

## ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАЧЕСТВА ШИШЕК И СЕМЯН КЕДРА СИБИРСКОГО НА ПЛАНТАЦИИ С РАЗРЕЖЕННОЙ ПОСАДКОЙ

А.В. Попов<sup>1,2</sup>, С.Н. Велисевич<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, 634055, г. Томск, пр. Академический, д. 10/3

<sup>2</sup>Национальный исследовательский Томский государственный университет, 634050, г. Томск, пр. Ленина, д. 36

tomskceltic@gmail.com

Представлены результаты изучения уровня и характера изменчивости качества шишек и семян у 32 деревьев кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). Использована система признаков, которая отражает последовательность процесса формирования урожая — от дифференциации шишки до созревания семян. Установлен максимальный уровень изменчивости у признаков, характеризующих отклонения в эмбриогенезе семян, что приводит к увеличению доли недоразвитых, пустых и неполных семян, а у признаков, обусловленных влиянием материнского растения на особенности заложения, дифференциации и роста шишек (число чешуй и семян) уровень изменчивости существенно ниже. Определено нормальное распределение признаков, характеризующих количество различных элементов шишек. Показано, что распределения признаков, отражающих уровень абортности семяпочек на различных этапах их развития, свойственны положительные асимметрия и эксцесс. Предлагается в качестве итогового селекционного признака с высоким уровнем внутрипопуляционной изменчивости использовать массу полных семян дерева в пересчете на единицу площади горизонтальной проекции кроны, поскольку использование этого признака является перспективным для поиска деревьев, сочетающих узкокронность с большой массой семян.

**Ключевые слова:** кедр сибирский, внутрипопуляционная изменчивость, плантация с разреженной посадкой, структура шишек, качество семян

**Ссылка для цитирования:** Попов А.В., Велисевич С.Н. Внутрипопуляционная изменчивость качества шишек и семян кедр сибирского на плантации с разреженной посадкой // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2021. Т. 25. № 3. С. 34–41. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-3-34-41

Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) — единственный в России орехоплодный вид, семена которого являются популярным пищевым продуктом как в России, так и за рубежом, высокоценным для человека и природных экосистем. В настоящее время тем не менее продолжают незаконные рубки в кедровых лесах, изъятие семян из естественных популяций, что крайне негативно отражается на их воспроизводстве [1]. Единственным выходом из сложившегося положения представляется введение кедр в культуру путем создания специальных орехоплодных плантаций (прививочным или семенным материалом), ориентированных на производство товарного кедрового ореха. Такая мера будет значительно способствовать решению проблемы рационального использования российского лесного генофонда и актуального на сегодняшний день развития импорта кедровых орехов.

Кедровые орехоплодные плантации в России создаются уже давно, однако заметных успехов до сих пор достичь не удалось по нескольким причинам. Прежде всего ограничивают развитие этого процесса медленный рост деревьев кедр на ранних этапах онтогенеза, их позднее вступление в половую репродукцию [2], невозможность ввоза селекционного материала из-за рубежа, поскольку вид характеризуется исключительно российским ареалом. Усложняет ситуацию и

необходимость длительного многоступенчатого селекционного процесса [3], начинающегося с отбора в естественных или полустественных насаждениях (припоселковых кедровниках) плюсовых высокоурожайных деревьев по фенотипу. После этого следуют несколько этапов испытания отобранного материала на клоновых плантациях: выделение плюсовых генотипов, затем элитных сортов-клонов из их числа, и лишь после этого возможен окончательный отбор проверенных высокоурожайных генотипов [4]. Кроме трудоемкости самого селекционного процесса и отсутствия финансирования создание орехоплодных плантаций тормозится несовершенством методик. Например, в действующих «Рекомендациях по отбору плюсовых деревьев кедр сибирского на семенную продуктивность» [5] прямой отбор по обилию плодоношения предлагается проводить с использованием примитивной глазомерной методики.

Сочетание перечисленных выше негативных факторов привело к тому, что селекционная работа остановилась на этапе отбора плюсовых деревьев по фенотипу и создания первого цикла испытательных культур [1, 3, 4, 6–10]. Однако даже этих исследований оказалось достаточно, чтобы понять, что высокая фенотипическая изменчивость по урожайности в естественных популяциях, где проводился отбор плюсовых

деревьев, практически не имеет генотипической природы [11]. Иначе говоря, свойственная материнским деревьям повышенная урожайность не проявилась в их вегетативном потомстве. Это свидетельствует о том, что в естественных насаждениях и припоселковых кедровниках доля генотипической изменчивости плодоношения в общей фенотипической изменчивости незначительна [12]. Таким образом, перспективные для селекции генотипы можно выявить только при глубоком анализе генеративной структуры кроны деревьев [13, 14], а это, к сожалению, еще более усложнило бы и растянуло во времени селекционный процесс.

Повышение эффективности первоначального отбора на урожайность возможно путем создания специальных искусственных популяций. Об актуальности этой работы уже говорилось ранее [4, 10–13, 15–18]. Это — лесные плантации с разреженной посадкой, созданные из семян местного происхождения с близким к исходному уровню генетического полиморфизма [19]. Разреженная посадка почти вдвое сокращает возраст вступления в половую репродукцию [4, 20, 21]. Однако наиболее важным их преимуществом является отсутствие внутри- и межвидовой конкуренции, что существенно снижает уровень естественного отбора и увеличивает генетический полиморфизм [22, 23]. Это позволяет выживать особям с предрасположенностью к более раннему и обильному плодоношению, которые в условиях сомкнутого насаждения вследствие больших энергетических затрат на эти цели и отставания в росте имели бы мало шансов выжить в борьбе за существование. Индивидуальная селекция на количество и качество урожая, проводимая на таких плантациях, может быть результативнее, поскольку здесь больше возможностей для отбора деревьев с нехарактерным для естественных насаждений аномально ранним и обильным плодоношением [21], высоким качеством шишек и семян.

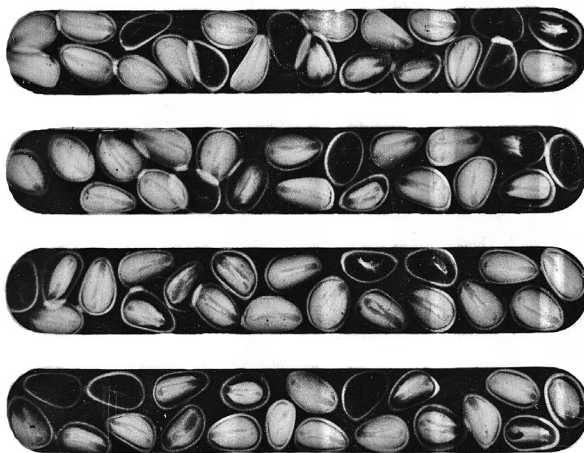
### Цель работы

Цель работы — анализ уровня внутрипопуляционной изменчивости признаков, характеризующих весь ход формирования урожая семян — от дифференциации шишки до созревания семян на примере молодых плодоносящих деревьев кедр сибирского, произрастающих на плантации с разреженной посадкой, а по результатам этого анализа — оценка значимости и перспективности отдельных признаков дерева, характеризующих генеративное развитие для селекции, выдача рекомендаций по усовершенствованию методов первичного отбора в естественных и искусственных популяциях.

### Материалы и методы исследования

Анализируемая плантация расположена на юге равнинной западносибирской части ареала кедр сибирского на территории Калтайского участкового лесничества Томской обл. ( $56^{\circ}13'$  с. ш.,  $84^{\circ}49'$  в. д.). Она создана из семян местной популяции, которые были высажены в 1977 г. в качестве производственных культур с обычной плотностью —  $0,75 \times 3$  м. В 1987 г., по достижении деревьями высоты 1,5 м, их выкопали и рассаживали по схеме  $8 \times 8$  м. За деревьями плантации осуществляется регулярный лесотехнический уход. К 2019 г. они достигли 42-летнего возраста и генеративного этапа развития.

Для анализа качества шишек и семян с каждого дерева в конце августа 2019 г. был взят образец — 10 зрелых шишек, отобранных случайно из числа неповрежденных насекомыми и птицами. Анализ структуры шишек проводили по общепринятым методикам [24, 25]. Для этого отделяли чешуи от оси и подсчитывали число стерильных (без семян) и фертильных (с семенами). Стерильные чешуи были сосредоточены в проксимальной и дистальной частях шишек, но в небольшом количестве встречались и в медиальной части, где должны располагаться фертильные чешуи. Поэтому подсчет этих трех категорий стерильных чешуй проводили отдельно. Семена подразделяли на развитые (нормального размера) и недоразвитые (явно меньшего размера). Качество развитых семян определяли методом рентгенографии [26, 27].



**Рис. 1.** Фрагмент рентгенограммы семян. Полные семена имеют светло окрашенный эндосперм, занимающий весь объем семени, пустые семена имеют темную окраску со светлыми остатками сохшегося эндосперма, неполные семена представлены различными вариантами дефекта эндосперма

**Fig. 1.** The fragments of seeds x-ray. Full seeds have a light colored endosperm that occupies the entire volume of the seed, empty seeds are dark in color with light residues of shriveled endosperm, incomplete seeds have a various variants of endosperm defect

На рентгенограмме (рис. 1) подсчитывали число: полных семян с полноценным эндоспермом и зародышем, семян с недоразвитым эндоспермом с живым или мертвым зародышем и пустых семян без эндосперма и зародыша. Массу семян определяли путем взвешивания 100 полных семян. Кроме абсолютных показателей использовали относительный — массу полных семян дерева на единицу площади горизонтальной проекции кроны.

Анализ фактического материала проводили с использованием программ Microsoft Excel и Statistica 12.0.

## Результаты и обсуждение

У кедра сибирского цикл развития шишки (женского стробила) растянут на три года [13], поэтому структура зрелых шишек складывается на протяжении трехлетнего периода под действием разнообразных факторов, подразделяющихся на три качественно различающиеся группы [25]: 1) подверженные влиянию материнского растения на особенности заложения, дифференциации и роста шишек и семян; 2) зависящие от условий опыления, т. е. пыльцевого режима, количества и качества пыльцы; 3) зависящие от взаимодействия пыльцы и семяпочки, мужских и женских гамет, совместимости их генотипов в процессах оплодотворения и эмбриогенеза. Признаки, использованные в настоящей работе, складываются под действием различного соотношения этих трех групп факторов.

Первые две группы факторов определяют структуру шишек. Она характеризуется соотношением различных категорий чешуй: фертильных, стерильных в проксимальной, дистальной и медиальной зонах. При благоприятном течении процессов опыления и оплодотворения медиальная зона шишек почти полностью занята фертильными чешуями, под которыми формируются семена. Стерильных чешуй в этом случае мало или же они отсутствуют. Сокращение доли фертильных чешуй за счет увеличения доли стерильных свидетельствует о возможных отклонениях в ходе опыления и оплодотворения.

Анализ полученных результатов показал, что для общего количества чешуй в шишке характерен низкий уровень изменчивости и тенденция к отрицательной асимметрии (табл. 1). Более половины всех чешуй приходится на самые мелкие и лишенные семян стерильные чешуи у проксимального и дистального полюсов шишки, причем более четверти из них — проксимальные. Уровень изменчивости этих двух признаков связан с числом чешуй в каждой из зон: чем выше доля зоны, тем меньше уровень индивидуальной изменчивости. Распределение характеризуется значительной положительной асимметрией. Доля

медиальной зоны шишки, где располагаются фертильные (потенциально семенные) чешуи составляет всего лишь 46 %. К примеру, у зрелых деревьев из припоселковых кедровников она достигает 60 % [25]. Тем не менее, значительный уровень изменчивости по структуре шишек позволяет отобрать особи с долей фертильной зоны, превышающей среднее для популяции значение на 20–25 %. Таких деревьев на исследуемой нами плантации оказалось 4 шт.

Вторая и третья группа факторов, которые в совокупности влияют на успех взаимодействия пыльцы и семяпочки, оплодотворение и ход эмбриогенеза, определяют количество и качество семян с учетом их потерь на последовательных стадиях развития. Каждая семенная чешуя в норме несет две семяпочки и соответственно два семени. Если бы каждая из потенциально семенных чешуй в медиальной зоне зрелой шишки имела два семени, то при среднем числе чешуй 45,4 шт. исходное число семяпочек составило бы 90,8 шт. (табл. 2). Однако 5,5 % чешуй фертильной зоны шишки не имеют семян, т. е. являются стерильными (см. табл. 1). Кроме того, часть фертильных чешуй имеют одно семя вместо двух. Поэтому фактическое количество семян (в процентах потенциально возможного — уровень семификации) составляет в среднем 70,3 %. Часть семян (в среднем 4,9 %) являются недоразвитыми. Они не имеют ни зародыша, ни эндосперма. Из числа развитых семян 16,5 % являются совершенно пустыми, 6,3 % имеют недоразвитый эндосперм. Доля полных семян в шишке — 55 % потенциально возможного количества. Таким образом, 45,9 % семяпочек не образуют полноценных семян: 26 % вообще не дают семян, 3,6 % развиваются в недоразвитые, 11,8 % — в пустые семена нормального размера и 4,5 % — в семена с недоразвитым эндоспермом.

Исходное число семяпочек отличается средним уровнем изменчивости и близким к нормальному распределению. В распределении по числу потенциальных → развитых → полных семян проявляется тенденция к положительной асимметрии, а уровень изменчивости в этой последовательности увеличивается. Однако резкая асимметрия распределений особенно хорошо заметна при анализе признаков, непосредственно характеризующих потери урожая семян на различных стадиях развития. Наблюдается аномально высокий уровень изменчивости по числу недоразвитых семян. У некоторых деревьев потери на отдельных этапах практически отсутствуют, у большинства незначительны и лишь у немногих деревьев достигают 40...50 %. Например, из 32 деревьев 3 имеют долю недоразвитых семян свыше 10 %, 2 дерева — свыше 20 % и одно

Т а б л и ц а 1

**Внутрипопуляционная изменчивость числа чешуй шишек****Intrapopulation variability number of scales in cone**

Признак	$X \pm \sigma$	Min...max	$C_v, \%$	$A_s$	$E_k$
Сумма чешуй, шт.	84,2 ± 10,52	61...120	12,5	-0,44	-0,61
Стерильные в проксимальной зоне, шт.	26,2 ± 4,82	15...44	18,4	0,49	-0,19
Стерильные в дистальной зоне, шт.	12,6 ± 3,71	6...26	29,4	0,89	0,61
Фертильные в медиальной зоне, шт.	40,8 ± 10,04	15...71	24,6	0,15	-0,02
Стерильные в медиальной зоне, шт.	4,6 ± 4,94	0...27	107,9	1,59	2,13
<i>Примечание.</i> $X$ – среднее значение; $\sigma$ – стандартное отклонение; $C_v$ — коэффициент вариации; $A_s$ — асимметрия; $E_k$ — эксцесс.					

Т а б л и ц а 2

**Внутрипопуляционная изменчивость в ряду признаков, характеризующих количество семян с учетом их потерь на последовательных стадиях развития****Intrapopulation variability of group traits characterizing the number of seeds into record their losses at successive stages of development**

Признак	$X \pm \sigma$	Min...max	$C_v, \%$	$A_s$	$E_k$
Исходное число семян, шт.	90,8 ± 20,61	38...146	22,7	0,05	-0,2
Число погибших семян, шт.	23,6 ± 14,41	1...83	61,0	0,69	-0,35
Число развитых семян, шт.	64,8 ± 19,53	16...121	30,6	0,21	0,28
Число недоразвитых семян, шт.	3,3 ± 8,27	0...51	249,5	4,86	25,21
Число полных семян	50,0 ± 18,69	9...96	38,2	0,03	0,16
Число пустых семян	10,7 ± 7,56	1...37	70,7	0,78	-0,14
Число семян с недоразвитым эндоспермом	4,1 ± 5,29	0...30	127,7	1,98	4,65

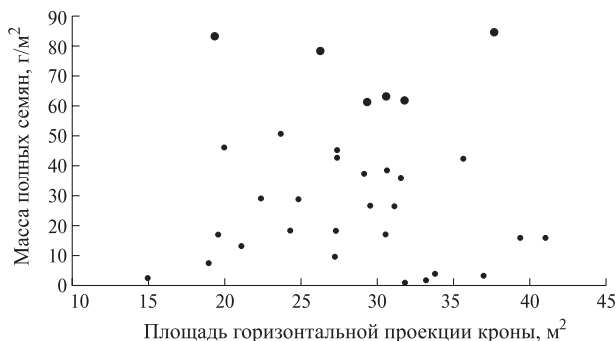
дерево — свыше 45 %. Подобное распределение характерно и для доли пустых семян и семян с недоразвитым эндоспермом. Уровень внутрипопуляционной изменчивости этих признаков также очень высок.

Что касается потерь урожая семян, то традиционно рассматривают несколько этапов (последовательных хронологических периодов развития семян), на которых происходит остановка развития [13]. Семяпочки, прекратившие развитие до оплодотворения, образуют недоразвитые семена. Семена нормального размера, но пустые, формируются в результате отсутствия оплодотворения, а имеющие неполный или поврежденный эндосперм — вследствие нарушений в эмбриогенезе. Следовательно, остановка развития, приводящая к образованию недоразвитых и неполных семян, может происходить практически на любом этапе, но у большинства исследованных нами деревьев основная масса погибших до оплодотворения семян останавливается в развитии в самом начале периода роста по причине отсутствия оплодотворения. Это самый «критический» этап, когда смертность семян резко увеличивается.

Из признаков, характеризующих потери урожая семян, наиболее хорошо изучена только внутрипопуляционная изменчивость полнозернистости. Этот признак в популяциях варьирует

примерно от 50 до 95 % [28–30]. Распределение деревьев по полнозернистости имеет распределение близкое к нормальному, так как у большинства деревьев плантации доля пустых семян не превышает 17 %, а деревья с более высокой их долей (25–57 %) не превышают 18 % всех деревьев плантации. Поэтому наши данные по внутрипопуляционной изменчивости доли пустых семян согласуются с имеющимися в литературе. Другие признаки потери урожая (доля погибших семян, доля недоразвитых семян и доля семян с недоразвитым эндоспермом) имеют такие же высокий уровень изменчивости, асимметрию и эксцесс. По каждому из этих признаков встречаются деревья практически без потерь урожая на данном этапе и деревья с потерями до 87 %. Деревья без семян в шишках или с абсолютно пустыми семенами в нашей работе не встречены.

Итоговый результат формирования семени мы оцениваем по его массе. Природа этого признака сложная и определяется влиянием различных факторов. С одной стороны, масса семян зависит от размера шишки. Из предшествующих исследований известно, что чем больше шишка, тем больше масса одного полного семени [18]. С другой стороны, если в шишке по какой-то причине мало развитых семян, например, в среднем не по два развитых семени под чешуей,



**Рис. 2.** Связь между массой полных семян на 1 м<sup>2</sup> площади проекции кроны и ее площадью у деревьев кедра сибирского на плантации с разреженной посадкой (крупным маркером выделены шесть деревьев, сочетающих большую массу семян на дереве при минимальных размерах кроны)

**Fig. 2.** The relationship between the weight of full seeds per 1 m<sup>2</sup> of crown projection area and area crown of Siberian cedar trees on a sparse stand plantation (a large marker are marked the six trees, combining a large mass of seeds on a tree with a minimum crown size)

а по одному, то масса одного полного семени сразу же заметно увеличивается по причине того, что одно семя под чешуей имеет больше возможностей для роста. Анализ полученных результатов показал, что масса одного полного семени (286,7 мг) оказалась положительно связана с длиной ( $r = 0,36$ ) и диаметром шишки ( $r = 0,62$ ) и отрицательно связана с числом развитых семян в шишке ( $r = -0,17$ ). Иначе говоря, масса семени в большей степени зависит от размера шишки — ее потенциала, чем от потерь урожая.

Масса семени отличается очень низким уровнем внутрипопуляционной изменчивости (5%), однако тенденция к положительной асимметрии в распределении деревьев по массе одного полного семени позволяет отобрать особи, у которых значение этого признака на 30...40% превышает средний уровень. Таких деревьев на исследуемой плантации — 2 шт.

Итоговый показатель, по которому предполагается вести селекцию — это масса всех полных семян в шишке. Он определяется прежде всего числом полных семян в шишке ( $r = 0,79$ ), в меньшей степени зависит от размеров самой шишки — ее длины ( $r = 0,59$ ) и диаметра ( $r = 0,62$ ), а также от числа фертильных чешуй ( $r = 0,53$ ). По этому признаку выделяемы 5 деревьев с массой семян в шишке, превышающей 19 г. Уровень внутрипопуляционной изменчивости по данному признаку — высокий ( $C_v = 32,2\%$ ).

Оптимизировать отбор особей с генотипической предрасположенностью к обильному плодоношению позволит использование «фоновых» признаков. А.И. Ирошников [15] и В.Н. Воробьев [31] ранее предлагали использовать число

шишек в расчете на 1 см диаметра ствола в качестве главного селектируемого признака. Мы полагаем, что более адекватным поставленной задаче будет расчет урожайности на единицу площади горизонтальной проекции кроны, которая точнее характеризует текущее физиологическое состояние дерева. Поэтому в качестве итогового селекционного признака мы предлагаем использовать массу всех полных семян дерева на 1 м<sup>2</sup> площади горизонтальной проекции кроны. В среднем по плантации значение этого признака составило 32,1 г/м<sup>2</sup>, а высокий уровень его изменчивости (76,4%) позволил выделить шесть лучших деревьев, которые сочетают узкокронность с большой массой семян (56,6 г/м<sup>2</sup>) (рис. 2). Такие выдающиеся деревья перспективны для заложения промышленной орехоплодной плантации, селекционный дифференциал которой может увеличиться почти вдвое. Поскольку самоопыление у кедра сибирского не снижает качества семян [32], возможно заложение таких плантаций на основе небольшого числа клонов.

## Выводы

Анализ внутрипопуляционной изменчивости структуры урожая кедра сибирского показал, что максимальный уровень изменчивости отмечается у признаков, характеризующих отклонения в эмбриогенезе семян, которые обуславливают увеличение доли недоразвитых, пустых и неполных семян. Уровень изменчивости признаков, вызванных влиянием материнского растения на особенности заложения, дифференциации и роста шишек (число всех чешуй, в том числе в проксимальной и дистальной зонах, число всех семян), существенно меньше. Эти признаки имеют нормальное распределение. Положительные асимметрия и эксцесс свойственны распределениям признаков, отражающих уровень абортивности семяпочек на различных этапах их развития (число стерильных чешуй в медиальной зоне шишки, число недоразвитых семян, число пустых и неполных семян). В качестве итогового селекционного признака с высоким уровнем внутрипопуляционной изменчивости предлагается использовать массу полных семян в шишке в пересчете на единицу площади горизонтальной проекции кроны. Использование этого признака перспективно для поиска деревьев, сочетающих узкокронность с большой массой семян.

## Список литературы

- [1] Ильичев Ю.Н., Шуваев Д.Н. Состояние клоновых объектов кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour Республики Алтай: сохранность и перспективы селекции // Сибирский лесной журнал, 2016. № 5. С. 33–44.

- [2] Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Журнал Сибирского федерального университета. Биология, 2011. Т. 4. № 1. С. 3–22.
- [3] Титов Е.В. Плантационное выращивание кедровых сосен. Воронеж: ВГЛТА, 2004. 165 с.
- [4] Титов Е.В. Эффективный метод определения урожайности прививок кедров сибирского // Лесотехнический журнал, 2015. № 3. С. 112–122. DOI: 10.12737/14159
- [5] Ирошников А.И., Титов Е.В. Рекомендации по отбору плюсовых деревьев кедров сибирского на семенную продуктивность. Воронеж: Изд-во ЗАО «ВНИИЦлесресурс», 2000. 36 с.
- [6] Колегова Н.Ф. Географические прививочные плантации кедров и сосны // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири / под ред. Е.Г. Мининой. Новосибирск: Наука, 1977. С. 154–166.
- [7] Кузнецова Г.В. Семеношение и качество семян клонов кедров сибирского разного происхождения на плантации в Красноярской лесостепи // Лесоведение, 2003. № 6. С. 42–48.
- [8] Брынцев В.А. Исследование семеношения кедров сибирского при интродукции // Лесохозяйственная информация, 1993. № 7. С. 29.
- [9] Земляной А.И., Ильичев Ю.Н., Тараканов В.В. Межклоновая изменчивость кедров сибирского по элементам семенной продуктивности: перспективы отбора // Хвойные бореальной зоны, 2010. № 1–2. С. 77–82.
- [10] Титов Е.В. Выделение сортов-клонов по семенной продуктивности у кедров сибирского // Лесное хозяйство, 2008. № 5. С. 31–33.
- [11] Горошкевич С.Н. Селекция кедров сибирского как орехоплодной породы // Лесное хозяйство, 2000. № 4. С. 25–27.
- [12] Авров Ф.Д., Воробьев В.Н. Экологические, селекционные и организационно-технические проблемы современного искусственного лесовосстановления // Проблемы региональной экологии, 1994. Вып. 2. С. 69–73.
- [13] Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедров сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 272 с.
- [14] Воробьев В.Н., Воробьева Н.А., Горошкевич С.Н. Рост и пол кедров сибирского. Новосибирск: Наука, 1989. 167 с.
- [15] Ирошников А.И. Полиморфизм популяций кедров сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири / под ред. Е.Г. Мининой, А.И. Ирошниковой. Красноярск: Изд-во Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1974. С. 77–103.
- [16] Авров Ф.Д. Экология и селекция лиственницы. Томск: Изд-во «Спектр» ИОА СО РАН, 1996. 213 с.
- [17] Авров Ф.Д., Воробьев В.Н. Проблемы и перспективы лесовосстановления и лесного семеноводства // Лесное хозяйство, 1992. № 5. С. 39–41.
- [18] Горошкевич С.Н. Пространственно-временная и структурно-функциональная организация кроны кедров сибирского: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2011. 37 с.
- [19] Afonso A., Gonçalves A.C., Pereira D.G. *Pinus pinea* (L.) nut and kernel productivity in relation to cone, tree and stand characteristics // Agroforestry Systems, 2020, v. 94, pp. 2065–2079. DOI: 10.1007/s10457-020-00523-4
- [20] Матвеева Р.Н., Милютин Л.И., Буторова О.Ф., Братилова Н.П. Отбор деревьев кедров сибирского высокой репродуктивной способности на географической лесосеменной плантации // ИзВУЗ Лесной журнал, 2017. № 2. С. 9–20. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.2.9.
- [21] Велисевич С.Н., Попов А.В. Структура разнообразия по вегетативной и генеративной структуре кроны кедров сибирского на плантации с разреженной посадкой // ИзВУЗ Лесной журнал, 2019. № 5. С. 35–47. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.5.35
- [22] Петрова Е.А., Велисевич С.Н., Белоконов М.М. Вступление в половую репродукцию и гетерозиготность сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du tour) при различных способах формирования искусственных популяций // Структурно-функциональная организация и динамика лесов. Красноярск: Изд-во Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2004. С. 455–457.
- [23] Велисевич С.Н., Петрова Е.А. Рост и вступление в плодоношение деревьев орехоплодной плантации и производственных культур кедров сибирского // Лесное хозяйство, 2006. № 3. С. 39–40.
- [24] Owens J.N., Kittirat T., Mahalovich M.F. Whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) seed production in natural stands // Forest Ecology and Management, 2008, v. 255, iss. 3–4, pp. 803–809. DOI:10.1016/j.foreco.2007.09.067
- [25] Горошкевич С.Н., Хуторной О.В. Внутрипопуляционное разнообразие шишек и семян *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение 1. Уровень и характер изменчивости признаков // Растительные ресурсы, 1996. Т. 32. Вып. 3. С. 1–11.
- [26] Щербакова М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. Красноярск: Красноярское книжное изд-во, 1965. 35 с.
- [27] Castilleja-Sánchez P., Delgado Valerio P., Sáenz-Romero C., Herrerías-Diego Y. Reproductive success and inbreeding differ in fragmented populations of *Pinus rzedowskii* and *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, two endemic mexican pines under threat // Forests, 2016, v. 7, iss. 8, pp. 178–194. DOI: 10.3390/f7080178
- [28] Щербакова М.А. Определение качества семян рентгенографическим методом // Плодоношение кедров сибирского в Восточной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 62. С. 168–173.
- [29] Dreimanis A., Smemane I. Priedes generativo organu mainiba sekly plantacija // Latv. lankšaimn akad. raksti., 1976, v. 112, pp. 9–12.
- [30] Ефимов Ю.П. Принципы и методы отбора деревьев по особенностям плодоношения // Рекомендации по повышению урожая и качества семян на плантациях и лесосеменных участках сосны и дуба в ЦЧО. Воронеж: Изд-во ЦНИЛГиС, 1981. С.5–9.
- [31] Воробьев В.Н. Методика оценки и отбора деревьев кедров сибирского на урожайность // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции и семеноводства. Методы селекции древесных пород: Сб. тезисов докл. совещания (13–15 августа 1974, Рига). Рига: [б. и.], 1974. С. 32–36.
- [32] Авров Ф.Д. Посевные качества семян и фенологическое развитие деревьев припоселковых кедровников // Проблемы кедров. Организация комплексного хозяйства / под ред. В.Н. Воробьева. Томск: Изд-во ТИЦ СО АН СССР, 1989. Вып. 1. С. 113–121.

## Сведения об авторах

**Попов Александр Владимирович** — аспирант НИ ТГУ, ст. преподаватель кафедры лесного хозяйства и ландшафтного строительства НИ ТГУ, инженер I кат., ИМКЭС СО РАН, tomस्कeltic@gmail.com

**Велисевич Светлана Николаевна** — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. ИМКЭС СО РАН, velisevich@imces.ru

Поступила в редакцию 30.12.2020.

Принята к публикации 18.01.2021.

# INTRAPOPULATION VARIATION OF SIBERIAN STONE PINE CONES AND SEEDS QUALITY IN SPACED PLANTING PLOTS

A.V. Popov<sup>1, 2</sup>, S.N. Velisevich<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3, Academicheskoy av., 634055, Tomsk, Russia

<sup>2</sup>Tomsk State University, 36, Lenina av., 634050, Tomsk, Russia

tomskceltic@gmail.com

For Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour), a valuable nut-bearing species, the development of a system of selectively significant signs of crop quality is relevant, which is necessary for the introduction of this species into culture. Were studied the level and nature of variability in the quality of cones and seeds in 32 trees on a 42-year-old plantation with sparse planting trees of 8×8 m (south of the Tomsk region). The used system of traits reflects the sequence of the crop formation process — from cone differentiation to seed ripening. We are establish that the maximum level of variability is observed in characters characterizing deviations in seed embryogenesis, leading to an increase in the proportion of underdeveloped, empty and incomplete seeds. The level of variability of traits caused by the influence of the mother plant is much lower on the features of the establishment, differentiation, and growth of cones (the number of scales and seeds). The signs characterizing the number of different elements of the cones have a normal distribution. Positive asymmetry and kurtosis are characteristic of the distributions of signs reflecting the level of abortion of the ovules at different stages of their development. As the final selection trait with a high level of intrapopulation variability, we are proposing to use the mass of full tree seeds per unit area of the horizontal projection of the crown. The use of this trait is promising for the search for trees combining a narrow crown with a large mass of seeds.

**Keywords:** Siberian stone pine, intrapopulation variability, sparse plantation, cone structure, seed quality

**Suggested citation:** Popov A.V., Velisevich S.N. *Vnutripopulyatsionnaya izmenchivost' kachestva shishek i semyan kedra sibirskogo na plantatsii s razrezhennoy posadkoy* [Intrapopulation variation of Siberian stone pine cones and seeds quality in spaced planting plots]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2021, vol. 25, no. 3, pp. 34–41. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-3-34-41

## References

- [1] Il'ichev Yu.N., Shuvaev D.N. *Sostoyanie klonovykh ob'ektov kedra sibirskogo Pinus sibirica Du Tour Respubliki Altay: sokhrannost' i perspektivy seleksii* [Condition of stone pine *Pinus sibirica* Du Tour clonal stands in the Republic of Altai: conservation and breeding prospects]. *Sibirskiy lesnoy zhurnal* [Siberian Journal of Forest Science], 2016, no. 5, pp. 33–44.
- [2] Nikolaeva S.A., Velisevich S.N., Savchuk D.A. *Ontogenez Pinus sibirica na yugo-vostoke Zapadno-Sibirskoy ravniny* [Ontogeny of Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* Du Tour) in Southeastern West Siberian Plain]. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya* [Journal of Siberian Federal University. Biology], 2011. v. 4, no. 1, pp. 3–22.
- [3] Titov E.V. *Plantatsionnoe vyrashchivanie kedrovyykh sosen* [Plantation Growth of the Cedar Pines: Study Guide]. Voronezh: VGLTA, 2004, 165 p.
- [4] Titov E.V. *Effektivnyy metod opredeleniya urozhaynosti privivok kedra sibirskogo* [Effective Method for Determining the Yield of Grafts of Siberian Cedar]. *Lesotekhnicheskyy zhurnal* [Forestry Engineering Journal], 2015, no. 3, pp. 112–122. DOI: 10.12737/14159
- [5] Iroshnikov A.I., Titov E.V. *Rekomendatsii po otboru plyusovykh derev'ev kedra sibirskogo na semennoy produktivnost'* [Recommendations for the selection plus trees of Siberian cedar for seed productivity]. Voronezh: VNIITSlesresurs, 2000. 36 p.
- [6] Kolegova N.F. *Geograficheskie privivochnye plantatsii kedra i sosny* [Geographic grafting plantations of cedar and pine] *Geograficheskie kul'tury i plantatsii khvoynykh v Sibiri* [Geographic plantations and conifer plantations in Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1977, pp. 154–166.
- [7] Kuznetsova G.V. *Semenoshenie i kachestvo semyan klonov kedra sibirskogo raznogo proiskhozhdeniya na plantatsii v Krasnoyarskoy lesostepi* [Seed production and seed quality of Siberian cedar clones of various origins on a plantation in the Krasnoyarsk forest-steppe]. *Lesnoy Zhurnal* (Russian Forestry Journal), 2003, no. 6, pp. 42–48.
- [8] Bryntsev V.A. *Issledovanie semenosheniya kedra sibirskogo pri introduksii* [Investigation of the seed-bearing of Siberian cedar during introduction]. *Lesokhozyaystvennaya informatsiya* [Forestry information], 1993, no. 7, p. 29.
- [9] Zemlyanoy A.I., Il'ichev Yu.N., Tarakanov V.V. *Mezhklonovaya izmenchivost' kedra sibirskogo po elementam semennoy produktivnosti: perspektivy otbora* [Interclonal variability on the seed productivity elements of *Pinus sibirica*: prospects of breeding]. *Khvoynye boreal'noy zony* [Conifers of the Boreal Area], 2010, no. 1–2, pp. 77–82.
- [10] Titov E.V. *Vydelenie sortov-klonov po semennoy produktivnosti u kedra sibirskogo* [Select of clone varieties by seed productivity of Siberian cedar]. *Lesnoe khozyaystvo* [Forestry], 2008, no. 5, pp. 31–33.
- [11] Goroshkevich S.N. *Seleksiya kedra sibirskogo kak orekhoplodnoy porody* [Selection of Siberian Cedar as a Nut-Bearing Species]. *Lesnoe khozyaystvo* [Forestry], 2000, no. 4, pp. 25–27.
- [12] Avrov F.D., Vorob'ev V.N. *Ekologicheskie, selektsionnye i organizatsionno-tekhnicheskie problemy sovremennogo iskusstvennogo lesovosstanovleniya* [Ecological, selections and organizational and technical problems of modern artificial reforestation]. *Problemy regional'noy ekologii* [Regional Environmental Issues], 1994, v. 2, pp. 69–73.
- [13] Nekrasova T.P. *Biologicheskie osnovy semenosheniya kedra sibirskogo* [Biological Basis of the Siberian Cedar Seed Production]. Novosibirsk: Nauka, 1972, 272 p.
- [14] Vorob'ev V.N., Vorob'eva N.A., Goroshkevich S.N. *Rost i pol kedra sibirskogo* [Growth and Gender of Siberian Cedar]. Novosibirsk: Nauka, 1989, 167 p.

- [15] Iroshnikov A.I. *Polimorfizm populyatsiy kedra sibirskogo* [Polymorphism of Siberian Cedar Populations] *Izmenchivost' drevesnykh rasteniy Sibiri* [Variability of Woody Plants of Siberia]. Ed. E.G. Minina, A.I. Iroshnikov. Krasnoyarsk: ILID SB AS USSR, 1974, pp. 77–103.
- [16] Avrov F.D. *Ekologiya i selektsiya listvenitsy* [Ecology and selection of larch]. Tomsk: IOA SO RAN, 1996, 213 p.
- [17] Avrov F.D., Vorob'ev V.N. *Problemy i perspektivy lesovosstanovleniya i lesnogo semenovodstva* [Problems and prospects of reforestation and forest seed growing]. *Lesnoe khozyaystvo* [Forestry], 1992, v. 5, pp. 39–41.
- [18] Goroshkevich S.N. *Prostranstvenno-vremennaya i strukturno-funktional'naya organizatsiya krony kedra sibirskogo* [Spatio-temporal and Structural-functional Organization of the Siberian Cedar Crown]. Diss. ... Dr. Sci. (Biol.). Tomsk, 2011, 37 p.
- [19] Afonso A., Gonçalves A.C., Pereira D.G. *Pinus pinea* (L.) nut and kernel productivity in relation to cone, tree and stand characteristics. *Agroforestry Systems*, 2020, v. 94, pp. 2065–2079. DOI: 10.1007/s10457-020-00523-4
- [20] Matveeva R.N., Milyutin L.I., Butorova O.F., Bratilova N.P. *Otbor derev'ev kedra sibirskogo vysokoy reproduktivnoy sposobnosti na geograficheskoy leseosemennoy plantatsii* [Selection of the Highly Reproductive Siberian Cedar Trees at a Geographic Tree Seed Orchard]. *Lesnoy Zhurnal* (Russian Forestry Journal), 2017, no. 2, pp. 9–20.
- [21] Velisevich S.N., Popov A.V. *Struktura raznoobraziya po vegetativnoy i generativnoy strukture krony kedra sibirskogo na plantatsii s razrezhennoy posadkoy* [Pattern of diversity in the vegetative and generative crown structure of the siberian stone pine on a seed orchard with sparse tree planting]. *Lesnoy Zhurnal* (Russian Forestry Journal), 2019, no. 5, pp. 35–47. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.5.35
- [22] Petrova E.A., Velisevich S.N., Belokon' M.M. *Vstuplenie v polovuyu reproduktsiyu i geterozigotnost' sosny kedrovoy sibirskoy (Pinus sibirica Du tour) pri razlichnykh sposobakh formirovaniya iskusstvennykh populyatsiy* [The accession into sexual reproduction and heterozygosity of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du tour) with different methods of formation of artificial populations]. *Strukturno-funktional'naya organizatsiya i dinamika lesov* [Structural and functional organization and dynamics of forests] Proceedings of the All-Russian conference, Krasnoyarsk, 1–3 September 2004. Krasnoyarsk: Sukachev Institute of Forest SB RAS, 2004, pp. 455–457.
- [23] Velisevich S.N., Petrova E.A. *Rost i vstuplenie v plodonoshenie derev'ev orekhoplodnoy plantatsii i proizvodstvennykh kul'tur kedra sibirskogo* [Growth and start of fructification in a nut crop and a productive plantation of Siberian pine]. *Lesnoe khozyaystvo* [Forestry], 2006, no. 3, pp. 39–40.
- [24] Owens J.N., Kittirat T., Mahalovich M.F. Whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) seed production in natural stands. *Forest Ecology and Management*, 2008, v. 255, iss. 3–4, pp. 803–809. DOI:10.1016/j.foreco.2007.09.067
- [25] Goroshkevich S.N., Khutornoy O.V. *Vnutripopulyatsionnoe raznoobrazie shishek i semyan Pinus sibirica Du Tour. Soobshchenie 1. Uroven' i kharakter izmenchivosti priznakov* [Intrapopulation diversity of cones and seeds of *Pinus sibirica* Du Tour. Message 1. The level and nature of variability of traits]. *Rastitel'nye resursy* [Rastitelnye Resursy], 1996, no. 32, iss. 3, pp. 1–11.
- [26] Shcherbakova M.A. *Opredelenie kachestva semyan khvoynykh porod rentgenograficheskim metodom* [Determination of the quality of coniferous seeds by X-ray method]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Book Publishing House, 1965, 35 p.
- [27] Castilleja-Sánchez P, Delgado Valerio P, Sáenz-Romero C, Herrerías-Diego Y. Reproductive success and inbreeding differ in fragmented populations of *Pinus rzedowskii* and *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, two endemic mexican pines under threat. *Forests*, 2016, v. 7, iss. 8, pp. 178–194. DOI: 10.3390/f7080178
- [28] Shcherbakova M.A. *Opredelenie kachestva semyan rentgenograficheskim metodom* [Determination of seed quality by X-ray method]. *Plodonoshenie kedra sibirskogo v Vostochnoy Sibiri* [Fruiting of Siberian cedar in Eastern Siberia]. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, v. 62, pp. 168–173.
- [29] Dreimanis A., Smemane I. Priedes generativo organu mainiba sekly plantacija. *Latv. lanksaimn akad. raksti.*, 1976, v. 112, pp. 9–12.
- [30] Efimov Yu.P. *Printsipy i metody otbora derev'ev po osobennostyam plodonosheniya* [Principles and methods of tree selection according to the characteristics of fruiting]. *Rekomendatsii po povysheniyu urozhaya i kachestva semyan na plantatsiyakh i leseosemennykh uchastkakh sosny i duba v TsChO* [Recommendations for improving the yield and quality of seeds on plantations and forest seed plots of pine and oak in the Central Black Earth Region]. Voronezh: Central Research Institute of Forest Genetics and Breeding, 1981, pp. 5–9.
- [31] Vorob'ev V.N. *Metodika otsenki i otbora derev'ev kedra sibirskogo na urozhaynost'* [Methodology for assessing and selecting Siberian cedar trees for yield] *Sostoyanie i perspektivy razvitiya lesnoy genetiki, selektsii i semenovodstva. Metody selektsii drevesnykh porod: Sbornik tezisov dokladov soveshchaniya* [State and prospects for the development of forest genetics, selection and seed production. Methods for breeding tree species: Collection of abstracts of the meeting]. August 13–15, 1974. Riga, 1974, pp. 32–36.
- [32] Avrov F.D. *Posevnyye kachestva semyan i fenologicheskoe razvitie derev'ev pripospelkovykh kedrovnikov* [Sowing quality of seeds and phenological development of trees in village cedar forests]. *Problemy kedra. Organizatsiya kompleksnogo khozyaystva* [Cedar problems]. Ed. V.N. Vorob'ev. Tomsk: TNTs SO AN SSSR, 1989. v. 1, pp. 113–121.

## Authors' information

**Popov Aleksandr Vladimirovich** — Pg. NR TSU, Senior Lecturer at the Department of Forestry and landscape architecture, Engineer I category of the IMCES SB RAS, tomskceltic@gmail.com

**Velisevich Svetlana Nikolaevna** — Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher of the IMCES SB RAS, velisevich@imces.ru

Received 30.12.2020.

Accepted for publication 18.01.2021.