

СЕМЕНОШЕНИЕ ХВОЙНЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ БОТАНИЧЕСКОГО САДА МарГТУ

Приведены данные по динамике вступления в пору семеношения интродуцированных в Ботаническом саду МарГТУ растений семейства Pinaceae. Более ранние сроки перехода в генеративную фазу онтогенеза характерны для образцов более северного происхождения и местной семенной репродукции. На примере сосны корейской дан подробный анализ закономерностей изменчивости шишек и семян, формирующихся в экологических условиях пункта интродукции.

Введение. В настоящее время отдел голосеменных растений представлен примерно 800 видами, относящимися к 4 классам, 11 – 16 семействам; самый многочисленный класс (около 600 видов) – хвойные. Несмотря на свою малочисленность, голосеменные играют важную средообразующую функцию на значительных территориях планеты. Многие голосеменные отличаются быстрым ростом, высоким качеством древесины, декоративностью. Около 200 видов голосеменных растений, в основном хвойных, являются объектами лесного хозяйства и активно используются человеком как источник сырья для многих отраслей народного хозяйства. Многие издавна интродуцируются: в России их общее число превысило 170 видов [1, 2]. В Ботаническом саду МарГТУ (далее Ботсад) работы по интродукции голосеменных были начаты в 1939 году.

Целью настоящего сообщения является анализ закономерностей семеношения интродуцированных в Ботсаду таксонов из родов *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*.

Характеристика объектов исследования приведена в табл. 1 – 4.

Таблица 1

Характеристика интродуцированных таксонов пихты

Название таксона	Происхождение	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, см	Наличие семеношения (возраст)
<i>A. alba</i>	Ивано-Франковская обл., растения	26	2–4,5	3–7	-
<i>A. balsamea</i>	Липецкая ЛОСС, растения	56	10,5	15	+ (40)
<i>A. concolor</i>	г. Прага, семена	18	1,2–2,5	2–3	-
<i>A. concolor</i> 'Violacea'	Липецкая ЛОСС, растения	31	5	17	+ (25)
<i>A. fraserii</i>	Липецкая ЛОСС, растения	31	3–8,6	6–18	+ (25)
<i>A. holophylla</i>	Неизвестно	~ 31	7,1	23	+ (~30)
<i>A. lasiocarpa</i>	Липецкая ЛОСС, растения	31	4–5	6–16	+ (25)
<i>A. nephrolepis</i>	Неизвестно	~ 51	8,2–13,3	18–22	+ (~39)

Из 10 интродуцированных таксонов пихты 7 вступили в генеративную фазу развития. Пихта кавказская и пихта одноцветная имеют удовлетворительное состояние, I балл зимостойкости, но не семеносят, так как находятся на ранних этапах онтогенеза (например, пихта кавказская в естественном ареале начинает семеносить с 30–60 лет). Пихта белая характеризуется неудовлетворительным состоянием, зимостойкость у разных деревьев в разные годы варьирует от I до V.

Таблица 2

Характеристика интродуцированных видов ели

Название таксона	Происхождение	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, см	Наличие семеношения (возраст)
<i>P. ajanensis</i>	Дальний Восток, семена	53	4–8	5–16	+ (45)
<i>P. asperata</i>	ГБС, г. Москва, растения	21	1,8–3	-	+ (13)
<i>P. glauca</i>	УСХА, г. Киев, семена	46	5,5–7,5	7–15	+ (29)
<i>P. glauca</i>	ГБС, г. Москва, растения	23	2,5–4	4–6	+ (10)
<i>P. glehnii</i>	Неизвестно	~48	1,1–7,5	1–14	+ (~32)
<i>P. koraiensis</i>	Липецкая ЛОСС, семена	39	4–15,5	4–21	+ (31)
<i>P. mariana</i>	ГБС, г. Москва, растения	25	3,5–6,5	6–11	+ (10)
<i>P. omorica</i>	ГБС, г. Москва, растения	23	1,3–4,1	2–4	+ (20)
<i>P. pungens</i>	Неизвестно	~49	4,5–9	12–22	+ (~42)
<i>P. pungens</i>	Липецкая ЛОСС, растения	47	3,4–18	9,6–35,9	+ (?)
<i>P. rubra</i>	ГБС, г. Москва, растения	22	1,9–3(18)	-	+ (18)
<i>P. schrenkiana</i>	г. Н. Новгород, растения	21	0,7–1	-	-

Из 10 экзотов рода ель 9 вступили в генеративную фазу развития. Ель Шренка находится в неудовлетворительном состоянии, балл зимостойкости варьирует от IV до VI. Следует отметить, что три североамериканских вида (ель канадская, е. черная и е. красная) и один дальневосточный (е. шероховатая) начали семеносить до 20-летнего возраста: 10, 10, 18 и 13 лет, соответственно. Кроме того, растения ели канадской более южного происхождения (г. Киев) вступили в пору семеношения на 19 лет позже (29 лет) по сравнению с растениями более северного происхождения (г. Москва) – с 10 лет.

Таблица 3

Характеристика интродуцированных видов сосны

Название таксона	Происхождение	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, см	Наличие семеношения (возраст)
<i>P. banksiana</i>	Орловская ЛОСС	~62	13,5–21,5	11–37,7	+ (?)
<i>P. banksiana</i>	Ботсад МарГТУ, семена	9	0,4–0,8	-	+ (6)
<i>P. cembra</i>	Ивано-Франковская обл., растения	30	4–6,5	5–10,5	+ (26)
<i>P. x funebris</i>	Дальний Восток, семена	32	2,6	-	+ (24)
<i>P. kochiana</i>	г. Хорог, Таджикистан, семена	18	1,8	1	-
<i>P. koraiensis</i>	Раифский дендрарий, растения	69	7,5–11,5	11–26	+ (?)
<i>P. koraiensis</i>	Дальний Восток, семена	49	5,5–9,5	15,6	+ (29)
<i>P. mugo</i>	Липецкая ЛОСС, семена	36	4–4,5	6–7	+ (21)
<i>P. mugo</i>	ГБС, г. Москва, растения	18	0,7	-	-
<i>P. murraiana</i>	Неизвестно	~60	6,5–15	4,7–16	+ (?)

Окончание табл. 3

Название таксона	Происхождение	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, см	Наличие семеношения (возраст)
<i>P. nigra</i>	г. Саласпилс, семена	18	1–2,5	-	-
<i>P. pallasiana</i>	г. Ставрополь, семена	16	1,3	-	-
<i>P. peuce</i>	ЛТА, г. Санкт-Петербург, семена	30	3,8–7	4–14	+ (21)
<i>P. pumila</i>	Магаданская обл., семена	26	0,3–0,9	-	+ (26)
<i>P. sibirica</i>	Раифский дендрарий, растения	67	3,7–12,3	3–13	+ (?)
<i>P. strobus</i>	г. Вильнюс, семена	36	7–9,5	20–33	+ (25)
<i>P. strobus</i>	Латвия, семена	18	1,8–3,5	1–4	-

Из 13 видов сосны, интродуцированных в Ботсад, 10 вступили в генеративную фазу развития и начали семеносить с 6–29-летнего возраста. Не семеносят растения сосны Коха (18 лет, сильное угнетение), с. горной (18 лет), с. черной (18 лет), с. Палласа (16 лет) и с. веймутовой (18 лет). Все они находятся на ранних этапах онтогенеза. Следует отметить ранний возраст вступления в пору семеношения (с 6 лет) растений сосны Банкса, выращенных из семян местной репродукции.

Растения лжетсуги Мензиса местной репродукции также раньше вступают в фазу семеношения (16 лет) по сравнению с материнскими (32 года).

Таблица 4

Характеристика интродуцированных видов лжетсуги

Название таксона	Происхождение	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, см	Наличие семеношения (возраст)
<i>P. menziesii</i>	Раифский дендрарий, растения	68	7–17	7–31	+ (32)
<i>P. menziesii</i>	Липецкая ЛОСС, семена	46	4–6,5	-	+ (?)
<i>P. menziesii</i>	Ботсад МарГТУ, семена	23	9,3	14	+ (16)
<i>P. caesia</i>	Липецкая ЛОСС, семена	40	-	-	-
<i>P. caesia</i>	ГБС, г. Москва, растения	26	-	-	-

Методы исследований. Высоту и диаметр ствола измеряли по общепринятым лесоводственно-таксационным методикам. Деление деревьев на категории устойчивости против обезвоживания хвои – по методике [3]. Полевые материалы обработаны методами описательной статистики, корреляционного и дисперсионного анализов по алгоритмам, имеющимся в литературе [4 – 6], с использованием пакетов статистических прикладных программ Excel 2003, Statistica 5,0.

Одним из критериев успешности интродукции растений при оценке уровня их акклиматизации является вступление в генеративную фазу развития и качественные характеристики пыления и семеношения. Как было сказано выше, 27 таксонов родов ель, лжетсуга, пихта и сосна, выращиваемых в открытом грунте, вступили в генеративную фазу развития. Семеносят с различной периодичностью.

Линейные размеры шишек 20 интродуцированных таксонов и одного местного вида (пихты сибирской), формирующихся в условиях интродукции и в естественном ареале, представлены в табл. 5.

Таблица 5

Размеры шишек интродуцированных видов хвойных

Название таксона	Длина, см			Диаметр, см		
	$X_{cp} \pm m_x$	V, %	в естественном ареале	$X_{cp} \pm m_x$	V, %	в естественном ареале
<i>A. balsamea</i>	6,2 ± 0,05	5,3	5 – 7	2,5 ± 0,04	12,0	2 – 2,5
<i>A. concolor</i> ‘ <i>Violacea</i> ’	7,7 ± 1,64	9,4	7 – 14	3,9 ± 0,09	5,1	3 – 5
<i>A. fraserii</i>	6,2 ± 0,07	15,4	3 – 5	2,3 ± 0,02	10,5	2 – 2,5
<i>A. holophylla</i>	7,1 ± 0,08	7,0	7,5 – 14	3,3 ± 0,03	5,1	3 – 4
<i>A. nephrolepis</i>	6,0 ± 0,11	13,1	5 – 6,5	2,7 ± 0,04	10,2	2 – 3
<i>A. sibirica</i>	6,1 ± 0,17	19,5	5 – 9	2,6 ± 0,2	6,6	2 – 4
<i>A. veitchii</i>	6,3 ± 0,07	8,3	4,5 – 8	2,5 ± 0,02	6,7	2 – 2,5
<i>P. banksiana</i>	5,1 ± 0,18	11,5	3 – 5	2,6 ± 0,11	13,8	2 – 3
<i>P. x funebris</i>	3,3 ± 0,07	15,8	5	1,5 ± 0,03	12,0	2 – 2,5
<i>P. koraiensis</i>	13,9 ± 0,04	13,8	7 – 17	8,5 ± 0,03	13,3	5 – 9
<i>P. mugo</i>	4,0 ± 0,06	12,3	2 – 7	2,0 ± 0,02	10,1	1,5 – 2
<i>P. peuce</i>	9,4 ± 0,13	19,4	8 – 15	3,4 ± 0,07	28,7	4 – 5
<i>P. strobus</i>	11,7 ± 0,08	10,5	8 – 15	3,2 ± 0,04	17,8	4
<i>P. menziesii</i>	5,4 ± 0,04	12,3	5 – 10	2,2 ± 0,02	14,2	2
<i>P. asperata</i>	7,5 ± 0,23	12,4	8 – 10	3,4 ± 0,08	9,8	3
<i>P. glauca</i>	4,2 ± 0,08	13,8	3,5 – 6	2,1 ± 0,03	11,6	1,2 – 2
<i>P. hondoensis</i>	10,3 ± 0,11	7,8	-	2,9 ± 0,03	7,8	-
<i>P. koraiensis</i>	13,2 ± 0,19	10,0	-	4,5 ± 0,06	8,6	-
<i>P. mariana</i>	2,3 ± 0,02	7,2	2 – 3,5	1,6 ± 0,02	8,2	1,5
<i>P. omorica</i>	3,2 ± 0,09	19,1	3 – 6	1,1 ± 0,03	18,9	-
<i>P. pungens</i>	7,7 ± 0,10	9,4	6 – 10	3,2 ± 0,03	6,0	2 – 3

Примечания: здесь и далее $X_{cp} \pm m_x$ – среднее выборочное значение признака с оценкой ошибки среднего; V – коэффициент вариации; размеры шишек в естественном ареале приведены по литературным данным [7, 8, 9].

Данные табл. 5 свидетельствуют о соответствии линейных размеров шишек интродуцированных видов аналогичным показателям, приводимым в литературе для естественного ареала произрастания соответствующих видов. Исключение составили три вида с шишками меньших размеров (*P. x funebris*, *A. holophylla* и *P. asperata*). Линейные размеры шишек являются систематическими признаками вида, поэтому характеризуются низким уровнем индивидуальной изменчивости в условиях естественного произрастания. В условиях Ботсада уровень индивидуальной изменчивости длины и диаметра формирующихся шишек не превышает пределов нижней нормы (коэффициенты вариации колеблются от 5,1 % до 28,7 %).

Некоторые закономерности формирования шишек и семян рассмотрим на примере сосны корейской, так как в коллекции Ботсада имеется более 20 семеносящих деревьев, причем регулярно семеносит с 1988 года.

Возрастная динамика вступления деревьев сосны корейской в пору семеношения выглядит следующим образом. Первый урожай шишек в небольшом количестве был собран в 1988 году. С 1990 года, когда растениям было 32 года, макростробилы образовывались почти ежегодно (исключение – 2000, 2001 гг.). За шесть лет к 37-летнему

возрасту количество семеносящих деревьев увеличилось с 37 до 101 дерева (28,9 % до 80,8 %) и в последующие годы в соответствии с естественными ритмами формирования урожаев колебалось около этой цифры. Возрастная динамика вступления в пору мужалости деревьев сосны корейской разных категорий устойчивости против обезвоживания хвои представлена в табл. 6.

Таблица 6

**Возрастная динамика вступления в фазу семеношения деревьев
сосны корейской разных категорий устойчивости
против обезвоживания хвои**

Год	Количество семеносящих деревьев, %		
	устойчивые	чувствительные	всего
1990	33,3	21,0	28,9
1991	26,7	15,8	22,6
1992	40,0	15,8	38,3
1993	86,7	68,4	78,9
1994	100,0	63,2	81,2
1995	93,3	66,7	80,8
1998	61,5	63,2	62,5
1999	60,0	63,2	61,7
2002	60,0	31,6	40,6
2004	73,3	68,4	70,3

Можно видеть, что деревья устойчивой категории сосны корейской раньше переходят из виргинильной в генеративную фазу онтогенеза. В 36-летнем возрасте семеновило 100 % деревьев устойчивой категории, 63,2 % деревьев чувствительной категории, всего в популяции – 81,2 %. Меньший процент семеносящих деревьев устойчивой категории в 1998 и 1999 годах по сравнению с чувствительными, вероятно, было связано с биологическими особенностями периодичности семеношения сосны корейской и очень высоким процентом семеносящих деревьев устойчивой категории в предыдущие годы.

Биометрические показатели шишек, формирующихся на деревьях разной категории устойчивости (табл. 7), также отличаются по размерам и количеству формирующихся в них семян на статистически достоверном уровне.

Таблица 7

**Биометрические показатели шишек деревьев сосны корейской
разных категорий устойчивости (урожай 2004 года)**

Категория устойчивости	Длина, см		Диаметр, см		Сухая масса, г		Количество семян, шт.		Выход семян, %	
	$X_{cp} \pm m_x$	V, %	$X_{cp} \pm m_x$	V, %	$X_{cp} \pm m_x$	V, %	$X_{cp} \pm m_x$	V, %	$X_{cp} \pm m_x$	V, %
Среднее популяционное (N=1077)	14,1±0,05	10,8	8,8±0,02	8,5	147,7±1,02	22,7	123±0,8	21,5	57,1±0,20	11,8

Окончание табл. 7

Категория устойчивости	Длина, см		Диаметр, см		Сухая масса, г		Количество семян, шт.		Выход семян, %	
	$X_{cp} \pm m_x$	V, %	$X_{cp} \pm m_x$	V, %	$X_{cp} \pm m_x$	V, %	$X_{cp} \pm m_x$	V, %	$X_{cp} \pm m_x$	V, %
Устойчивые (N=150)	14,7±0,12	10,4	9,1±0,06	7,5	162,4±2,68	20,2	129±2,0	18,6	57,9±0,44	9,3
Чувствительные (N=152)	13,7±0,14	12,4	8,8±0,05	7,6	145,3±2,66	22,7	118±2,1	21,8	56,8±0,49	10,6
t_d	5,42		3,84		4,53		3,79		1,67	

Примечание: значение критерия Стьюдента (t_{st}) при уровне значимости 5 % – 1 % – 0,1 % : 1,96 – 2,58 – 3,29

Результаты дисперсионного анализа показали, что принадлежность деревьев сосны корейской к той или иной категории устойчивости против обезвоживания хвои мало влияет на биометрические показатели формирующихся шишек (табл. 8).

Таблица 8

Влияние категории устойчивости деревьев сосны корейской на биометрические показатели шишек

Показатель	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	F фактический	F критический	Доля влияния, %
Длина	56,48	2	28,24	12,54	3,02	7,14
Диаметр	8,06	2	4,03	7,48	3,02	4,14
Количество семян в шишке	20610,22	2	10305,11	16,16	3,02	9,18
Масса 1000 шт. семян	347916,80	2	173958,39	7,79	3,02	4,33

Погодичная изменчивость линейных размеров шишек сосны корейской представлена в табл. 9.

Таблица 9

Биометрические показатели шишек сосны корейской разных годов сбора урожая

Год	Длина, см		Диаметр, см	
	$X_{cp} \pm m_x$	V, %	$X_{cp} \pm m_x$	V, %
1988	14,0 ± 0,13	10,6	8,3 ± 0,07	10,0
1993	13,6 ± 0,26	11,9	8,1 ± 0,12	9,1
1994	15,0 ± 0,09	10,6	9,5 ± 0,05	11,0
1998	13,5 ± 0,07	13,3	8,1 ± 0,04	12,9
2002	13,5 ± 0,06	14,3	8,2 ± 0,03	12,1
2004	14,1±0,05	10,8	8,8±0,02	8,5

Можно видеть, что линейные размеры шишек сосны корейской разных годов формирования незначительно отклоняются от среднего многолетнего значения (длина шишки – 13,9 ± 0,04 см, диаметр шишки – 8,5 ± 0,03 см) и, вероятно, зависят от погод-

ных условий периода их формирования. Так, t_d длины шишки 1994 и 2002 гг. составляет 13,86, диаметра – 22,3, что свидетельствует о существенности различия на 0,1 % уровне значимости.

Коэффициенты корреляции биометрических показателей шишек сосны корейской приведены в табл. 10.

Таблица 10

Коэффициенты корреляции биометрических показателей шишек сосны корейской

Показатели	Длина, см	Диаметр, см	Сырая масса, г	Сухая масса, г	Количество семян, шт.	Масса семян в шишке, г	Выход семян, %
Диаметр, см	0,446	1	-	-	-	-	-
Сырая масса, г	0,641	0,583	1	-	-	-	-
Сухая масса, г	0,739	0,609	0,744	1	-	-	-
Количество семян, шт.	0,582	0,370	0,505	0,735	1	-	-
Масса семян в шишке, г	0,664	0,509	0,716	0,906	0,764	1	-
Выход семян, %	0,067	0,001	0,094	0,135	0,354	0,523	1
Масса 1000 шт. семян, г	0,145	0,179	0,429	0,232	-0,177	0,279	0,167

Несмотря на тесную связь массы семян в шишке с рядом изученных биометрических показателей (массы шишки и количества формирующихся в шишке семян), обращает на себя внимание практически полное отсутствие прямой прямолинейной связи процентного выхода семян из шишки и массы 1000 штук семян. Вероятно, эти важные для производства показатели коррелируют с другими, нами пока не найденными признаками, либо носят криволинейный характер связи, что является одним из направлений наших дальнейших исследований.

Результаты анализа индивидуальной и эндогенной изменчивости длины, диаметра, массы шишек и процентного выхода семян сосны корейской урожаев 1998, 1999, 2002 и 2004 годов представлены в табл. 11.

Таблица 11

Изменчивость шишек сосны корейской, %

Признак	Год сбора урожая	Эндогенная изменчивость			Индивидуальная изменчивость
		лимиты	средние значения	стандартное отклонение	
Длина шишки	1998	2,7 – 17,8	7,7 ± 0,55	4,25	12,5
	1999	2,6 – 22,1	11,5 ± 0,52	4,65	17,8
	2002	1,7 – 24,4	9,3 ± 0,46	3,97	14,3
	2004	2,5 – 12,5	6,5 ± 0,34	8,46	10,8
Диаметр шишки	1998	2,2 – 14,4	7,5 ± 0,35	3,04	11,1
	1999	2,4 – 23,0	10,6 ± 0,48	4,31	14,5
	2002	2,0 – 34,1	9,2 ± 0,58	4,85	11,8
	2004	1,9 – 11,1	5,5 ± 0,28	1,94	8,5

Окончание табл. 11

Признак	Год сбора урожая	Эндогенная изменчивость			Индивидуальная изменчивость
		лимиты	средние значения	стандартное отклонение	
Процентный выход семян	1998	1,4 – 25,0	$8,7 \pm 0,70$	8,87	12,8
	1999	7,3 – 98,2	$32,8 \pm 2,53$	10,06	40,9
	2002	2,1 – 54,1	$17,3 \pm 1,39$	12,34	19,1
	2004	1,2 – 19,1	$5,2 \pm 0,55$	3,74	11,8
Масса шишки	1998	2,4 – 42,4	$13,6 \pm 1,04$	5,90	25,0
	1999	4,5 – 50,3	$22,2 \pm 1,13$	21,05	33,0
	2002	5,0 – 55,0	$18,2 \pm 1,49$	11,61	29,5
	2004	5 – 32,5	$12,6 \pm 0,83$	5,68	22,7

Можно видеть, что средняя величина эндогенной изменчивости линейных размеров шишек сосны корейской варьирует от 5,5 % до 11,5 % и находится у нижней отметки нижней нормы варьирования, хотя амплитуда анализируемого показателя может достигать 32,1 %. Средняя величина весовых параметров шишек, как правило, почти в два раза превышает аналогичный показатель линейных параметров, что вполне объяснимо с биологической точки зрения, и варьирует от 5,2 % до 32,8 % при лимитах 1,2 – 98,2 %.

Для более глубокого анализа закономерностей эндогенной изменчивости С.А. Мамаев [10] предложил использовать тип распределения величин, характеризующих тот или иной признак. Для этого нами были использованы кривые распределения линейных размеров и весовых параметров шишек сосны корейской с учетом принадлежности дерева к той или иной категории устойчивости против обезвоживания хвои. Форма кривой характеризовалась показателем асимметрии (A_s). При этом предполагалось, что $A_s = 0 \pm 0,25$ характеризует кривую как близкую к нормальному распределению, $A_s < -0,25$ – четко выражена отрицательная асимметрия, $A_s > 0,25$ – выражена правосторонняя асимметрия.

Таблица 12

Процентное распределение кривых распределения показателей шишек сосны корейской по типам асимметрии и категориям устойчивости деревьев

Признак	Категория устойчивости	Количество деревьев с типом симметрии кривой распределения, %		
		нормальное	левосторонняя	правосторонняя
Длина шишки	промежуточные	29,8	42,6	27,6
	устойчивые	30,0	50,0	20,0
	чувствительные	33,3	50,0	22,2
Диаметр шишки	промежуточные	23,4	66,0	10,6
	устойчивые	20,0	80,0	0
	чувствительные	16,7	58,3	25,0
Сухая масса шишки	промежуточные	38,3	38,3	23,4
	устойчивые	40,0	60,0	0
	чувствительные	16,7	41,7	41,6
Процентный выход семян	промежуточные	25,5	49,0	25,5
	устойчивые	10,0	40,0	50,0
	чувствительные	0	75,0	25,0

По данным С.А. Мамаева [10], для длины шишек сосны обыкновенной Южного Урала 64 % кривых оказались близки к нормальному распределению, 8 % характеризовались положительной асимметрией, 28 % – отрицательной. Был сделан вывод о том, что «действующий в пределах организма «механизм» стабилизации размеров шишек более резко ограничивает верхний предел величины данных органов, чем нижний. Организму «не выгодно» чрезмерное увеличение размеров генеративных органов, поскольку может происходить слишком большой расход ассимилятов на их формирование, что, в свою очередь, чревато опасностью нарушения некоторых жизненно важных функций растения» [10, с. 47].

По данным наших исследований, для 4 характеристик шишек сосны корейской, произрастающей в условиях интродукции, только 23,6 % кривых характеризуются как близкие к нормальному распределению и более половины (54,2 %) – с отрицательной асимметрией (табл. 12). Данный факт может свидетельствовать о том, что размеры генеративных органов не имеют большого влияния на адаптацию растений к новым условиям произрастания и генетический потенциал растений в большей части расходуется на формирование более значимых для адаптации особи признаков и свойств.

Дисперсионный анализ влияния года формирования шишек сосны корейской на величину эндогенной изменчивости признака показал, что метамерная изменчивость длины шишки на $12,2 \pm 5,7$ % зависит от года её формирования, диаметр шишки – на $10,1 \pm 6,0$ %, процентный выход семян из шишек – на $41,3 \pm 4,2$ % (табл. 13).

Таблица 13

Влияние года формирования урожая на эндогенную изменчивость параметров шишек сосны корейской

Показатель	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	F фактический	F критический	Доля влияния, %
Длина	557,81	2	278,91	15,34	7,2	12,2
Диаметр	365,15	2	182,58	12,03	7,2	10,1
Процентный выход семян	17204,51	2	8602,26	71,16	7,2	41,3

Таким образом, можно полагать, что амплитуда эндогенной изменчивости регулируется в процессе взаимодействия индивидуума со средой, причем это регулирование идет в основном по пути ограничения верхних пределов изученных параметров шишек. Нижние пределы стабилизируются менее четко. Принцип гомеостаза функций и строения живых организмов распространяется и на закономерности эндогенной изменчивости, и в нашем случае проявляется в том, что растение обладает свойством саморегулирования эндогенной изменчивости. Оно проявляется в реализации наиболее оптимального типа взаимодействия организма с окружающей средой.

До сих пор в литературе нами не найдено классификаций морфологических, физиологических и биологических признаков и свойств организмов по их значимости и вкладу в адаптации индивидуума к стрессу. Возможно, что в основу построения подобных классификаций может быть положен уровень эндогенной изменчивости и характеристики типов распределения анализируемых признаков.

Заключение. На основе изложенного выше можно сделать следующие выводы:

1. Из 40 интродуцированных таксонов родов ель, лжетсуга, пихта и сосна 28 вступили в генеративную фазу развития.
2. Более ранние сроки перехода в генеративную фазу развития характерны для растений более северного происхождения и местных репродукторов.
3. Линейные размеры шишек семеносящих интродуцентов соответствуют аналогичным показателям для естественного ареала.
4. Деревья устойчивой против обезвоживания хвои категории раньше вступают в генеративную фазу развития и формируют более крупные и тяжелые шишки.
5. Биометрические показатели шишек сосны корейской зависят от индивидуальных особенностей, категории устойчивости против обезвоживания хвои материнских деревьев и условий года формирования.
6. Эндогенная изменчивость параметров шишек является признакоспецифической, имеет значительную амплитуду варьирования и зависит от генотипа растения, внешних экологических условий и характера их взаимодействия.

Список литературы

1. Козубов, Г.М. Современные голосеменные (морфолого-систематический обзор и кариология) / Г.М. Козубов, Е.Н. Муратова. – Л.: Наука, 1986. – 192 с.
2. Шкутко, Н.В. Хвойные экзоты Белоруссии и их хозяйственное значение / В.Н. Шкутко. – Мн.: Наука и техника, 1970. – 269 с.
3. Котов, М.М. Организация лесосеменной базы / М.М. Котов. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 137 с.
4. Рокицкий, П.Ф. Введение в статистическую генетику / П.Ф. Рокицкий. – Мн.: Высшая школа, 1978. – 448 с.
5. Котов, М.М. Применение биометрических методов в лесной селекции: учеб. пособие для вузов / М.М. Котов, Э.П. Лебедева. – Горький: ГГУ, 1977. – 120 с.
6. Зайцев, Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г.Н. Зайцев. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
7. Деревья и кустарники СССР: Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции: в 6 т. / под ред. С.Я. Соколова и Б.К. Шишкина. Т.1: Голосеменные. – М.-Л.: АН СССР, 1949. – С.187–197.
8. Крюссман, Герд. Хвойные породы [пер. с нем.] / Герд Крюссман [ред. и предисловие к.б.н. Н.Б. Гроздовой]. – М.: Лесная промышленность, 1986. – 256 с.
9. Калущий, К.К. Древесные экзоты и их насаждения [Текст]: справочное издание / К.К. Калущий, Н.А. Болотов, Д.М. Михайленко. – М.: Агропромиздат, 1989. – 278 с.
10. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 284 с.

Поступила в редакцию 20.05.07.