ систем селекции древесных пород.Тезисы докладов совещания (Рига, 22-25 сентября 1981 г.). Ч. 1. Рига, 1981. С.105-108.
286. Политов Д.В. Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии. Автореф. дисс. ...д. б. наук. М., 2007. – 47 с.
287. Положение о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР/Гос. комитет СССР по лесн. х-ву. М.,1982. – 23с.
288. Положение о государственном испытании и охране сортов лесных пород в Российской Федерации//Федеральная служба лесн. хоз-ва России. М.,1994. – 7с.
289. Попов В.Я. К сравнительной оценке роста потомства плюсовых деревьев и популяций ели//Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докладов. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 1. С.94-96.
290. Попов В.Я., Тучин П.В. Об оптимизации подбора клонов сосны на лесосеменных плантациях/Селекция, генетика и семеноводство древесных

пород как основа создания высокопродуктивных лесов. Ч.1.: Тез. докл. и сообщ. на Всесоюз. науч.- техн. совещ. 1-5 сентября 1980, Ленинград. М., 1980. С. 176-178.

291. Попов П.П. Ель европейская и ель сибирская. Новосибирск: Наука, 2005. – 230 с.

292. Потылев В.П. Способы повышения семенной продуктивности хвойных семенных плантаций//Новое в науке и технике лесного хоз-ва. М.: ЦБНТИлесхоз, 1983. № 16. С.8.

293. Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1972. – 336 с.

294. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная (изменчивость, внутривидовая систематика и селекция). М.: Наука, 1964. – 189 с.

295. Правдин Л.Ф. Генетика и селекция в лесоводстве//Лесное хоз-во, 1967. № 11. С. 14-18.

296. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. – 199с.

297. Приказ Гослесхоза № 29 от 06.02. 1973 г. "О создании сети географических культур основных лесообразующих пород".

298. Примак Р. Основы сохранения биоразнообразия / Пер. с англ. М.: Изд. Научного и учебно-методического центра, 2002. – 256 с.

299. Проказин Е.П. Отбор плюсовых деревьев и создание семенных плантаций сосны. М.: Сельхозиздат, 1962. – 44 с.

300. Проказин Е.П. Проблемы развития лесного семеноводства //Лесн.хоз-во и лесн.пром-сть. М.: Лесн. пром-сть, 1972. С. 34-36.

301. Проказин Е.П., Ключарева Л.Н., Кузина Л.А. Вес 1000 штук семян и число семядолей у проростков как диагностические признаки деревьев сосны обыкновенной// Генетика, селекция. Семеноводство и интродукция лесных пород. М.: ВНИИЛМ, 1975. С. 243-251.

302. Прокопьев М.Н. Культуры сосны в таежной зоне. М.: Лесн. пром-сть, 1981. – 190 с.

303. Прокопьев М.Н., Рогозин М.В. Создание культур сосны биогруппами из двух растений//Лесной журнал, 1988. № 2. С. 114-115.

304. Проскуряков М.А. Элементарная группа деревьев, ее значение и соотношение с другими единицами пространственной структуры лесов//Вестник АН КазССР. Алма-Ата, 1981а. С. 9.

305. Проскуряков М.А. Биогруппы деревьев как управляющие центры в лесу//Биоэкологические исслед. в еловых лесах Тянь-Шаня. Алма-Ата, 1981-б. С.42-54.

306. Прохорова Е.В. Изменчивость роста полусибов сосны обыкновенной в связи с лесорастительными условиями// Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов/Материалы республиканской научно-практ. конф. Йошкар-Ола: Марийское книжное издательство, 1989. С.122-123.

307. Путенихин В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных на Урале. Автореф. дисс... д. б.. наук. Красноярск, 2000. – 54 с.

308. Пути генетического улучшения древесных растений. М.: Наука, 1985. – 240 с.
309. Пчелин В.И. Внутривидовое биоразнообразие ельников Среднего Поволжья // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола: Периодика, 1998. – 333 с.
310. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. – 292 с.
311. Разин Г. С. Об изменчивости класса бонитета и полноты насаждений с возрастом // Лесной журнал, 1965. №5. С. 76-79.
312. Разин Г.С. О методе составления таблиц хода роста и определения оптимальной густоты насаждений//Лесное хозяйство, 1966. № 1. С. 41-45.
313. Разин Г.С. О бонитетных шкалах и ходе роста древостоев// Сборник трудов № 58. Выпуск 3. Поволжский ЛТИ им. М.Горького. Йошкар-Ола, Марийское книжное издательство, 1967. С.101-105.
314. Разин Г.С. Изучение и моделирование хода роста древостоев различной густоты (на примере ельников Пермской области): Методические рекомендации. Л.: ЛенНИИЛХ, 1977.- 43 с.
315. Разин Г.С. Динамика сомкнутости одноярусных древостоев//Лесоведение, 1979. № 1. С. 23-25.
316. Разин Г.С. Динамика сомкнутости одноярусных ельников и принципы выращивания высокопродуктивных древостоев // Лесное хозяйство. 1980. № 6. С. 35-37.
317. Разин Г.С. Способ определения оптимальной густоты древостоев при их целевом выращивании // Лесной журнал, 1981. №3. С.35-38.
318. Разин Г.С. Модели роста древостоев еловых культур разной густоты// Лесоведение, 1988, № 2. С.41-47
319. Разин Г.С. Способ формирования одноярусных древостоев. Описание изобретения к авторскому свидетельству SU 1464970 A01. 15.03.1989. Бюл. №10.
320. Разин Г.С. О системе моделей роста и динамики продуктивности лесов России (о таблицах хода роста) // Лесное хозяйство, 2010, № 4, с. 43-44.
321. Разин Г.С., Рогозин М.В. О методических подходах построения эскизов таблиц хода роста //Лесная таксация и лесоустройство, № 1-2 (45-46), 2011. С.48-57.
322. Разин Г.С., Рогозин М.В. О ходе роста древостоев. Догматизм в лесной таксации// Вестник Пермского университета. Серия биология. Вып.10(36). Пермь, 2009. С.9-38.
323. Разин Г.С., Рогозин М.В. О законах и закономерностях роста и развития, жизни и отмирания древостоев //Лесное хозяйство, 2010-а, №2. С. 19-20.
324. Разин Г.С., Рогозин М.В. О ходе роста древостоев. Догматизм в лесной таксации// Лесная таксация и лесоустройство, 2010-б, № 1 (43). С. 41-70.
325. Разин Г.С., Рогозин М.В. Теория естественной возрастной динамики одноярусных древостоев// Лесн. х-во, 2012-а. № 3. С. 41-42.

326. Разин Г.С., Рогозин М.В. О таблицах хода роста нормальных (сомкнутых, полных) древостоев (о догматизме в лесных науках) // Лесная таксация и лесоустройство, 2012-б. №2 (48). С 10-16.
327. Разин Г.С., Рогозина В.П. Динамика роста и продуктивности древостоев лесных культур разной густоты // Тезисы докл. Второго Всесоюз. совещ. "Общие проблемы биогеоценологии" (Москва, 11-13 ноября 1986г.). Т. 2. М., 1986. С. 105-107.
328. Райт Д. Введение в лесную генетику. М.: Лесн. пром-сть, 1978. - 470 с.
329. Раманаускас В.И., Андриюшкявичене И.С. Селекция сосны на основе популяционной изменчивости и адаптивной способности // Разработка основ систем селекции древесных пород. Тез. докл. совещания (Рига, 22-25 сентября 1981 г.). Ч. 1. Рига, 1981. С.42-44.
330. Резолюция 2-го Международного совещания по сохранению лесных генетических ресурсов Сибири, 3-9 августа 2009 г., Новосибирск, Россия // Хвойные бореальной зоны, Т. 27, 2010, № 1-2. С.9-10.
331. Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Журнал «Россия молодая», 1994. – 367 с.
332. Романовский М.Г. Формирование урожая семян сосны в норме и при мутагенном загрязнении. М.: Наука, 1997. – 111 с.
333. Роговцев, Р.В., Тараканов В.В., Ильичев Ю.Н. Продуктивность географических культур сосны в условиях среднеобского бора // Лесное хозяйство. 2008. № 2. С. 36-38
334. Рогозин М.В. К вопросу об отборе урожайных деревьев сосны обыкновенной // Лесной журнал, 1978. № 6. С. 72-74.
335. Рогозин М.В. К вопросу о конкурентных взаимоотношениях в сосновых культурах в аспекте их густоты. Пермь: Перм. ун-т, 1980. – 9 с. – Рукопись деп. в ВИНТИ 03.01.80 № 78-80 деп.
336. Рогозин М.В. Ранняя диагностика быстроты роста сосны обыкновенной в культурах // Лесоведение, 1983-а. № 2. С. 66-72.
337. Рогозин М.В. Конкурсные испытания семенного потомства у лесных пород и некоторые рекомендации по их проведению. Пермь: Перм. ун-т, 1983-б. – 34 с. – Рукопись деп. в ЦБНТИлесхоз 16.08.83 № 237/лх-Д83.
338. Рогозин М.В. Селекция сосны обыкновенной на постоянных лесосеменных участках. Автореф. дисс. к. с.х. наук. Свердловск, 1986. –20 с.
339. Рогозин М.В. Объем выборки при изучении выхода семян из шишек сосны обыкновенной // Лесн. х-во, 1987. №12. С. 41-43.
340. Рогозин М.В. Защита всходов сосны от полегания при испытании потомства деревьев // Лесной журнал, 1988, № 4. С. 112-113.
341. 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-а. С. 177-178.
342. Рогозин М.В. Семеношение сосны обыкновенной на постоянных семенных участках и рост потомства // Лесоведение, 1989-б, №6. С. 29-35.

343. 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.

344. Рогозин М.В. Ступенчатые испытания потомства и модель ускоренного сортовыведения у лесных пород. Пермь: Перм. ун-т, 1990 –12 с. – Рукопись деп. в ВИНТИ. 90 № 2469-В90.

345. Рогозин М.В. Отбор лучших потомств при сортоиспытаниях // Лесн. х-во, 1995. № 6. С. 22-25.

346. Рогозин М.В. Рост потомства сосны в различных условиях// Лесн. х-во, 1998-а. № 2. С. 37-38.

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

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

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

350. 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.

351. Рогозин М.В. Наследуемость высоты сосны обыкновенной и ели сибирской в Пермском крае // Хвойные бореальной зоны, Т. 27, 2010, № 1-2. С. 181-184.

352. Рогозин М.В. Геобиологические сети Хартмана и Карри в испытательных культурах ели //Вестник Пермского ун-та. Серия Биология, 2011-а. №2. С. 54-60.

353. Рогозин М.В. Отбор лучших происхождений и семей ели сибирской //Лесное хозяйство, 2011-б. № 6. С. 36-38.

354. Рогозин М.В. Ретроспекция развития деревьев в культурах ели Теплоухова и диагностика быстроты роста//Лесн. х-во, 2012-а. № 6. С. 37-40.

355. Рогозин М.В. Наиболее эффективные системы лесной селекции в России// Возобновляемые лесные ресурсы: инновационное развитие в лесном хоз-ве./Мат. междунар. конф. 6-8 июня 2012 г. СПб., 2012-б. С. 284-289.

356. Рогозин М. В. Изменение параметров ценопопуляций *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (Mill.) B.S.P. в онтогенезе при искусственном и естественном отборе: Автореф. дисс. д-ра с.х. наук. Пермь: ПГНИУ, 2013. – 47 с.

357. 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.

- 358.Рогозин М.В., Вахрушев С.Д., Груздев В.В. Состояние лесных генетических резерватов в Пермской области//Матер. междунауч. науч.-практ. конф. «Лесопользование, экология и охрана лесов». Томск, 2005. С.25-27.
- 359.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.
- 360.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.
- 361.Рогозин М.В., Жекина Я.А. Сохранение биоразнообразия хвойных на ООПТ в Пермском крае//Антропогенная трансформация природной среды: матер. междунауч. конф. (18–21 окт. 2010 г.). Перм. ун-т, 2010. Т.2. С. 199-204.
- 362.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.
363. Рогозин М.В., Запоров А.Ю., Жекин А.В. К обоснованию необходимого количества лесных генетических резерватов для Пермского края. // Вестник Пермского университета. Биология. Пермь, 2007. № 5 (10). С. 161-171.
- 364.Рогозин М.В., Исаков Ю.Н. Оценка и отбор деревьев сосны по семенной продуктивности. Пермь: Перм. ун-т, 1987. 12 с. – Рукопись деп. в ЦБНИТИлесхоз 05.06.87 № 600-лх87.
- 365.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 ЦБНИТИлесхоз 04.06.87 № 598-лх87.
- 366.Рогозин М.В., Разин Г.С. Лесные культуры Теплоуховых в имении Строгановых на Урале: история, законы развития, селекция ели. Издание второе, дополненное. Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2012-а. - 210 с.
- 367.Рогозин М. В., Разин Г. С. Развитие древостоя и его константы//Вестник Пермского ун-та. Серия Биология, 2012-б. № 2. С. 13-21.
- 368.Родин А.Р. Лесные культуры М.: МГУЛ, 2005. 160 с.
- 369.Розанова М.А. Экспериментальные основы систематики растений.- М.-Л.: АН СССР, 1946. - 254 с.
- 370.Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику.-Минск: Вышэйшая школа,1978. - 448с.
- 371.Романовский М.Г. Полиморфизм древесных растений по количественным признакам как средство экологической адаптации популяции: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук.-М., 1995.-45с.
- 372.Ромедер Э., Шенбах Г. Генетика и селекция лесных пород: Пер. с нем.- М., 1962.-268 с.
- 373.Роне В. М. Генетический анализ лесных популяций. М.:Наука, 1980.- 160 с.
- 374.Роне В.М., Бауманис И.И., Бамбе В.Т., Лаура М.П. Отбор сосны на общую комбинационную способность для создания семенных плантаций второго порядка//Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как



основа создания высокопродуктивных лесов. Ч.1.: Тез. докл. и сообщ. Всесоюз. науч.- техн. совещ. 1-5 сентября 1980, Л.-М., 1980. С. 182-185.

375. Ростовцев С.А. Повреждаемость побегов у юной цветосеменной формы сосны обыкновенной // Лесное хоз-во, 1979. № 9. С. 63-74.

376. Рубцов В.И. Отбор и испытание плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Лесная геоботаника и биология древесных растений // Межвуз. сб. научн. трудов. Брянск: БрТИ, 1992.- С. 99-104.

377. Рыжкова В. Т., Исаков Ю. Н. Математические модели поведения осевого прироста сосны обыкновенной в некотором отрезке онтогенеза // Современные методы генетики и селекции: Сб. науч. тр. Воронеж, 1984. С. 15-23.

378. Рубцов В. И., Рубцов В. В. Биологическая продуктивность 20-летних культур сосны при разной густоте посадки // Лесоведение, 1975. №1. С. 28-31.

379. Рубцов В.И., Смирнова Т.Ю. К вопросу о влиянии лесотипологического происхождения семян на рост молодняков // Лесной журнал, 1976. №2. С. 21-23.

380. Рябоконт А.П. О качестве стволов сосны в древостоях различной густоты // Лесное хозяйство, 1978. № 5. С. 33-36.

381. Рябоконт А. П. Определение биологического оптимума густоты сосновых древостоев в условиях свежей сибирской сосны // Лесоведение, 1979. №3. С. 22-24.

382. Рябоконт А. П. Динамика сортиментной структуры сосновой древесины при различных режимах выращивания // Лесное хозяйство, 1990. №2. С. 48-50.

383. Санников С.Н., Гришина И.В. Экспериментальное изучение разлета пыльцы сосны в древостое // Экология. 1979. № 1. С. 91-93.

384. Санников С.Н., Санникова Н.С., Гришина И.В. Популяционная структура сосны обыкновенной в Зауралье // Лесоведение, 1976. №1. С. 76-81.

385. Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. – 271 с.

386. Санников С.Н., Семериков В.Л., Петрова И.В., Филиппова Т.В. Генетическая дифференциация популяций сосны обыкновенной в Карпатах и на Русской равнине // Экология, 1997. № 3. С. 163-167.

387. Свалов Н.Н. Прогнозирование роста древостоев // Лесоведение и лесоводство. Т. 2. Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ, 1978. С. 110-197.

388. Свалов Н. Н. Вариационная статистика. М., 1977. 176 с.

389. Северова А.И. Вегетативное размножение хвойных древесных пород. М.-Л.: Гослесбуиздат, 1958. -143с.

390. Селекция лесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1982. - 224 с.

391. Семериков Л.Ф. Популяционная структура древесных растений. М.: Наука, 1986. –140 с.

392. Семериков В.Л. Дифференциация сосны обыкновенной по аллозимным локусам: Автореф. дис. ... к. б. наук. М., 1991. – 25 с.

393. Семериков В.Л., Подогас А.В., Шурхал А.В. Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной // Экология, 1993. № 1. С. 18-25

394. Семериков Л.Ф. Популяционная структура дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) // Исследование форм внутривидовой изменчивости растений. Тр. ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1981. С.25-51.
395. Семериков Л.Ф., Семериков В.Л., Подогаас А.В., Животовский Л.А., Шурхал А.В. О структуре эколого-генетической изменчивости сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L) // Экология. 1993. № 6. С. 34-40.
396. Семериков Л.Ф., Исаков Ю.Н., Тараканов В.В., Семериков В.Л., Глотов Н.В. О генетико-селекционном аспекте сохранения и улучшения лесов России // Лесохозяйственная информация. - М.: ВНИИЦлесресурс, 1998. - Вып.9.- С. 3-12, вып. 10.-С. 29-40.
397. Семечкин И.В., Зиганьшин Р.А. О применении таблиц хода роста и о ландшафтном определении границ таксационных участков при лесоустройстве//Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск, СибТИ. 2008, № 1 (39). С. 73-82.
398. Семечкин И.В., Зиганьшин Р.А. К вопросу о методических подходах при построении эскизов таблиц хода роста // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск, СибТИ. 2010, № 1 (43). С. 73-77.
399. Сеннов С.Н. Итоги 60-летних наблюдений за естественной динамикой леса// С-Пб.: СПбНИИЛХ, 1999. - 98 с.
400. Синская Е.Н. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений // Проблема популяций у высших растений. - М.-Л.: Сельхозгиз, 1963. С. 3-124.
401. Семкина Л.А. Изменчивость изоферментных спектров пероксидазы у сосны обыкновенной.- Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. – 42 с.
402. Смирнов Д.И. Опыт лесного семеноводства и селекции//Лесохоз. информ.М.:ЦБНТИлесхоз, 1974. – 23с.
403. Снедекор Дж. У. Статистические методы в приложении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М.: Сельхозиздат, 1961. – 503 с.
404. Смирнова О.В. Структура травянистого покрова широколиственных лесов. - М.: Наука, 1987. – 205 с.
405. Снисарь, Т.Б., Пороша С.И. Рост полусибсового потомства сосны обыкновенной в Скрипаевском учлесхозе (Харьковская область)//Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве: Тез. докл. М., 1988. С. 54-55.
406. Собачкин Р.С. Структура и продуктивность разногустотных сосновых молодняков в юго-западном Приангарье. Автореф. ... дисс. к.с.-х. наук. Красноярск, 2005. – 24 с.
407. Старова Н. В., Янбаев Ю. А. и др. Генетическая изменчивость сосны обыкновенной в возрастных группах//Генетика.Т. 26, 1990. №3. С. 498-504.
408. Старченко И.И. Сортировка шишек - важное мероприятие//Лесн. хоз-во, 1957. № 8. С.24-25.
409. Стяжкин В.П. Возрастная динамика оптимальной густоты и максимальной производительности древостоев ели//Лесн. хоз-во., 2005, № 4. С. 40-43.

410. Сукачев В.Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Сообщения института леса. Вып. 1. М.: АН СССР, 1953. С. 5-44.
411. Сукачев В.Н. Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. М., 1964. С. 458-486.
412. Тараканов В.В. Структура изменчивости, селекция и семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. Дисс. .... д-ра с./х. наук. Новосибирск: Ин-т леса СО РАН, 2003. – 454 с.
413. Тараканов В.В., Демиденко В.П., Ишутин Я.Н., Бушков Н.Т. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. Новосибирск: Наука, 2001. – 230 с.
414. Тараканов В.В., Милютин Л.И., Куценогий К.П., Ковальская Г.А., Игнатъев Л.А., Самсонова А.Е.. Элементный состав хвои в разных клонах сосны обыкновенной // Лесоведение, 2007, № 1. С. 28-35.
415. Терехов Г.Г., Усольцев В.А. Формирование, рост и биопродуктивность опытных культур ели сибирской на Урале. Исследование системы связей и закономерностей. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. – 215 с.
416. Тимофеев, В.П. Старейший опыт географических культур сосны обыкновенной // Лесное хозяйство, 1974. № 8. С. 31-38.
417. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. - М.: Наука, 1977. – 300 с.
418. Титов Ю.В. Эффект группы у растений. Л.: Наука, 1978. – 151 с.
419. Титов Е.В. Селекция сосны кедровой сибирской на семенную продуктивность: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук.-Брянск, 1995. – 43с.
420. Ткаченко А. Н. Спонтанная и индуцированная изменчивость сосны обыкновенной и ели европейской в условиях Верхнеднепровского лесосеменного района и перспективы организации элитного семеноводства: Автореф дис. д-ра с.-х. наук. Брянск, 2000. – 38с.
421. Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1962. – 600 с.
422. Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги.- М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 156 с.
423. Тольский А.П. Лесное семеноводство. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1950. 166 с.
424. Третьяков Н.В. Закон единства в строении насаждений. М.- Л.: Новая деревня, 1927. – 113 с.
425. Третьяков Н.В. Методика составления таблиц и проверка существующих // Сборник трудов ЦНИИЛХ. М., Гослестехиздат, 1937. С. 4-44.
426. Трубина Л.К., Иванова Ю.Ю. Использование фотограмметрических и геодезических подходов к анализу интенсивности роста деревьев на клоновых плантациях *Pinus sylvestris* L. // Хвойные бореальной зоны, 2010. № 1-2. С. 207-210.
427. Туркин А.А. Испытание потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной на примере Республики Коми. Дисс. к.с.-х.н., Сыктывкар, 2007. – 144 с.

428. Туркин А.А., Федорков А.Л. Оптимальный размер семьи при испытании плюсовых деревьев по потомству. Лесное хозяйство. №2, 2007. С. 33-35.
429. Тучин П.В. О подборе клонов сосны на плантациях по урожайности и выходу семян.- В сб.: Природа и хозяйство Севера, вып. 10, Мурманск, 1982, с. 62-65.
430. Тюрин А.В. Нормальная производительность насаждений сосны, березы, осины и ели. М.- Л.: Сельколхозгиз, 1931. – 200 с.
431. Тюрин А.В., Науменко И.М., Воропанов П.В. Лесная вспомогательная книжка. М: Гослестехиздат, 1944. – 407 с.
432. Тьюки Дж. Анализ результатов наблюдений. М.: Мир, 1981. – 693 с.
433. Уитикер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 1980. – 328 с.
434. Указания о порядке отбора и учета лесосеменных объектов в Российской Федерации//Утверждены приказом федер. службы лесного хозяйства России от 14.05.95 г. М., 1995. – 32с.
435. Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации// Утверждены федер. службой лес. хоз-ва России 11.01. 2000. М., 2000. – 197 с.
436. Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т.1. М. – Л.: Наука, 1965. С. 251-254.
437. Фаликов Л.Д. Модель размещения и сопряженности древесных видов в фиитоценозе дубравы // Биота основных геосистем центральной лесостепи. - М.: Изд-во ИГ АН СССР, 1976. С. 109-122
438. Федорков А.Л. Пути повышения эффективности селекционных работ в таежной зоне европейской России//Лесн. х-во, 2011.№ 1. С. 24-25.
439. Фолконер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропромиздат, 1985. – 486 с.
440. Харченко П.Н., Глазко В.И. ДНК-технологии в развитии агробиологии. М.: «Воскресенье», 2006. – 400 с.
441. Хасанов Н.Х., Демьянова З.А. Рост географических культур лиственницы на Среднем Урале//Генетико-селекционные исследования на Урале. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1984. С. 130-131.
442. Хильми Г.Ф. Теоретическая биогеофизика леса. М.: Наука, 1957. 205 с.
443. Хиров А.А. Качественная оценка плюсовых сосен // Лесное хозяйство, 1972 .№1. С. 38-41.
444. Хлюстов В.К. Лесное хозяйство России: инновационные технологии по комплексной оценке лесных ресурсов// Лесное хозяйство, 2011. № 5. С.19-20.
445. Хованов Г.М. Случайные процессы и применение теории случайных функций в биологии// Математические методы в биологии.- М.: ВИНТИ, 1969. С. 135-147.
446. Ходасевич Э.В. Фотосинтетический аппарат хвойных. - Минск: Наука и техника, 1982. – 199 с.
447. Хохрин А.В. Диссимметрический полиморфизм *Pinus sylvestris* на Урале // Лесная геоботаника и биология древесных растений. Брянск: Брянский технологический ин-т, 1975. Вып. 3. С. 178-182.

448. Хохрин А.В. Внутривидовая диссимметрическая изменчивость древесных растений в связи с их экологией. Автореф. докт. дис., Свердловск, 1977. – 49 с.
449. Царев А.П. Методика сортоиспытания лесных пород.- Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1977. – 40с.
450. Царев А.П. и др. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник для вузов. М.: Логос, 2002. – 382 с.
451. Царев А.П., Погиба С.П., Лаур Н.В. Генетика лесных древесных растений. М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2010. – 385 с.
452. Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Генетика лесных древесных пород. 1-е изд. Петрозаводск: изд-во Петрозаводского ун-та, 2000. – 340 с.
453. Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник //Под ред. А.П. Царева. М.: Логос, 2003. – 520 с.
454. Чадаев М.С., Гершанюк Л.А., Гершанюк И.С., Копылов А.В., Коноплев А.В. Гравиметрия, магнитометрия, геоморфология и их параметрические связи. Пермь: Перм. гос. нац. иссл. ун-т., 2012. – 91 с.
455. Черепнин В.Л, Изменчивость семян сосны обыкновенной. - Новосибирск: Наука, 1980. – 184 с.
456. Чернов Н.Н. Лесокультурный опыт в Пермском имении графов Строгановых// Уральская горнозаводская цивилизация. Строгановы: Альманах. Составители И.В. Марасанова, Г.А.Шаньшурова. – Пермь: ООО «Типография «Астер», 2008. С. 30-32.
457. Чернодубов А.И. Изменчивость состава эфирных масел и ее значение для селекции и семеноводства сосны в ЦЧО: Автореф. дис канд. с.-х. наук. Воронеж, 1978. – 24 с.
458. Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. Сер. А, 1926. №2. С. 3-54.
459. Чертовской В.Г. Еловые леса Европейской части СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1978. – 176 с.
460. Чудный А.В. О размещении деревьев в популяциях сосны обыкновенной //Лесоведение, 1976. № 5. С. 63-68
461. Чудный А. В. О сроках испытания потомства деревьев сосны обыкновенной в селекционно-семеноводческих целях // Исследования по лесному семеноводству и выращиванию посадочного материала хвойных пород. М., 1983. С. 3-8.
462. Чупров Н.П. К проблеме усыхания ельников в лесах Европейского севера России // Лесное хозяйство, 2008. №1. С. 24-26.
463. Шварц С.С. Популяционная структура биогеоценоза // Известия АН СССР. Сер. биол. - 1971. № 4. С. 485-494.
464. Швиденко А.З., Щепашенко Д. Г., Нильсон С., Булуй Ю. И. Система моделей роста и динамики продуктивности лесов России (таблицы хода роста) // Лесное хозяйство, 2003. № 6. С. 34-38.
465. Швиденко А.З., Щепашенко Д. Г., Нильсон С., Бугуй Ю. И. Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих

пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). Издание второе, дополненное. Международный институт прикладного системного анализа. М.: Рослесхоз, 2008. – 886 с.

466. Шеверножук Р.Г. Ранняя диагностика в лесной селекции. Воронеж, 1980. – 52 с. Рукопись деп. ЦБНТИлесхоз 8.12.1980 г. № 60 лд.

467. Шеверножук Р.Г. Функциональная диагностика адаптивных свойств древесных растений и перспективы ее использования в лесной селекции // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Брянск. 1997. – 35 с.

468. Шейкина О.В. Селекционно-генетическая оценка плюсового генофонда сосны обыкновенной Чувашской Республики. Дисс. ... к.с.х. наук. Йошкар-Ола. 2004. – 203 с.

469. Шиманюк А.П. Биология древесных и кустарничковых пород СССР. - М.: Просвещение, 1964. – 480 с.

470. Шинкаренко И. Б., Дзедзюля А. А. Оптимизация режимов густоты при целевом выращивании сосновых культур: Обзорная информация ЦБНТИлесхоза. М., 1983, вып. 3. – 28 с.

471. Шмальгаузен, И.И. Факторы эволюции / И.И. Шмальгаузен. - М.: Наука, 1968. – 450 с.

472. Шурхал А.В., Животовский ЛА., Подогас А.В, и др. Генетическая дифференциация сосновых // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: Материалы междунар. симп. (25-30 сентября 1989 г., Воронеж) - М., 1989. С. 114-115.

473. Шутов И.В. Лесосырьевые плантации ели и сосны // Лесное хозяйство. 1985. № 3. С. 34-37

474. Шутов И.В. Дефицит ценной древесины в России как результат недальновидной лесной политики // Лесное хозяйство, 2011. С. 8-19.

475. Шутов И.В., Л.Н. Товкач, Н.М. Минакова и др. Значение неравномерного размещения деревьев в культурах сосны // Лесное хозяйство, 2001. №4. С. 18-20.

476. Шутяев А.М., Географическая изменчивость древесных пород и ее использование при лесовыращивании // Генетика и селекция в лесоводстве. М., 1991. С.124-138.

477. Шутяев А.М. Методика выделения и изучения сортов-популяций древесных видов на экологической основе. Воронеж: НИИЛГиС, 1992. – 19 с.

478. Шутяев А.М. Изменчивость хвойных видов в испытательных культурах Центрального Черноземья. М.: ВНИИЛМ, 2007. – 296 с.

479. Шутяев А.М. Каким быть лесному семеноводству в XXI веке (книга-обзор). Воронеж: Истоки, 2011. – 248 с.

480. Эйтинген Г.Р. Влияние густоты древостоя на рост насаждений // Лесное хоз-во. 1918. Вып. 6-8. С. 16-17.

481. Эйтинген Г.Р. Избранные труды. М., 1962. – 500 с.

482. Этверк И.Э. Некоторые вопросы селекции ели в Эстонской ССР // Генетика и селекция лесных пород. Каунас, 1972. С. 91-100.

- 483.Этверк И.Э. Результаты испытания потомств елей одного насаждения//Разработка основ систем селекции древесных пород: Тезисы докл. совещания 2-25 сентября 1981 г., Рига. Ч.1. С. 122-125.
- 484.Юргенсон Е.И. Ельники Прикамья. Пермь, 1958. – 232 с.
- 485.Яркин В.П. Койков И.Г., Родионов А.П. Основные положения генеральной схемы развития лесного семеноводства основных лесобразующих пород в СССР на селекционной основе. М.: Союзгипролесхоз, 1980. – 90 с.
- 486.Яркин В.П.Долгосрочная программа создания постоянной лесосеменной базы на селекционной основе//Лесн. х-во,1990.-N11. С.34-36.
- 487.Яблоков А.В. Популяционная биология.М.:Высшая школа,1987.- 303 с.
- 488.Яблоков А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. – 136 с.
- 489.Яблоков А.С.Лесосеменное хозяйство.-М.:Лесн. пром-сть, 1965. -466с.
- 490.Яблоков А.С. Селекция древесных пород. - М.: Изд-во с-х. лит-ры., журн. и плакатов, 1962. – 488 с.
- 491.Яковлева Л.В. Оценка экологической и генотипической изменчивости приростов кедра // Труды Никитского Ботанич. сада, 1984. Т. 92. С. 119-125.
- 492.Яковлева Л. В. Методические рекомендации по экспрессному разграничению генотипической и паратипической изменчивости приростов хвойных. - Ялта: Гос. Никитский ботан. сад, 1985. - 16 с.
- 493.Ямалеев О.А., Николаева М.А., Ходачек А.С. 30-летний опыт изучения географической изменчивост ели в Ленинградской области// Труды С-Пб НИИЛХ. Вып. 3(26). С-Пб., 2011. С. 80-96.
- 494.Янбаев Ю.А., Шигапов З.Х., Бахтиярова Р.М. Генетическое разнообразие и уровень инбридинга природных популяций сосны обыкновенной // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. - М., 1989. С. 118-120
- 495.Lindgren Dag. Prediction and optimization of genetic gain with regard to genotypex environment interaction // Studia forestalia snecica, 1984, №166.
- 496.Lundkvist K. Genetic Structure in natural and cultivated forest tree populations. - Silva fennica. - 1982. - V 16. - № 2. - P. 141-149.
- 497.Barnett J., Dunlap J. Sorting loblolly pine orchard seeds by size for containerized seedlings produktion. - S.J. Appl. Forestry, 1982, 6. p. 112-115.
- 498.Baumanis I., Lipins L. Forest science in Latvia // Bal-tic Forestry, 1995.- Vol.1. N1. P. 22-29.
- 499.Bergmann F. Genetic distance between populations. Determining the genetic distance between European populations of isozyme gene frequencies // Silv. Genet. 1974. V.23.P.28-32.
- 500.Falconer D.S. Introduction to quantitative genetics. Edinburg-London: Oliver and Boyd, 1960. – 365 p.
- 501.Falkenhagen E.R. Influences of testing sites on the genetic correlations in openpollinated family trials of Pinus elliottii in South Africa // Theor. and Appl. Genet. -1989. - 77. N 6. С 873-880.

502. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon press, 1930.-272 p.
503. Florence L.Z., Dancik B.P. Soil-microsite differentiation, growth and genetic variation of lodgepole pine in the foothills of Alberta, Canada: // *Commun. Soil Sci. And Plant Anal.* 1988. V. 19. P. 7-12.
504. Franklin E.C. Genetic load in loblolly pine // *Amer. Nature.*- 1972.- 106, 948. P.262-265.
505. Franklin E.C. Survey of mutant forms and inbreeding depression in species of the Family Pinaceae // *USDA Forest Res. Paper.*- 1970.-EE-61 . P. 1-21.
506. Gabrilavicius R. Genotypic structure of Scots pine populations // *Biology.*- Vilnius, 1994.-N2.-P.29-30.
507. Gabrilavicius R., Danusevicius I. Genetic resources of conifers and their conservation in Lithuania // *Baltic Forestry.* -Kaunas, Girionys, 1996. Vol.2.-N1. P.15-21.
508. Clausen J. Stages of the evolution of plant species. N.Y., 1951. – 206 p.
509. Giertych, M. Provenance variation in growth and phenology / M. Giertych // *In: Genetics of Scots pine.* – Budapest: Akademiai Kiado, 1991. – P. 87-101.
510. Golikov A.M. Adaptive disparity of dissymmetrical forms of *Pinus silvestris* L. and *Picea abies* L. Karst. in the north-west of Russian SFSR. // *Symmetry of structure. Interdisciplinary symmetry symposia, 1.* Budapest: The Hungarian Academy of Sciences, 1989. P. 168-171
511. Haldane J.B.S. A mathematical theory of natural and artificial selection. 5. Selection and mutation // *Proc. Cambridge Philos. Soc.*, 1927, vol. 23. - P.838-844.
512. Hardy G.H. Mendelian proportions in a mixed population // *Science*, 1908. Vol. 28. P.49-50.
513. Isakov Yu.N. Breeding methods and preservation of woody plants genetic variability // *Forest sector development problems/ Abstracts of the International conference 18-19.10.1998, Petrozavodsk, 1998.* P.12-13.
514. Kairiukstis L. The development of Forest Science in Lithuania // *Baltic Forestry.*-1995. Vol.1. №1. P.6-16.
515. Koski V. A study of pollen dispersal as a mechanism of gene flow in conifers. *Comm. Inst.For.Fenn.* 1970. № 4. 78 s.
516. Languer W. Eine Mendelspaltung bei Aurea-Formen von *Picea abies* (L.) Karst. Als Mittel zur Klärung der Befruchtungsverhältnisse im Walde // *Z. Forest-Genet. Forstplanzzucht*, 1953. N2. S.49-51.
517. Lambeth C. C. Buutfnen J. P. Duke S. D. Mc Culiough. Early Selection is effective in 20-year old Genetice Tests of Loblolly pine // *Silvae genetica*, 1983. № 32, №5-6. P. 10-18
518. Lundkvist K., Rudin D. Genetic variation in 11 populations of *Picea abies* in Sweden as determined by isozyme analysis // *Hereditas.* 1977. V.85. P.67-74.
519. Magnussen S., Yeatman C.W. Adjusting for interrow competition in a jack pine provenance trial // *Silvae Genet.* - 1987. V. 36. N 5. P. 206-217.
520. Matheson A.C., Spencer D.J., Magnussen D. Optimum age for selection of *Pinus radiata* using basal area under bark for age: Sige correlations // *Silvae Genet.* -1994. V.43. N5/6. P. 352-357.



521. Namkoong G., Conkl M.T. Time trends in genetic control of height growth in Ponderosa pine // *Forest Sciences*, 1976 Vol.22. №1. P.2- 12.
522. Rubner K. Zum Baumrassenproblem in Mitteleuropa // *Fors-twesen*. -1956. Bd.107. N4. S. 41-54.
523. Szymanski S. Wplyw jakosci sadzonek sosnowych na wzrost i roznicowanie sie drzewostanu. Pr. Komis. nauk rob. i komis. nauk les. PTPN, 1979, №48.
524. Schrum G. M., Gerhold H. D., et al. Genetic variances of Scotch pine environment and age effects // *Forest sciences*. - 1975. Vol.21. №4. P.330- 339
525. Shelbourne C.J.A. Genotype-environment interaction: its study and its implications in forest tree improvemen // *Proc. IUFRO Genetics-SAB-RAO Joint Symp.* - Tokyo,1972.-B1(1). P. 1-24.
526. Stebbins G.L. Variation and evolution in plants. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1950. – 650 p.
527. Stern K., Gregorius H.R. Schätzungen der effektiven Populationsgrösse bei *Pinus sylvestris* // *Theor. And Appl. Genet.* - 1972. Vol.42, N3. P. 107-110.
528. Stern K. Über die Ergebnisse einiger Versuche zur räumlichen und zeitlichen Teilung des Pollens einzelner Kiefern // *Ztschr. Pflanzenzucht.* - 1972. - Bd.67, H.4.S.313-326.
529. Sarvas R. Establishment and registration of seed orchards // *Folia forest.* - 1970. N.89. P. 1-24.
530. Squillace A.E., Gansel C. E/ Juvenil: nature correlations in slash pine// *Forest Sci.*, 1974, 20. №3.
531. Spurr S.H., Barnes B.V. *Forestry ecology*. - New York , 1980. - 687 p.
532. Steven H.M., Carlisle A. *The native pinewoods of Scot-land*. -Ed inburg-London, 1959.-114 p.
533. Urbanski K. Wpływ ciezaru nasion sosny zwyczajnej, pochodzących z różnych drzew, na wielkość jednorocznych ciętek. - *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu*, 1978. T. 96. C. 159-167.
534. Vanyushin B. F. Replicativ DNA methylation in animals and higher plants//*Current Topics in Microbiology and Immunology*. - 1984 V. 108. P. 99-114.
535. Wright J.W. Genetics implications of long distance pollen transport // *Z.Forestgenet. und Forstpflanzenzucht.* - 1955. - Bd.4, N4/5. S. 126-128.
536. Wright S. The genetical structure of populations // *Ann. Eugenics*. 1951. Vol.15.P.323-354.
537. Zobel B., Talbert G. *Applied Forest Tree Improvement*. Printed in the United States of America. New York: John Wiley Sons, 1984. - 505 p.
538. Turresson G. The species and the varieties as ecological units // *Hereditas*, 1922a. Vol.3. P.100-113.
539. Turresson G. The genotypical response of the plant species to the habitat // *Hereditas*, 1922b. Vol.3. P.211-350.
540. Turresson G. The selective effect of climate upon the plant species // *Hereditas*, 1931. Vol.14. P.99-152.

*Научное издание*

**Рогозин Михаил Владимирович**

**СЕЛЕКЦИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ  
ДЛЯ ПЛАНТАЦИОННОГО ВЫРАЩИВАНИЯ**

Монография

Издается в авторской редакции

Подписано к использованию 07.06.2013

Объем данных 2,2 Мб.

Экземпляр электронного издания включает в себя  
1 CD-R, 1 пластиковый бокс, 1 вкладыш в пластиковый бокс

Издательский центр  
Пермского государственного  
национального исследовательского университета.  
614990, г. Пермь, ул. А.И. Букирева, 15