

На правах рукописи



Кальченко Людмила Ивановна

**АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ КЛОНОВ ПЛЮСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ И  
ЕСТЕСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ  
(*PINUS SYLVESTRIS* L.) В АЛТАЙСКОМ КРАЕ С  
ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДОВ ФЕНЕТИКИ**

06.03.01 «Лесные культуры, селекция, семеноводство»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата сельскохозяйственных наук

Йошкар-Ола - 2013

Работа выполнена в Западно-Сибирском филиале ФБГУН Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Новосибирск, и филиале ФБУ «Рослесозащита»-«ЦЗЛ Алтайского края», г. Барнаул

**Научный руководитель:** Доктор сельскохозяйственных наук,  
**Вячеслав Вениаминович Тараканов**

**Официальные оппоненты:** Доктор биологических наук,  
**Анатолий Иванович Видякин**  
Кандидат сельскохозяйственных наук, доцент  
**Ольга Викторовна Шейкина**

**Ведущее учреждение:** ФГБОУ ВПО «Сибирский государственный технологический университет»

Защита диссертации состоится 24 декабря 2013 г. в 14<sup>00</sup> часов на заседании диссертационного совета Д 212.115.03 при ФГБОУ ВПО "Поволжский государственный технологический университет" по адресу: 424000, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 3, конференц-зал.

Отзыв на автореферат в двух экземплярах с подписями, заверенными гербовой печатью, направлять ученому секретарю диссертационного совета Д 212.115.03. факс 8 (8362) 41-08-72; e-mail: muhortovdi@volgatech.net.

С диссертацией можно ознакомиться в научно-технической библиотеке Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Поволжский государственный технологический университет» (г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 3).

Автореферат разослан 22 ноября 2013 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
канд. с.-х. наук, доцент



Дмитрий Иванович Мухортов

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Актуальность темы.**

Кардинальной проблемой современной лесной генетики и селекции является изучение, сохранение и рациональное использование генофондов лесообразующих видов древесных растений [Правдин, 1964; Ирошников, 1978; Семериков, 1986; Милютин, 1997; Алтухов и др., 2003]. Для решения ряда фундаментальных и прикладных задач этой проблемы могут успешно использоваться технически простые и недорогие (в сравнении с молекулярно-генетическими) методы популяционной фенетики [Глотов, 1983 а,б; Яблоков, 1987].

В регионах, охваченных государственными программами по лесной селекции, большие возможности для реализации фенетических исследований представляют объекты Единого генетико-селекционного комплекса (ЕГСК) - плюс-деревья и клоновые плантации. На этих объектах могут решаться следующие задачи: 1) проверка соответствия качественных признаков понятию "фен" по критерию их высокой наследуемости в клоновых потомствах [Видякин и др., 2009]; 2) генетическая паспортизация деревьев на клоновых плантациях [Пугач, 1982; Андриюшквичене, 1983; Кострикин и др., 1999; Тараканов, Демиденко, 1999]; 3) оценка степени дифференциации выборок плюс-деревьев из различных популяций (уточнение лесосеменного районирования [Видякин, 2004 а,б]); 4) изучение тесноты корреляционных связей между фенами и экологически лабильными количественными признаками, что необходимо для оценки эффективности косвенного отбора [Мамаев, 1965; Петров и др., 1989; Исаков, 1999] и степени адаптивности фенов [Яблоков, 1987; Видякин, 2004 а,б].

Особенно удобными для решения перечисленных задач являются клоновые плантации высокополиморфного вида - сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., которая отличается обилием качественных признаков генеративных органов. Для некоторых из них в специальных исследованиях на востоке европейской части России было показано хорошее соответствие понятию "фен" [Видякин, 2004 а,б; 2007 и др.]. Наличие такого рода фенов было подтверждено и для клоновых плантаций Приобской сосны [Видякин и др., 2009], что создало базу и для наших исследований.

**Цель исследования** заключалась в изучении изменчивости фенов и "генетически маркерных" признаков на объектах ЕГСК и в естественных насаждениях сосны для повышения эффективности селекции этого вида в Алтайском крае.

При этом были поставлены следующие **задачи**:

1. Разработать процедуру поэтапной паспортизации деревьев на клоновых плантациях сосны с применением методов фенетики.
2. Оценить степень дифференциации популяций сосны внутри лесосеменных районов по частотам фенов и значениям "генетически маркерных" количественных показателей.
3. Оценить генотипические (межклоновые) корреляции между фенами и количественными признаками устойчивости и интенсивности роста сосны.

**Научная новизна.** Впервые оценена изменчивость плюс-деревьев сосны обыкновенной и их клонов в Алтайском крае по фенам окраски семян. Впервые оценена степень дифференциации популяций сосны внутри лесосеменных районов в Алтайском крае. Впервые на большом числе признаков оценены генотипические корреляции между фенами генеративных органов и экологически лабильными количественными признаками сосны, отражающими интенсивность ростовых и генеративных процессов, а также устойчивость.

**Практическая значимость.** Разработана двухэтапная процедура генетической паспортизации деревьев и клонов сосны, основанная на последовательном применении фенетических и молекулярно-генетических методов и существенно сокращающая затраты на её проведение. Осуществлён фенетический этап паспортизации около 100 клонов сосны на плантациях в Озерском лесничестве Алтайского края. На основе корреляционного анализа показана низкая эффективность применения фенов и их комплексов в качестве "генетических маркеров" интенсивности роста и устойчивости. Выявлена существенная

межпопуляционная изменчивость внутри лесосеменных районов сосны, что ставит вопрос о совершенствовании лесосеменного районирования этого вида в Алтайском крае.

### **Защищаемые положения**

1. Качественные признаки генеративных органов - фены могут эффективно использоваться для генетической паспортизации деревьев на клоновых плантациях, но они малоинформативны для косвенного отбора сосны обыкновенной на продуктивность и устойчивость.

2. Внутри лесосеменных районов сосны в Алтайском крае наблюдается существенная межпопуляционная дифференциация.

**Обоснованность выводов и достоверность результатов** подтверждаются большим экспериментальным материалом, полученным при анализе 12 фенов и 117 количественных признаков и индексов различной природы у около 3 тыс. отселектированных и "случайных" деревьев на клоновых плантациях и в естественных насаждениях сосны из пяти лесосеменных районов Алтайского края.

**Апробация работы.** Результаты исследований докладывались на XVI-й Международной конференции по синхротронному излучению (Новосибирск, 10-14 июля 2006), на 1-м, 2-м и 3-м Международных совещаниях по сохранению лесных генетических ресурсов Сибири (Барнаул, 30 июля – 4 августа 2007 г; Новосибирск, 3– 9 августа 2009; Красноярск, 23-29 августа 2011); на 4-м Международном совещании IUFRO Working Group 2.02.15 по лесной генетике и генетическим ресурсам пяти-хвойных сосен (Томск, 9-19 августа 2011); на Международной специализированной выставке и научном конгрессе «Интерэкспо ГЕО-Сибирь» (Новосибирск, 17-19 апреля 2012).

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, рекомендаций, списка литературы и трёх приложений, в том числе приложения "Фены окраски семян плюсовых деревьев и клонов сосны обыкновенной", оформленного в виде отдельной книги (фотоальбома) на 79 стр. Основной текст изложен на 127 страницах, работа проиллюстрирована 11 рисунками и включает 24 таблицы. Список литературы содержит 230 наименований, в том числе 13 на иностранных языках.

**Публикации.** Материалы диссертации изложены в 11 публикациях, в том числе 5 статьях из списка рецензируемых журналов, рекомендованных ВАК России.

**Личный вклад.** Планирование конкретных экспериментов, сбор образцов для анализа, идентификация фенов, оценка морфометрических, габитуальных, фенологических признаков, показателей семенной продуктивности, качества семян и степени поврежденности деревьев насекомыми на протяжении 8 лет, камеральная и статистическая обработка материалов, анализ всего массива полученных данных и формулирование выводов выполнены диссертантом самостоятельно. Оценка содержания хлорофиллов в хвое и других косвенных и прямых показателей устойчивости, а также химического состава растений осуществлены с непосредственным участием диссертанта на определенных этапах исследований.

**Благодарности.** Автор благодарит за всестороннюю поддержку своего научного руководителя д.с.-х.н. В.В. Тараканова и выражает признательность всем, кто оказал содействие в обсуждении результатов и лабораторных исследованиях: к.б.н. А.Я. Бондареву, проф. Л.И. Милютину, к.с.-х.н. Ю.Н. Ильичеву, В.Я. Мирошниченко, Д.С. Федотову, В.М. Тюпиной, Т.К. Кузьминой, проф. Е.М. Шелдяевой, доц. С.М. Никитиной, проф. Л.А. Игнатьеву, С.Ю. Артымуку, проф. К.П. Куценогому, О.В. Чанкиной, проф. А.В. Ткачеву.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ**

В главе осуществлен обзор литературы по двум направлениям исследований:

1) применение методов фенетики для решения задач популяционной биологии

древесных растений и лесного селекционного семеноводства; 2) адаптивность фенотипов и перспективы их применения в качестве маркеров устойчивости и интенсивности роста при селекции лесообразующих видов.

## ГЛАВА 2. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основные исследования проведены на клоновых плантациях плюс-деревьев сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., расположенных в Озерском лесничестве Алтайского края (лесостепная зона, Среднеобский бор). Также изучена фенотипическая изменчивость плюс-деревьев сосны из различных лесосеменных районов: Алтайского низкогорного (№ 70), Прииртышско-Кулундинского (82) и Верхне-Обского (69), последний из которых включает Присалаирский (69а), Бурла-Касмалинский (69б) и Бийский (69в) подрайоны (рис. 1) [Лесосеменное районирование, 1982]. Озерское лесничество расположено в подрайоне 69а.

Клоновые лесосеменные плантации (ЛСП) и архивы клонов (АК) плюс-деревьев сосны созданы в рамках программ по селекционному семеноводству, по стандартной технологии, с размещением 208 шт./га. Исследования проведены на ЛСП 1988 и 1980 годов закладки, и АК 1996 г. (ЛСП-88, ЛСП-80 и АК-96 соответственно). В пределах этих плантаций на площади 11,5 га произрастают 1462 привитых дерева 118 клонов. Кроме этого, при оценке изменчивости фенотипов и «генетически маркерных» количественных показателей изучены 140 плюсовых и 1200 «случайных» деревьев из различных лесосеменных районов.

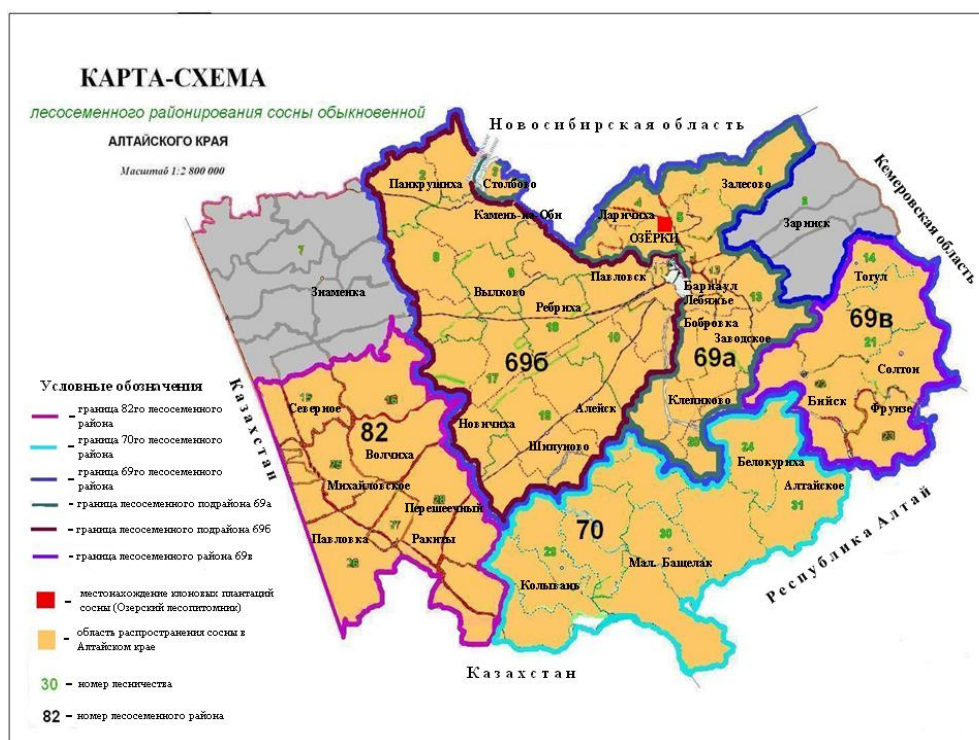


Рис. 1. Карта-схема лесосеменного районирования сосны обыкновенной в Алтайском крае

При анализе фенотипов генеративных органов сосны (семян, зрелых шишек и «мужских колосков») использовали методику А.И. Видякина [2004 а,б; 2010]. Для оценки влияния фенотипов на признаки продуктивности и устойчивости на выборке около 100 клонов учтено 117 количественных показателей различной природы (габитуальных, морфометрических, семенной продуктивности, фенологических, биохимических, химического элементного состава). Для оценки этих признаков применяли общепринятые методы [Правдин, 1964; Мамаев, 1972; Ирошников и др., 1973; Методы экспериментальной микологии, 1982; Игнатьев, 1993; Kutsenogiy et.al., 2007; Ткачев, 2008;]

Статистическую обработку результатов осуществляли с помощью *t*-критерия, дисперсионного и корреляционного анализов, метода  $\chi^2$  [Глотов и др., 1982; Гласс, Стэнли, 1976].

### ГЛАВА 3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И «ПАСПОРТИЗАЦИЯ» ПЛЮСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КЛОНОВ СОСНЫ ПО ФЕНАМ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ

При создании клоновых плантаций, в связи с многоэтапностью этого процесса (отбор плюс-деревьев, заготовка и хранение черенков, прививка, посадка, дополнение), существует определенная вероятность неверной маркировки деревьев [Пугач, 1982; Андриюшквичене, 1983; Гончаренко и др., 1989; Кострикин и др., 1999; Тараканов, Демиденко, 1999]. Поэтому важнейшей, методической по своей сути, задачей является проверка точности маркировки привитых деревьев, что тесно переплетается с задачей генетической паспортизации деревьев и плантаций. Без решения этой задачи на генетико-селекционных объектах невозможно проводить ни фундаментальные, ни прикладные исследования.

Для идентификации генотипов предлагается использовать методы биохимической и молекулярной генетики. Эти методы точны, но дорогостоящи. Для снижения себестоимости и ускорения процесса паспортизации деревьев на клоновых плантациях сосны обыкновенной целесообразен подход с применением на первом этапе методов фенетики, на заключительном – методов молекулярной генетики [Кальченко, Тараканов, 2010].

Одна из задач настоящей работы заключалась в разработке и апробации «фенетического» этапа паспортизации деревьев на клоновых плантациях сосны. Ранее на некоторых из плантаций Озерского питомника осуществлялась «идентификация родословных» привитых деревьев по комплексу качественных признаков [Тараканов, Демиденко, 1999]. Позднее [Видякин и др., 2009] на выборке нескольких клонов был апробирован метод выделения фенотипов окраски семян приобской сосны, а также оценена наследуемость их в клонах и воспроизводимость оценок. Эти исследования подтвердили правомерность выделения фенотипов на нашем материале и создали предпосылки для дальнейшего развития фенетических исследований на селекционных объектах сосны в Алтайском крае.

Для апробации метода «фенетической паспортизации» изучили 1462 рамы 118 клонов, произрастающих на АК-96, ЛСП-88 и ЛСП-80 (табл. 1). Существенными особенностями клоновых плантаций, которые необходимо учитывать для оптимизации процедуры генетической паспортизации деревьев, являются: 1) наличие непривитых деревьев, доля которых по нашим данным может достигать 17 %; 2) осуществление на многих объектах дополнительных посадок, производимых взамен отмерших деревьев.

Таблица 1. Общая характеристика изученных клоновых плантаций сосны обыкновенной

Показатель	АК-96	ЛСП-88	ЛСП-80	Итого
Площадь, га	6,0	3,0	2,5	11,5
Число клонов, шт.	48	47	23	118 (103*)
Принадлежность плюс-деревьев к лесосеменным районам	69а	69а	69б, 70	-
Число привитых деревьев	755	501	196	1452

Примечание: в этой и следующих табл. АК-96 – архив клонов 1996 г. закладки, ЛСП-88 и ЛСП-80 – лесосеменные плантации 1988 и 1980 гг. закладки; \* - число клонов с учетом «дублирующихся» номеров.

В соответствии с этими особенностями и необходимостью снижения трудозатрат работа была организована в несколько этапов: 1) анализ имеющейся документации для составления «рабочей схемы», на которой выделяются деревья основной и дополнительных

посадок; 2) проверка идентичности схемы натурному размещению деревьев; 3) учет фенотипов, анализ которых может быть осуществлен в полевых условиях (окраски мужских колосков и шишек, типа апофизов семенных чешуй, характерных морфологических особенностей); 4) выделение на схемах «типичных» (идентичных по фенотипу) и «не типичных» (не похожих на типичных представителей клона) рамет; 5) сбор образцов зрелых шишек с «типичных» и «не типичных» рамет; 6) анализ фенотипов окраски семян и уточнение результатов идентификации; 7) составление фенетических паспортов клонов.

На этапе «5» теоретически возможен сбор индивидуальных образцов шишек с каждой раметы, но это сделает анализ очень трудоемким. Его можно упростить без потери качества за счет анализа смешанных образцов. Для этого на каждую совокупность «типичных» рамет формируется один образец шишек, в который включается по одной шишке с каждой из рамет, что уменьшает число образцов. При анализе семян, полученных из смешанной партии шишек, в случае однородности партии делается вывод об идентичности рамет. При неоднородности выборки осуществляется её повторное изучение, при этом все раметы данного клона анализируются индивидуально.

При апробации изложенного подхода нами были впервые получены данные о частотах фенотипов генеративных органов (выделенных в строгом соответствии с критериями [А.И. Видякина, 2004 а,б]) на клонных плантациях сосны в Приобских борах. Частота фенотипов окраски шишек и микростробиллов довольно стабильно воспроизводится на разных плантациях (табл. 2). Однако по фенотипам 1-го и 3-го слоев окраски семян имеют место статистически значимые различия между плантациями. Поскольку на АК-96 размножены плюс-деревья только из Ларичихинского лесхоза, на ЛСП-88 - из Ларичихинского, Озерского, Бобровского, Петровского и В.Обского лесхозов лесосеменного района 69а, а на ЛСП-80 присутствуют клоны плюс-деревьев из двух других лесосеменных районов (69б и 70), то в целом этот результат неудивителен. Однако, попарное сравнение плантаций свидетельствует о том, что по наиболее информативному фенотипу 3-го окрасочного слоя достоверно различаются АК-96 и ЛСП-88, представляющие один и тот же район 69а. Полученный результат подтверждает предположения о сложной популяционной структуре сосновых боров Алтая, что подробно проанализировано в главе 4.

Таблица 2. Распределение клонов по фенотипам окраски семян, шишек и микростробиллов на плантациях сосны (%)

Плантация	Число клонов	Фены окраски семян			Фен коричневой окраски шишек	Фен желтой окраски микро-стробиллов
		Черный цвет 1-го ОС	Равномерность 2-го ОС	Наличие 3-го ОС		
АК-96	42	42,9 а	33,3 а	47,6 а	23,8	89,4
ЛСП-88	34	50,0 а	26,5 а	70,6 б	27,8	80,9
ЛСП-80	15	80,0 б	40,0 а	33,3 а	33,0	93,3
<i>Среднее</i>	<i>91</i>	<i>51,6</i>	<i>31,9</i>	<i>53,8</i>	<i>28,3</i>	<i>86,2</i>

Примечания: 1) ОС – окрасочный слой; 2) значения внутри столбцов, обозначенные разными буквами, отличаются по критерию  $\chi^2$  на уровне  $P < 0,05$ .

Другой интересный результат из данных табл. 2 заключается в том, что использованный подход позволил проанализировать 91 клон из 118, представленных на плантациях (см. табл. 1). Расчеты показывают, что фенетической паспортизацией может быть охвачено свыше 80 % клонов, за исключением неплодоносящих.

На предмет достоверности маркировки родословных удалось диагностировать 92,2 % деревьев (табл. 3). Доля неверно маркированных привоев варьирует по плантациям в пределах 2-12,6%, составляя в среднем 4 %.

На имеющемся материале для 35 плюс-деревьев оказалось возможным сравнение их с одноименно маркированными клонами. В 33 случаях из 35 (94,3%) имело место полное совпадение по «фенетическому портрету» между плюс-деревьями и соответствующими клонами. В этой связи предстоит установить, какие плюс-деревья являются истинными родителями ошибочно маркированных клонов.

Таблица 3. Соотношение различных категорий привитых деревьев, идентифицируемых методами фенетики на клоновых плантациях сосны

Идентификационная категория привитых деревьев	АК-96		ЛСП-88		ЛСП-80		Итого	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Не идентифицированные	45	6,0	61	12,2	7	3,6	113	7,8
Ошибочно маркированные	15	2,0	18	3,6	25	12,6	58	4,0
Верно маркированные	695	92,1	422	84,2	166	83,8	1283	88,2
Итого	755	100,0	501	100,0	198	100,0	1452	100,0

Таким образом, использование методов фенетики для целей генетической паспортизации позволяет получить ориентировочные представления о точности маркировки родословных привитых деревьев на клоновых плантациях, а также создаёт основу для снижения затрат при использовании методов молекулярной генетики. Согласно расчетам, исключение из анализа «нетипичных» деревьев, выявленных на фенетическом этапе, и сопоставление «чистого» (однораметного) и «смешанного» (многораметного) образцов внутри «типичных» рамет каждого клона может в несколько раз сократить затраты реактивов на «генетическом» этапе паспортизации [Зацепина и др., 2011; 2012].

#### **ГЛАВА 4. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И ЛЕСОСЕМЕННЫХ РАЙОНОВ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ФЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ «ПЛУСОВЫХ» И «СЛУЧАЙНЫХ» ДЕРЕВЬЕВ**

В связи с тем, что при отборе плюс-деревьев их «фенетический портрет» не принимался во внимание, а также учитывая невысокие в целом корреляции между фенами и селектируемыми признаками (см. главу 5), можно предположить, что различия между выборками плюс-деревьев отражают различия между популяциями, из которых происходят эти деревья. В таком случае изучение степени фенетической дифференциации между выборками плюс-деревьев может использоваться для косвенной характеристики степени дифференциации насаждений, относящихся к различным лесохозяйственным предприятиям (далее по тексту - "лесхозам") и лесосеменным районам.

В предыдущей главе были частично рассмотрены результаты дифференциации плантаций, на которых представлены клоны плюс-деревьев из различных лесхозов и лесосеменных районов и подрайонов. Поскольку фен 3-го окрасочного слоя имеет популяционный масштаб [Видякин, 2004 а,б], то различие в частоте этого фена между АК-96 и ЛСП-88, на которых представлены потомки плюс-деревьев из одного и того же В.Обского района 69а, косвенно свидетельствует о наличии в этом районе различных популяций сосны (см.табл. 2). Однако, выборка генотипов плюс-деревьев на изученных плантациях является небольшой.

Для её увеличения, учитывая идентичность генотипов плюс-деревьев и их клонов, мы объединили данные по изучению фенов окраски семян у 91 клона плюс-деревьев, представленных на плантациях, и у 140 плюс-деревьев, произрастающих в естественных насаждениях лесосеменных районов 69а, 69б, 69в и 82. После исключения повторяющихся номеров выборка составила 192 плюс-дерева (табл. 4).

Сопоставление 5 лесосеменных районов по фенам окраски семян обнаруживает их отличие в частоте фенов 1-го и 3-го окрасочных слоёв (далее "ОС"). По фену "наличие 3-го ОС", имеющего популяционный уровень [Видякин, 2004 а], выделяется сосна южной части



ленточных боров из 82-го района, а также Бийский массив из района 69в, в которых частота признака минимальна. При этом его частота внутри приобских боров снижается в направлении "Ларичиха-Бийск" от 53,5 до 23,1 %. По менее информативному фену "черный цвет 1-го ОС" резко выделяется Алтайский низкогорный район 70 (Чемальский лесхоз), в котором его частота достигает 90 % против 42-57 % в остальных выборках. Различия между всеми выборками при анализе малоинформативного фена "равномерный окрас 2-го ОС" не

Таблица 4. Частота фенов окраски семян в выборках плюс-деревьев сосны из различных лесосеменных районов

Район	Фены окраски семян			N
	1-й ОС (черный)	2-й ОС (равно- мерный)	3-й ОС (есть)	
69а	42,3 <i>a</i>	29,6 <i>ab</i>	53,5 <i>a</i>	71
69б	45,5 <i>a</i>	33,3 <i>ab</i>	33,3 <i>ab</i>	33
69в	53,8 <i>ab</i>	61,5 <i>a</i>	23,1 <i>b</i>	13
70	90,0 <i>b</i>	40,0 <i>ab</i>	40,0 <i>ab</i>	10
82	56,9 <i>a</i>	24,6 <i>b</i>	24,6 <i>b</i>	65
$\chi^2$ эксп. ( $\nu=4$ )	9,621*	7,398	13,805**	192

Примечания: 1) ОС - окрасочный слой; 2) значения внутри столбцов при отсутствии совпадающих букв отличаются по критерию  $\chi^2$  на уровне  $P < 0,05$ ; 3) одной и двумя звездочками обозначены значения  $\chi^2$  экспериментальные, превышающие табличные для  $P=0,05$  и  $P=0,01$  соответственно.

выявляются. Но при попарном сопоставлении обнаруживается отличие между Прииртышско-Кулундинским 82 (24,6 %) и Бийским 69в (61,5 %) районами. Таким образом, анализ фенетических межпопуляционных различий в целом подтверждает правомерность выделения соответствующих лесосеменных районов. Тем не менее, там, где позволяет объём выборки, интересно сравнить совокупности плюс-деревьев из различных лесхозов внутри лесосеменных районов.

В этой связи сопоставили различные лесхозы из Присалаирского 69а и Прииртышско-Кулундинского 82-го районов, в которых объём выборки составляет 71 и 75 деревьев соответственно (табл. 5-6). Близко расположенные лесные массивы с небольшим представителем деревьев при этом были объединены.

Таблица 5. Частота фенов окраски семян в выборках плюс-деревьев сосны из различных лесхозов лесосеменного района 69а

Лесхоз	Фены окраски семян			N
	1-й ОС (черный)	2-й ОС (равно-мерный)	3-й ОС (есть)	
Ларичихинский	41,7 <i>a</i>	33,3 <i>a</i>	45,8 <i>a</i>	48
Озерский	58,3 <i>a</i>	25,0 <i>a</i>	58,3 <i>ab</i>	12
Бобровский, Петровский и В.Обской	27,3 <i>a</i>	18,2 <i>a</i>	81,8 <i>b</i>	11
$\chi^2$ эксп. ( $\nu=2$ )	2,290	1,132	4,793†	

Примечания: 1) ОС - окрасочный слой; 2) значения внутри столбцов при отсутствии совпадающих букв отличаются по критерию  $\chi^2$  на уровне  $P < 0,05$ ; 3) † -  $P=0,10$ .

Анализ частот методом  $\chi^2$  показал, что по наиболее информативному фену 3-го ОС внутри района 69а обнаружались статистически значимые различия между самыми северными массивами Ларичихинского лесхоза и массивами сосны, расположенными южнее Барнаула (Бобровский, Петровский и В.Обской лесхозы). Перепад частот данного фена вверх по течению Оби создает впечатление "клины": 46-58-82 %. Этот результат согласуется с данными, полученными при сравнении клоновых плантаций АК-96 и ЛСП-88. На последней из них среди прочих присутствуют клоны плюс-деревьев из Бобровского, Петровского и В.Обского лесхозов (см.табл. 2), что повышает частоту фена 3-го ОС почти до 71 %.

Таблица 6. Частота фенов окраски семян в выборках плюс-деревьев сосны из различных лесхозов лесосеменного района 82

Лесхоз	Фены окраски семян			N
	1-й ОС (черный)	2-й ОС (равномерный)	3-й ОС (есть)	
Волчихинский	66,7 а	29,6 а	25,9 а	27
Михайловский, Оз.Кузнецовский и Партизанский	65,0 а	20,0 а	15,0 а	20
Ракитовский	33,3 б	22,2 а	33,3 а	18
$\chi^2_{\text{эсп.}} (v=2)$	5,662†	0,651	1,759	

Примечания: 1) ОС - окрасочный слой; 2) значения внутри столбцов при отсутствии совпадающих букв отличаются по критерию  $\chi^2$  на уровне  $P < 0,05$ ; 3) знаком † обозначено значение  $\chi^2$  экспериментальное, превышающие табличное для  $P=0,10$ .

Определенная дифференциация имеет место и между остепненными борами внутри района 82 (табл. 6). В этом случае различия обнаруживаются по менее информативному фену 1-го ОС, и заключаются в 2-кратном снижении его частоты в Ракитовском лесхозе по сравнению с остальными (Волчихинский, Михайловский, Озеро-Кузнецовский и Партизанский) - около 33 и 66 % соответственно.

Кроме анализа изменчивости рассмотренных выше фенов, на выборках 167 плюс-деревьев была оценена частота редко встречающегося фена "передний тип развития апофиза" шишек (ПТРА) [Видякин, 2004 а,б]. Выборочные оценки частот фена ПТРА в изученных популяциях варьируют от 0,0 до 23,1%; при этом сопоставление всех популяций свидетельствует о статистически значимых различиях между ними (табл. 7).

Таблица 7. Частота фена "Передний тип развития апофиза" (ПТРА) в выборках плюс-деревьев сосны из различных популяций (лесхозов)

Лесосеменной район	Лесхоз	Частота ПТРА, %	N
69а	Бобровский	0,0	12
69а	Ларичихинский	1,7	60
69а	Озерский	23,1	13
69б	Кулундинский, Мамонтовский, Павловский	0,0	17
69в	Бийский	16,7	12
70	Чемальский	0,0	10
82	Волчихинский, Оз.Кузнецовский, Ракитовский	4,7	43
Итого		4,8	167
$\chi^2_{\text{эсп.}}$		16,490	
$v$		6	
$P$		<0,025	

Парные сравнения выборок плюс-деревьев из отдельных популяций (лесхозов) при данных объемах выборок методом хи-квадрат некорректны вследствие снижения теоретически ожидаемых частот ниже 4 [Глотов и др., 1982]. Для более основательной характеристики популяционной структуры в борах барнаульской и касмалинской лент осуществляли сбор зрелых шишек урожая 2011 г. со "случайных" деревьев естественных насаждений, из расчета по 1 средней шишке на дерево (табл. 8).

Таблица 8. Географические координаты и частота фена «Передний тип развития апофиза» (ПТРА) в насаждениях сосны в ленточных борах Алтайского края

Лесо-семенной район	Лесничество	Популяция	Координаты		Число учтенных шишек (деревьев)	Частота фена ПТРА, %	
			СШ, град.	ВД, град.		На популяцию	На район
82	Ракитовское	Круглое	51,3	80,4	100	8,0	7,00±1,09
	Оз.Кузнецовское	Мирный	51,5	79,9	100	7,0	
	Ст.Михайловское	Михайловка	51,8	79,8	100	11,0	
	Лебяжинское	Перешеечный	51,8	80,8	100	5,0	
	Ст.Михайловское	Бор-Форпост	51,9	80,1	100	5,0	
	Волчихинское	Волчиха	52,1	80,4	100	10,0	
	Волчихинское	Вострово	52,1	80,6	100	3,0	
696	Новичихинское	Новичиха	52,2	81,3	100	9,0	5,00±1,58
	Новичихинское	Крестьянка	52,5	81,6	100	7,0	
	Новичихинское	Мамонтово	52,7	81,6	100	3,0	
	Ребрихинский	Ребриха	53,1	82,3	100	6,0	
	Павловское	Павловск	53,3	83,0	100	0,0	
<b>Итого</b>					<b>1200</b>	<b>6,2±0,92</b>	

Различия между лесосеменными районами по частоте фена ПТРА не значимы. Но просматривается тенденция к постепенному повышению встречаемости фена в юго-западном направлении (к границе с Казахстаном): от 0-6 до 7-11 %. Оценка связи между частотой фена и географическим положением популяций, оцениваемым по сумме градусов северной широты и восточной долготы (удаленности от юго-западного "приказахстанского" края лент) подтверждает достоверность этого тренда на уровне  $P < 0,05$  ( $r = 0,59$ ;  $v = 10$ ); близкий результат даёт сопоставление частот между маргинальными "юго-западными" (Круглое, Мирный, Михайловка) и всеми остальными популяциями ( $\chi^2 = 4,320$ ;  $v = 1$ ;  $P < 0,05$ ).

При этом очевидна существенная изменчивость и между отдельными популяциями, характеризующимися относительно большими различиями в частотах фена ПТРА: 1) между популяцией с частотой фена 0% (Павловск), с одной стороны, и популяциями с частотами 8...11%, (Новичиха, Круглое, Волчиха, Михайловка), с другой; 2) между популяциями с частотами 3% (Мамонтово и Вострово), с одной стороны, и популяциями 10...11% (Волчиха и Михайловка), с другой. Этот результат свидетельствует о сложной популяционной структуре ленточных боров и о целесообразности их более тщательного изучения.

В последней связи отметим, что для изучения популяционной структуры сосны, кроме типичных фенов, определенную ценность имеет анализ изменчивости признаков-индексов генеративных органов [Видякин, 2004 а,б; 2007] а также количественного признака "масса 1000 шт. семян" [Тараканов и др., 2001 а; Стрелковский, 2005]. По классификации Л.Ф. Правдина [1964], и согласно исследованиям [Урусов, Алексеев, 1987; Стрелковский, 2005], по территории ленточных боров проходит граница между сибирским и кулундинским подвидами сосны; ориентировочно она соответствует 52-му градусу северной широты. При этом кулундинский подвид отличается более тяжелыми семенами. Лесосеменной район 696 предположительно включает популяции сибирского и гибридного генезиса, а район 82 - популяции кулундинского подвида. Исходя из изложенного, анализ изменчивости индекса

формы шишек и массы 1000 штук семян в условиях клоновых плантаций и, особенно, в ленточных борах, представляет определенный интерес.

Для анализа изменчивости этих признаков в условиях клоновых плантаций использовали данные по 15 клонам ЛСП-88, полученные при урожаях 2005, 2007 и 2010 гг.. За исследуемый период индекс формы шишки (ИФШ) варьировал у изученных клонов в пределах 0,455-0,577, а масса семян в пределах 4,27-9,90 г. При этом средние за различные годы по признаку ИФШ воспроизводятся очень стабильно, в то время как по признаку масса 1000 семян существенно варьируют. В этой связи интересен вопрос об относительной устойчивости (наследуемости) значений признаков у одних и тех же клонов.

Для ответа на этот вопрос данные по изменчивости рассматриваемых признаков были обработаны с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 9). Доля влияния клонов для обоих признаков оказалась весьма близкой и составила около 47% общей дисперсии. Вклад экологического фактора "годы" оказался довольно существенным для признака масса семян (41,2%), но практически нулевым для ИФШ. Таким образом, как и следовало ожидать [Тараканов, 2003], оба признака имеют смешанную эколого-генетическую природу, наследуясь в условиях клоновых плантаций на уровне около 50%. При этом они различаются по реакции на фактор "годы". Для признака ИФШ характерно существенное перераспределение рангов клонов при стабильности популяционных средних за отдельные годы; для массы семян, напротив, имеет место незначительное перераспределение рангов клонов на фоне выраженной динамики популяционных средних. Средний коэффициент корреляции между клонами в исследуемые годы составляет по ИФШ и массе семян  $0,488 \pm 0,073$  и  $0,806 \pm 0,060$  соответственно ( $t=3,378$ ;  $v=4$ ;  $P<0,05$ ).

Очевидно, что своеобразный гомеостаз признака ИФШ на популяционном уровне обеспечивается взаимодействием "генотип-среда", которое маскирует влияние экологических условий на отдельные популяции разнообразием нормы реакции составляющих их генотипов. Мы предполагаем, что именно этот механизм обеспечивает "популяционный масштаб" этому маркерному индексу [Видякин, 2004 а,б; 2007], несмотря на смешанную эколого-генетическую природу его изменчивости на внутрипопуляционном уровне [Тараканов, 2003]. В то же время, из факта существенного воздействия фактора "годы" на признак "масса семян" следует необходимость сравнения популяций по данному показателю в одно и то же время. С учетом определенной неравномерности семеношения различных генотипов сравнения по этому признаку целесообразно осуществлять в высокоурожайные годы, что обеспечит репрезентативность выборки и наилучшую дифференциацию популяций по их генетическим особенностям. В противном случае применение этого экологически лабильного признака для анализа популяционной структуры естественных насаждений, произрастающих в различных экологических условиях, может привести к "выбросам" [Стрелковский, 2005].

Таблица 9. Компоненты дисперсии и доли влияния факторов, вычисленные по результатам двухфакторного дисперсионного анализа индекса формы шишек и массы 1000 штук семян (комплекс "с одним наблюдением на ячейку" [Глотов и др., 1982; с.183])

Источник вариации	Индекс формы шишек		Масса 1000 семян	
	Компонент дисперсии	Доля влияния, %	Компонент дисперсии	Доля влияния, %
Клоны (К)	0,000400	47,2**	0,7981	47,4***
Годы (Г)	0,000001	0,1	0,6935	41,2***
Остаточный (К-Г)	0,000446	52,7	0,1916	11,4
Итого	0,000847	100,0	1,6833	100,0

\*\* -  $P<0,01$ ; \*\*\* -  $P<0,001$ .

Имеющийся у нас экспериментальный материал позволяет проанализировать изменчивость ИФШ и массы семян в ленточных борах.

На участке приблизительно от границы с Казахстаном (51,5° СШ и 80° ВД, в сумме около 131,5°) до Вострово-Новичихи (52° СШ и 81° град. ВД, в сумме около 133°) индекс формы шишки (ИФШ) в популяциях систематически и практически линейно снижается примерно от 0,525 до 0,495 (рис. 2). Корреляция ИФШ с суммой координат в этой юго-западной расширенной части лент статистически значима и составляет  $r=-0,836$  ( $\nu=6$ ,  $P<0,01$ ). В северо-восточной "раздвоенной" части лент, на участке "Новичиха-Павловск" ИФШ стабилизируется на уровне около 0,488-0,495, за исключением популяции Крестьянка, в которой значение индекса достигает 0,503. Связь ИФШ с суммой координат в этой части лент не достоверна  $r=-0,506$  ( $\nu=3$ ,  $P>0,10$ ). В целом зависимость ИФШ от географического положения популяций (степени удаленности от границы с Казахстаном) может быть удовлетворительно аппроксимирована полиномом 3-й степени с коэффициентом детерминации  $R^2=0,67$ , а при исключении "выброса"  $R^2=0,81$  (см. рис. 2).

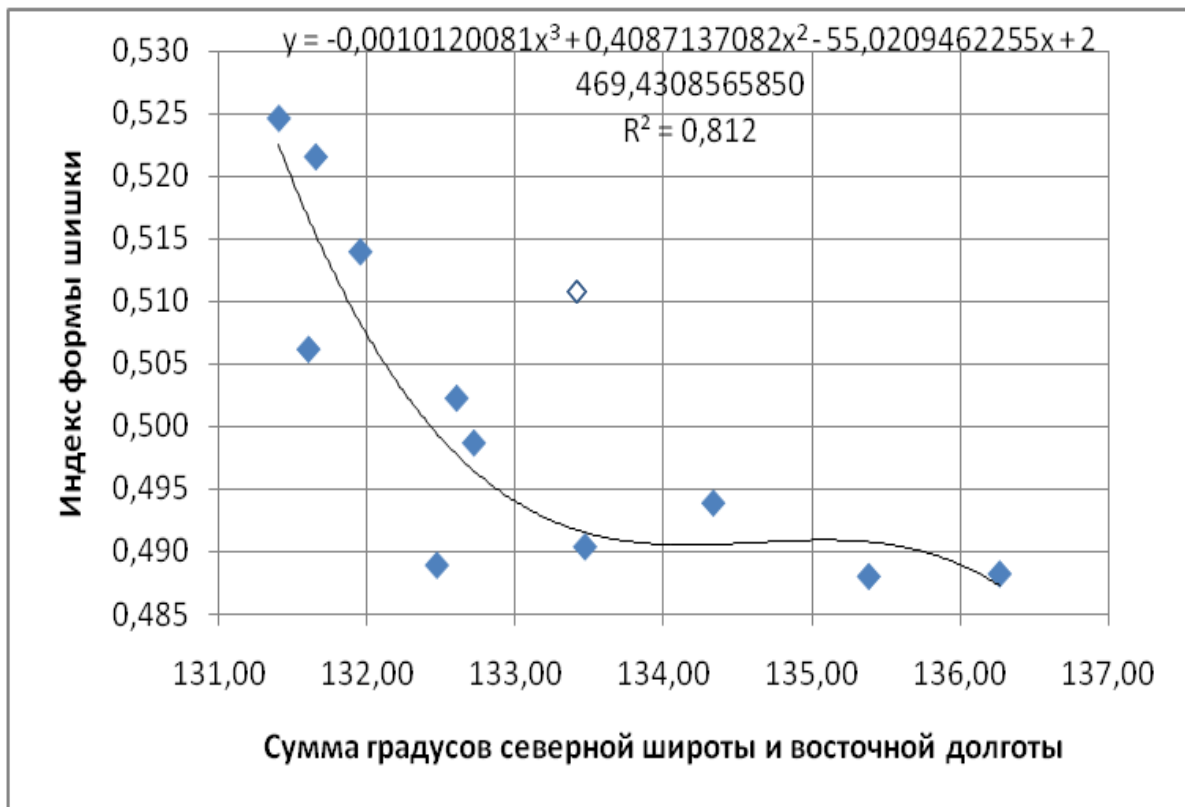


Рис. 2. Зависимость индекса формы шишки от географического расположения популяций в ленточных борах Алтайского края. Ромбом без заливки выделено "отскакивающее" значение (популяция Крестьянка)

Небезынтересно отметить, что перегиб кривой исследуемой зависимости наблюдается примерно по 52-му градусу СШ, что по Л.Ф. Правдину [1964] соответствует границе между кулундинским и сибирским подвидами сосны.

При анализе массы семян использовали данные Центра защиты леса по Алтайскому краю, предоставленные нам директором ЦЗЛ А.Я. Бондаревым, которому мы выражаем глубокую признательность. Для обработки были выбраны результаты, полученные лично автором в наиболее урожайные для ленточных боров и репрезентативные по числу проб 1994, 2000 и 2003 годы (табл. 10).

Таблица 10. Масса 1000 семян (г) в различных лесхозах ленточных боров Алтайского края.

Лесхоз	Годы									Среднее		
	1994			2000			2003					
	<i>x</i>	<i>m</i>	<i>n</i>	<i>x</i>	<i>m</i>	<i>n</i>	<i>x</i>	<i>m</i>	<i>n</i>	<i>x</i>	<i>m</i>	<i>n</i>
Тополинский	9,14	0,19	10	9,31	0,27	3	8,09	0,06	6	8,84	0,11	19
Ст.Михайловский	8,77	0,07	6	9,40	0,09	11	7,84	0,14	9	8,67	0,06	26
Партизанский	8,51	0,44	5	9,17	0,25	4	7,50	0,42	3	8,39	0,23	12
Оз.Кузнецовский	8,74	0,15	6	8,99	0,28	8	7,77	0,09	7	8,50	0,12	21
Волчихинский	8,70	0,09	6	8,83	0,06	4	7,65	0,15	12	8,39	0,08	22
Ракистовский	8,78	0,15	11	8,81	0,36	7	7,51	0,06	14	8,37	0,10	32
Лебяжинский	8,35	0,05	5	9,10	0,39	7	7,67	0,09	17	8,37	0,11	29
Новичихинский	8,01	0,10	4	9,42	0,10	4	7,75	0,05	7	8,39	0,04	15
Мамонтовский	7,87	0,43	3	7,13	0,21	5	7,42	0,11	6	7,47	0,13	14
Ребрихинский	6,99	0,10	3	6,87	0,09	4	7,66	0,17	5	7,17	0,08	12
Павловский	6,93	0,04	4	6,87	0,16	9	6,89	0,07	6	6,89	0,08	19
Барнаульский	7,19	0,55	3	6,57	0,07	7	6,72	0,06	6	6,83	0,11	16
<b>Среднее</b>	<b>8,16</b>	<b>0,07</b>	<b>66</b>	<b>8,37</b>	<b>0,06</b>	<b>73</b>	<b>7,54</b>	<b>0,05</b>	<b>98</b>	<b>8,02</b>	<b>0,03</b>	<b>237</b>

По осредненным данным, которые лучше отражают тенденцию, можно видеть, что при средней массе 1000 семян  $8,02 \pm 0,03$  г, четко выявляется пространственно локализованный "перепад" в значениях этого показателя, отмеченный в диссертации А.Н. Стрелковского [2005]. Он приурочен к участку "Новичиха-Мамонтово":  $8,39 \pm 0,04$  против  $7,47 \pm 0,13$  ( $t=6,790$ ;  $\nu=27$ ;  $P<0,001$ ). До этой границы, как на северо-восточном участке, так и на юго-западном, также наблюдается тенденция постепенного увеличения массы семян в юго-западном направлении, но она выражена в значительно меньшей степени.

К сожалению, данные по массе семян были получены на основе массового сбора шишек в пределах лесхозов. Поэтому по ним невозможно локализовать точную пространственную границу резкого изменения массы семян. Тем не менее, они существенно сужают направление дальнейшего поиска и свидетельствуют о популяционной неоднородности лесосеменного района сосны 69б, поскольку Мамонтовский и Новичихинский лесхозы формально находятся в его пределах.

Для наглядного обобщения результатов, полученных в настоящей главе, они представлены в виде обнаруженных межпопуляционных границ на космоснимке территории Алтайского края (рис. 3). Кроме этого, были подсчитаны достоверные различия, обнаруженные при попарных сравнениях между всеми изученными популяциями внутри лесосеменных районов (табл. 11). Общее число выявленных межпопуляционных различий внутри лесосеменных районов составляет 31, а доля попарных сравнений, в которых различия достоверны, варьирует по районам в пределах 40-64 % от их общего числа.

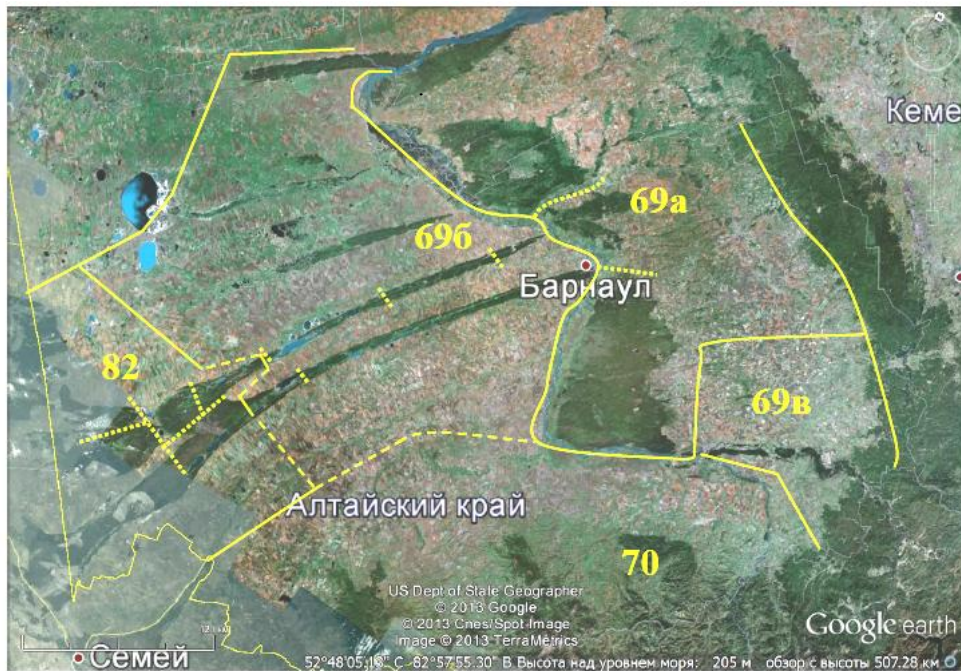


Рис. 3. Границы между лесосеменными районами и достоверно различающимися по значениям маркерных признаков "соседствующими" популяциями (комплексами популяций) сосны в Алтайском крае. Условные обозначения границ: сплошная и штриховая - границы лесосеменных районов; пунктирная - границы между достоверно отличающимися хотя бы по одному из "маркерных" признаков соседними популяциями. Цифры - номера лесосеменных районов

Таблица 11. Число достоверных межпопуляционных различий, выявленных при анализе изменчивости фенов и "маркерных" признаков внутри 3-х лесосеменных районов

	Признак*					Итого**	
	ОС1	ОС3	ПТРА	ИФШ	МС	шт.	% ***
69а		3	1			4	40,0
69б			1	2	9	9	60,0
82	4		2	13	7	18	64,3

\* - ОС1, ОС3 – фены 1-го и 3-го окрасочных слоёв; ПТРА – передний тип развития апофиза; ИФШ – индекс формы шишки, МС – масса 1000 шт. семян; \*\* - без "перекрывающихся" сравнений; \*\*\* - процент от числа пар сравниваемых популяций.

Таким образом, анализ изменчивости фенов и "маркерных" количественных признаков объектов ЕГСК и естественных насаждений сосны свидетельствует об очевидной межпопуляционной гетерогенности её лесосеменных районов в Алтайском крае. В связи с небольшим объёмом выборок деревьев и насаждений проведенные исследования не позволяют точно локализовать границы между популяциями. Для этой цели необходимы дальнейшие более основательные исследования с применением методов популяционной фенетики и генетики.

## ГЛАВА 5. АДАПТИВНОСТЬ ФЕНОВ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ ОТБОРА НА УСТОЙЧИВОСТЬ

Основоположники популяционной фенетики отмечают адаптивный характер фенов [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1987]. В этой связи были предложения о применении их для косвенного отбора на устойчивость и интенсивность роста [Мамаев, 1965]. Однако у древесных растений исследования степени ассоциации фенов с адаптивными

и ростовыми признаками немногочисленны и выполнены на природных популяциях и географических культурах [Некрасова, 1960; Мамаев, 1965; Ирошников, 1978; Кузьмина, 1978; Черепнин, 1980; Rogozin, 1989; Путенихин, 2000; Видякин, Глотов, 1999; Видякин, 2007; Седельникова, 2008; Пименов, Седельникова, 2012]. Анализ данной проблемы на клонах сосны в однородных условиях плантаций представляет несомненный интерес.

Исследования были проведены почти на 100 клонах плантаций АК-96, ЛСП-88 и ЛСП-80. В коррелятивный анализ с фенами окраски семян, шишек и микростробилов были вовлечены 117 признаков различной природы: 48 морфометрических, 25 урожайных, 17 биохимических, 7 элементного состава 13 адаптивных, 4 габитуальных, 3 фенологических. Сопоставление альтернативных фенов по рассмотренным признакам, осуществленное с помощью  $t$ -критерия, несомненно подтверждает вывод об их адаптивном характере. Однако, доля количественных признаков, по которым обнаружены достоверные различия между альтернативными фенами отдельных групп признаков, оказалась не высока и варьировала в пределах 2,6-6,8 %, составляя в среднем около 4,3% (рис. 6). Наиболее сильно дифференцирует деревья по количественным признакам цвет микростробилов. Достоверные различия в этом случае были выявлены по 8 признакам, характеризующим фенологический ритм пыления, размеры шишек и вес семян. В целом степень различий между альтернативными фенами невысока; при этом межклоновые различия по количественным признакам в среднем существенно выше, чем "межфеновые".

При сравнении групп клонов, различающихся по комплексу фенов 1-3-го окрасочных слоёв семян («морфотипов»), доля количественных признаков, по которым обнаруживаются достоверные различия, повышается до 7,7 %.

Таким образом, различия между альтернативными качественными признаками-фенами являются относительно небольшими, при этом они могут варьировать в зависимости от экологических условий (взаимодействие "фены-годы"), что затрудняет их использование в качестве косвенных маркеров адаптивности и интенсивности роста. Этот вывод соответствует заключению С.А. Петрова и соавторов [1989] о невысокой эффективности применения фенов в качестве маркеров продуктивности.

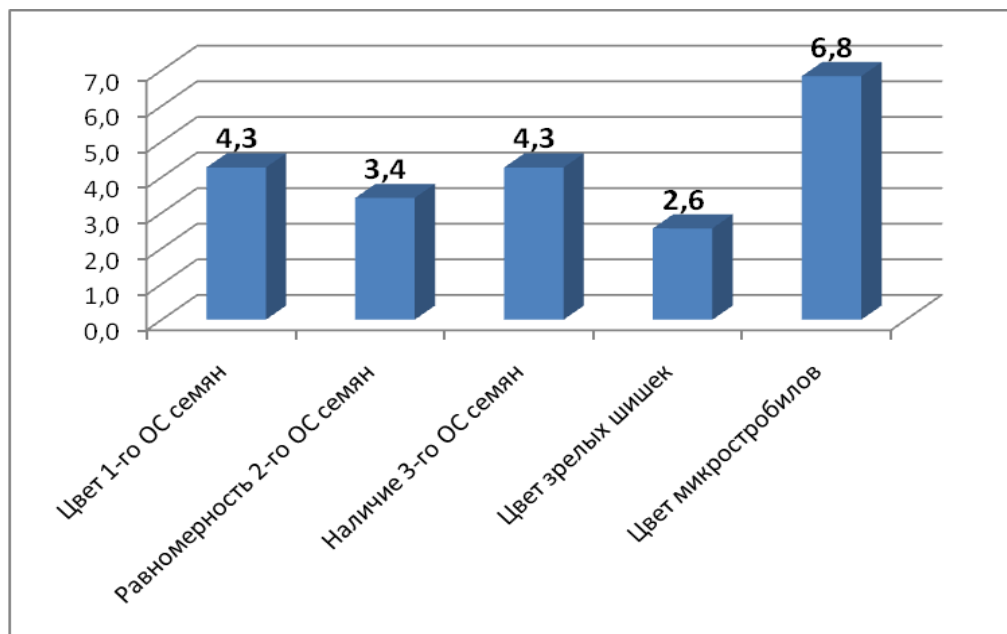


Рис. 4. Частота количественных признаков, по которым обнаружены достоверные различия ( $t_{эксн.} > t_{0,05}$ ) между альтернативными градациями фенов генеративных органов на ЛСП-88 (общее число проанализированных количественных признаков  $N=117$ )



## ВЫВОДЫ

1. Анализ изменчивости шести пар фенотипов генеративных органов на клоновых плантациях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), вступивших в стадию семеношения, позволяет осуществить паспортизацию и проверку точности маркировки родословных у 92% привитых деревьев. "Фенетическая кластеризация" и исключение из исследований неперспективных деревьев могут существенно (в разы) сократить затраты на этапе молекулярно-генетической паспортизации деревьев на клоновых плантациях.

2. Доля неверно маркированных деревьев на изученных клоновых плантациях сосны составляет 4%, варьируя по объектам в пределах 2-13%. Кроме этого, в 3% случаев наблюдаются ошибки в маркировке на уровне "родитель-потомок" ("плюс-дерево - клон").

3. "Генетически маркерные" количественные показатели - индекс формы шишек (ИФШ) и масса 1000 штук семян, используемые для дифференциации популяций сосны обыкновенной, в условиях плантаций характеризуются существенным и практически одинаковым вкладом в изменчивость фактора "клоны" ("генотипы"), составляющем около 47%. При этом ИФШ отличается выраженным взаимодействием "клоны-годы" ("генотип-среда"), обеспечивающим стабильность популяционных средних этого признака в разные годы и эффективную дифференциацию популяций. Среднепопуляционная масса семян, напротив, существенно зависит от погодных условий и может применяться для дифференциации популяций лишь при сравнениях по этому признаку за одни и те же годы.

4. Анализ изменчивости фенотипов и "генетически маркерных" количественных показателей у "плюсовых" и "случайных" деревьев из различных популяций подтверждает наличие существенных различий между популяционными комплексами - лесосеменными районами. В то же время, внутри лесосеменных районов и подрайонов наблюдаются статистически значимые различия между 40-60% исследуемых популяций. Из этого следует вывод о необходимости проведения специальных исследований с целью детализации популяционной структуры и лесосеменного районирования сосны в Алтайском крае.

5. Между формами (группами клонов) сосны, отличающимися по альтернативным фенотипам и их комплексам, обнаруживаются небольшие по величине, но статистически достоверные различия по 3-8 % из 117 изученных количественных показателей. При этом величина межформовой изменчивости оказывается сравнительно небольшой. Это подтверждает сложившееся мнение об определенной адаптивности фенотипов, но свидетельствует о низкой эффективности их применения в качестве маркеров устойчивости и интенсивности роста.

## Рекомендации

1. На первом этапе генетической паспортизации привитых деревьев и клонов плюс-деревьев сосны на лесосеменных и архивно-маточных плантациях для сокращения затрат рекомендуется использовать методы фенетики в соответствии с разработанной нами методикой (Акт о внедрении № 1).

2. В связи с различиями в фенетической структуре между северными (Ларичихинское лесничество) и южными (Бобровское, Боровлянское и Петровское лесничества) популяциями из лесосеменного района 69а, заготовку семян на ЛСП сосны и их использование рекомендуется осуществлять дифференцированно, с учетом происхождения клонов, представленных на плантациях.

### Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. \*Кальченко, Л.И. Биохимический и элементный состав пыльцы разных клонов сосны обыкновенной / Е.И. Киров, В.В. Тараканов, Т.А. Кукушкина, О.В. Чанкина, Л.И. Кальченко // Хвойные бореальной зоны, 2007. Т. 24. № 2-3. С. 197-200.
2. \*Кальченко, Л.И. Эколого-генетическая изменчивость содержания хлорофиллов “а” и “b” в хвое сосны обыкновенной / Л.И. Кальченко, С.Ю. Артымук, В.В. Тараканов, Л.А. Игнатьев // Хвойные бореальной зоны, 2007. Т. 24. № 2-3. С. 193-196.
3. \*Кальченко, Л.И. О состоянии объектов ЕГСК в Алтайском крае: перспективы / А.Я. Бондарев, Л.И. Кальченко // Хвойные бореальной зоны, 2010 .Т. 27. № 1-2. С. 46-49.
4. \*Кальченко, Л.И. Поэтапная паспортизация деревьев на клонových плантациях сосны: использование методов фенетики / Кальченко Л.И., Тараканов В.В. // Хвойные бореальной зоны, 2010 .Т. 27. № 1-2. С. 87-90.
5. \*Кальченко, Л.И. Ростовые реакции сосны обыкновенной на токсические метаболиты гриба рода FUSARIUM / С.М. Никитина, М.П. Шатунова, В.В. Тараканов, Л.И. Кальченко // Изв. СПб ГЛТА, 2012, вып.200. – С. 264-274.
6. Кальченко, Л.И. Генетико-селекционные методы сохранения устойчивости и биоразнообразия лесных экосистем Сибири / В.В. Тараканов, Л.И. Милютин, Ю.Н. Ильичёв, И.В. Тихонова, Н.Т. Бушков, Я.Н. Иштуин, В.И. Заблоцкий, К.А. Гопиенко, Л.И. Кальченко // Матер. Всерос. конфер. «Природная и антропогенная динамика наземных экосистем». Иркутск: Изд-во ИГТУ, 2005. – С. 189-192.
7. Kalchenko, L.I. The use of X-ray fluorescent analysis with synchrotron radiation to measure element composition of phytomass and soils / V.V. Tarakanov, N.B. Naumova, K.P. Kutsenogyi, O.V. Chankina, T.I. Savchenko, R.P. Makarikova, L.I. Milyutin, R.V. Rogovtsev, L.I. Kalchenko. // Digest reports of the XVI International Synchrotron Radiation Conference (July 10-14, 2006, Novosibirsk, Russia). Novosibirsk, 2006. P.107.
8. Кальченко, Л.И. Эколого-генетическая изменчивость оптических характеристик хвои сосны / Е.В. Канаш, Ю.А. Осипов, В.А. Драгавцев, В.В. Тараканов, Л.И. Кальченко, Т.В. Кузьмина // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири. Материалы 3-го международного совещания 23-29 августа 2011. Красноярск. С. 66-67.
9. Кальченко, Л.И. Генотипирование деревьев на клонových плантациях лесообразующих видов хвойных в Западной Сибири / К.Г. Зацепина, И.В. Тихонова, В.В. Тараканов, Л.И. Кальченко // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири. Матер.3-го междунар.совещания (23-29 августа 2011 г., Красноярск, Россия). Красноярск: ИЛ СО РАН, 2011. С. 49-50.
- 10.Кальченко, Л.И. Изменчивость состава терпентинных масел хвои и устойчивость клонových плантаций и географических культур сосны в Западной Сибири / В.В. Тараканов, А.В. Ткачев, Л.И. Кальченко, В.М. Ефимов, Р.В. Роговцев // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2012. VIII Междунар. науч. конгр., 10-20 апреля 2012 г., Новосибирск: Междунар. науч. конф. «Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью»: сб. материалов в 4 т. Т.4. Новосибирск, СГГА, С. 114-121.
- 11.Кальченко, Л.И. Перспективы совместного использования лесных генетико-селекционных объектов различными субъектами СФО / А.Я. Бондарев, И.П. Болонин, Р.В. Роговцев, В.В. Тараканов, Л.И. Кальченко // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2012. VIII Междунар. науч. конгр., 10-20 апреля 2012 г., Новосибирск: Междунар. науч. конф. «Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью»: сб. в 4 т. Т.4. Новосибирск, СГГА, С. 122-126.

---

\* – статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ

Подписано в печать 19.11.2013. Формат 60x84 1/16.  
Печать – цифровая. Усл.п.л. 1,16.  
Тираж 124 экз. Заказ 2013 – 480

Отпечатано в типографии АлтГТУ,  
656038, г. Барнаул, пр-т Ленина, 46  
тел.: (8–3852) 29–09–48

Лицензия на полиграфическую деятельность  
ПЛД №28–35 от 15.07.97 г.