

**В. П. Путенихин, К. В. Путенихина,
З. Х. Шигапов**

**КЕДР СИБИРСКИЙ
В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ
И НА ЮЖНОМ УРАЛЕ**



ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
БОТАНИЧЕСКИЙ САД-ИНСТИТУТ
УФИМСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

В. П. Путенихин, К. В. Путенихина, З. Х. Шигапов

**КЕДР СИБИРСКИЙ В БАШКИРСКОМ
ПРЕДУРАЛЬЕ И НА ЮЖНОМ УРАЛЕ
биологические и лесоводственные особенности
при интродукции**

Уфа



2017

УДК 582.475.4 : 581.522.4

ББК 28.5

П190

*Утверждено к печати Ученым советом
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Ботанического сада-института Уфимского научного центра Российской академии наук*

Рецензенты:

Л. М. Абрамова, доктор биологических наук

В. Б. Мартыненко, доктор биологических наук

Путенихин, В. П., Путенихина, К. В., Шигапов, З. Х.

П190 Кедр сибирский в Башкирском Предуралье и на Южном Урале : биологические и лесоводственные особенности при интродукции. – Уфа : Башк. энцикл., 2017. – 248 с. + 8 с. цв. вкл.

ISBN 978-5-88185-357-0

В монографии изложены результаты интродукционного изучения биологических и лесоводственных особенностей кедра сибирского в Башкирском Предуралье и на Южном Урале. Охарактеризованы репродуктивные качества (морфологические признаки шишек и семян, всхожесть семян), биоморфологические показатели (параметры роста и развития сеянцев, габитуальные показатели деревьев различного возраста), фенологические особенности (сезонный ритм развития, пыление, «плодоношение», качество пыльцы), таксационная структура лесных культур, естественное семенное возобновление, генетическое разнообразие, интродукционная устойчивость (зимостойкость, устойчивость к насекомым-вредителям, продолжительность жизни хвои, жизненное состояние сеянцев, деревьев и насаждений). Показаны возможности дальнейшей интродукции и широкого использования кедра сибирского в озеленении и лесоводстве в регионе.

Для ботаников, дендрологов, лесоводов, интродукторов растений, специалистов-озеленителей, студентов ВУЗов биологического, ландшафтно-озеленительного и лесохозяйственного профиля.

УДК 582.475.4 : 581.522.4

ББК 28.5

ISBN 978-5-88185-357-0

© Путенихин В. П., Путенихина К. В.,
Шигапов З. Х., 2017

© БСИ УНЦ РАН, 2017

© «Башкирская энциклопедия», 2017

ВВЕДЕНИЕ

*Светлой памяти
выдающегося ботаника-эколога
Бориса Михайловича Миркина (1937–2017)
посвящаем*

Кедр сибирский, или сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour) является важным лесообразующим и хозяйственно-ценным видом, произрастающим в Сибири, на Урале (севернее Южного Урала) и северо-востоке европейской части России [Данченко, Бех, 2010; Рысин, 2011; Farjon, 2010]. В настоящее время на территории Башкирского Предуралья и Южного Урала (в пределах Республики Башкортостан) кедр сибирский в естественных условиях не встречается.

Вид с давних времен выращивается за пределами своего ареала. Активные работы по введению этой древесной породы в лесные культуры и озеленительные посадки в европейской части России, Поволжье и на Урале начались в послевоенное время. Сегодня кедр сибирский можно встретить практически во всех городах и регионах страны, в т.ч. в ботанических садах и дендрариях [Плотникова, 1983; Игнатенко, 1988; Каталог культивируемых..., 1999].

На территории Республики Башкортостан известен ряд старых пунктов интродукции начала XX века. С конца 1940-х годов предприятиями лесного хозяйства Башкирии были проведены масштабные работы по закладке лесных культур кедра сибирского: к началу 1970-х годов общая площадь посадок составила 543 га [Рябчинская, 1961; Хусаинов, 1967; Ситдииков, 1997], к началу 2000-х – около 615 га. К настоящему времени сохранились и достигли репродуктивного возраста культуры на площади 345 га [Путенихин, Фарукшина, 2009]. Гораздо в меньшей степени кедр сибирский вводился в озеленение [Сахарова, 1971; Блонская, Зотова, 2014].

Исследования биологических и лесоводственных свойств вида активно ведутся в природном ареале (как в естественных, так и искусственных насаждениях) [Ширская, 1964; Ирошников, 1964, 1974; Непомилуева, 1974; Ларин, Филиппов, 1980; Крутовский и др., 1989; Горошкевич, Хуторной, 1996; Титов, 1999, 2010; Матвеева, Буторова, 2000; Смолоногов, Залесов, 2002; Матвеева и др., 2006а; Данченко, Бех, 2010; Жук, Горошкевич, 2010; Велисевич и др., 2011; Горошкевич, 2011; Братилова, Калинин, 2012; Братилова и др., 2013; Петрова и др., 2014аб; Санников, Танцырев, 2015; Секерин, 2015; Pravdin, Iroshnikov, 1982; Politov et al., 2011; и др.]. В условиях интродукции изучение кедра сибирского проводилось и проводится в целом ряде регионов России, однако в первую очередь это касается оценки лесоводственных качеств вида, в меньшей степени – биологических особенностей (биоморфологических, репродуктивных, фенологических, генетических, экологических) [Кедр сибирский..., 1972; Игнатенко, 1988; Янгутов, Дроздов, 1989; Подогаз и др., 1991б; Дроздов, Дроздов, 2005; Чернов, Митрофанов, 2008; Храмова, 2009б; Еремин и др., 2014; Хамитов, 2015;

Брынцев, Коженкова, 2016]. В целом, несмотря на значительные масштабы интродукции кедр сибирского, его биологические и лесоводственные особенности в новых условиях произрастания изучены недостаточно (во многих регионах такие исследования вовсе не проводились). Это в полной мере относится и к району наших работ: применительно к территории Башкирского Предуралья и Южного Урала имеются только отрывочные данные по морфологии шишек и семян, фенологии и таксации [Кучеров, Федорако, 1968; Рябчинский, Халфина, 1973; Ситдииков, 1997].

Целью данной работы являлась оценка интродукционной устойчивости и перспектив более широкого введения кедр сибирского в культуру в Башкирском Предуралье и на Южном Урале на основе комплексного изучения биологических и лесоводственных особенностей вида в условиях интродукции.

В соответствии с этой целью были поставлены следующие задачи: изучить морфологические и репродуктивные показатели шишек и семян; оценить качество семян местной репродукции; охарактеризовать рост и развитие растений на начальных этапах онтогенеза; определить габитуальные показатели деревьев различного возраста; изучить сезонный ритм развития; оценить качество пыльцы, уровень «пыления» и «плодоношения»; исследовать таксационную структуру и естественное возобновление кедр сибирского в лесных культурах; определить уровень генетического разнообразия вида при интродукции; оценить интродукционную устойчивость кедр сибирского в регионе по комплексу показателей.

Благодарности. Авторы глубоко признательны к.б.н. Р.В. Вафину, к.б.н. Г.Г. Фарухшиной, к.б.н. А.А. Мухаметвафиной, А.И. Шигаповой, К.А. Уразбахтиной, М.А. Мкртчяну, И.А. Малышевой, руководству Министерства лесного хозяйства и руководителям лесничеств Республики Башкортостан, руководству Уфимского санатория «Зеленая роща» за всестороннюю помощь в проведении исследований. Часть работы выполнена при поддержке программы Президиума РАН № 1.21П «Биоразнообразии природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

Глава 1

БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, ИНТРОДУКЦИЯ КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR)

1.1. Таксономическое положение, естественный ареал, морфологические и биоэкологические особенности

Согласно современной классификации [Gernandt et al., 2005; Farjon, 2010], род Сосна (*Pinus* L.) включает 2 подрода: *Strobus* и *Pinus*. Ниже показано таксономическое положение кедр сибирского, а также кедр корейского и сосны обыкновенной (задействованных нами в качестве дополнительных объектов в фенологических исследованиях) в этой классификационной системе:

Род *Pinus* L.

Подрод *Strobus* Lemmon

Секция *Quinquefolius* Duhamel

Подсекция *Strobi* Loudon – включает 21 вид, в т.ч.:

Pinus sibirica Du Tour – сосна кедровая сибирская, или кедр сибирский;

Pinus koraiensis Siebold et Zucc. – сосна кедровая корейская, или кедр корейский;

Подрод *Pinus*

Секция *Pinus*

Подсекция *Pinus* (syn. *Sylvestres* Loudon) – включает 17 видов, в т.ч.

Pinus sylvestris L. – сосна обыкновенная.

Кедр сибирский имеет обширный природный ареал (рис. 1): вид распространен в Западной и Восточной Сибири, Северной Монголии, на Урале (севернее Южного Урала) и северо-востоке европейской части России [Ареалы деревьев..., 1977; Крылов и др., 1983; Данченко, Бех, 2010; Рысин, 2011; Critchfield, Little, 1966; Zhao, Hou, 1991; Farjon, 2010]. В пределах своего ареала кедр сибирский, являясь важным элементом формации темнохвойной тайги, образует как чистые насаждения (кедровники), так и смешанные – с пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). В северо-восточных районах России и на Урале кедр сибирский распространен гораздо меньше, чем в сибирской части ареала.

Наиболее южными пунктами естественного произрастания кедр сибирского на Урале являются одиночные деревья, встречающиеся на юге Свердловской области и на севере Челябинской области [Горчаковский, 1956; Меркер, 2009] – всего в нескольких десятках километров от северо-восточной границы Республики Башкортостан (Белокатайский район). На территории Башкирии деревьев кедр сибирского естественного происхождения не обнаружено. Согласно результатам споропыльцевого анализа [Панова, 1989], вид произрастал в горных лесах Южного Урала на протяжении всего голоцена, однако за последнее тысячелетие был вытеснен из состава насаждений другими лесообразующими породами.

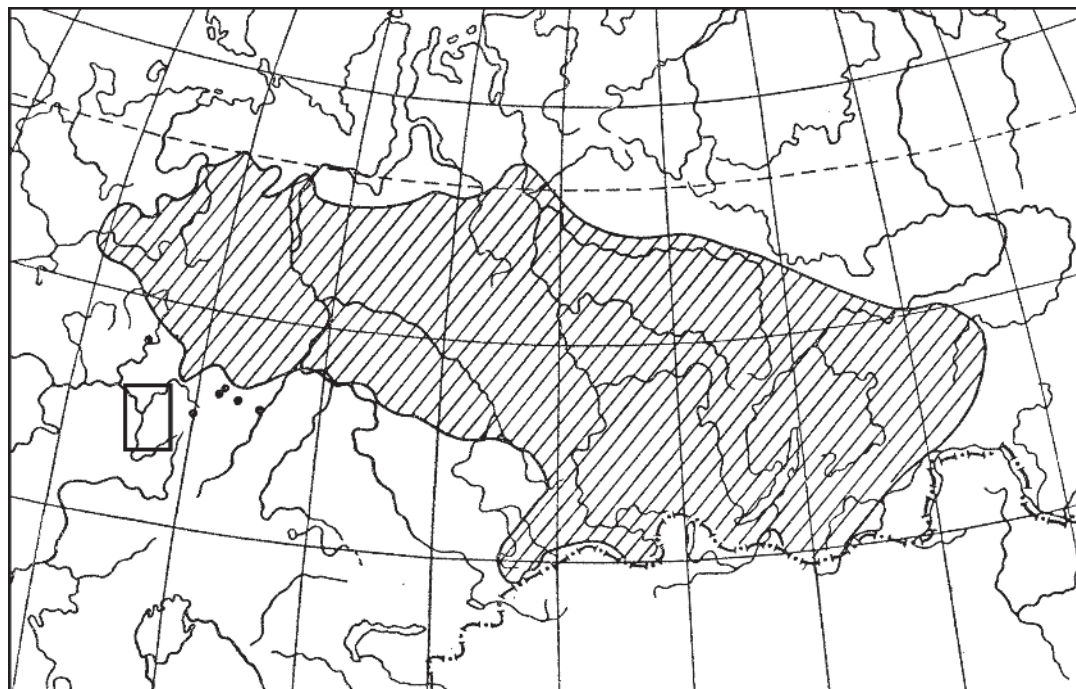


Рис. 1. Ареал кедр сибирского в пределах территории бывшего СССР [Ареалы деревьев..., 1977]
(прямоугольником обозначен район наших исследований)

Основные морфобиологические характеристики вида приведем по ряду крупных публикаций [Некрасова, 1972; Мамаев, 1973; Крылов и др., 1983; Крылов, Шмонов, 1985; Титов, 1999; Матвеева, Буторова, 2000; Данченко, Бех, 2010; Mirov, 1967; Pravdin, Iroshnikov, 1982; Vidaković, 1991; Lanner, 1998; Farjon, 2010; Stecher, 2014; Koropachinsky, 2015]. Кедр сибирский – дерево I величины высотой до 40–45 м с диаметром ствола до 1–1,5 (2) м. Кора трещиноватая серо-коричневая, крона в молодости пирамидальная, позднее яйцевидная, широко-цилиндрическая и эллиптическая. Однолетние побеги ржаво-волосистые, желтовато-коричневые. Хвоя в пучках по 5 хвоинок, длинная (5–12 см), трехгранная в разрезе, темно-зеленая с сизым налетом, сохраняется на ветвях обычно 4–6 лет. Ветвление мутовчатое, верхние ветви приподняты вверх, канделябровидные. Древесина мягкая, легкая, ароматная, красивой текстуры. Корневая система мощная, состоит из короткого стержневого корня и распростертых боковых корней с мелкими корневыми волосками, на которых развивается микориза.

Кедр сибирский – вид-анемофил. Мужские, или пыльниковые колоски (мужские «цветки», микростробилы) красного цвета, формируются в основании побега. Женские стробилы (женские «цветки», макростробилы, шишечки) фиолетовые, образуются в количестве 2–7 шт. на концах побегов. Развитие генеративных органов продолжается три года. После опыления чешуйки женского «цветка» смыкаются, пыльца начинает прорастать, и к осени образуется однолетняя шишечка длиной 1,5–2 см, называемая озимью. Процесс оплодотворения задерживается до следующего вегета-

ционного сезона; весной шишечка начинает быстро расти и летом достигает типичных размеров, превращаясь в шишку.

Зрелые шишки крупные, 5–13 см длиной и 3,5–8 см шириной, светло-бурые, яйцевидно-конические, состоят из чешуй с утолщенными щитками (апофизами), по созревании опадают и разрушаются; семена распространяются птицами и другими животными (орнито- и отчасти зоохор). Семена крупные, 8–14 мм длиной и 6–10 мм шириной, зубовидные, с деревянистой скорлупой коричневого цвета. Ядро орешка кремового цвета, маслянистое.

Кратко охарактеризуем эколого-биологические особенности вида, значение его в природе и народном хозяйстве [Ареалы деревьев..., 1977; Антипов, 1979; Бех, Таран, 1979; Кирсанов, 1981; Таланцев, 1981; Атрохин и др., 1982; Крылов и др., 1983; Янгутов, Дроздов, 1989; Матвеева, Буторова, 2000; Матвеева, Щерба, 2002; Дроздов, Дроздов, 2005; Данченко, Бех, 2010; Рысин, 2011; Eberhard, 1966; Pravdin, Iroshnikov, 1982; Ecology..., 2000; Farjon, 2010]. Кедр сибирский морозоустойчив и холодостоек (микротерм). Вид теневынослив в молодости и светолюбив в зрелом возрасте, относительно влаголюбив (мезофит), требователен к влажности воздуха, плохо переносит засуху. В условиях достаточной влажности кедр сибирский малотребователен к почвам, но наилучшего развития достигает на влажных и свежих суглинистых, подзолистых, дерново-подзолистых и темно-серых лесных почвах (мезотроф). Довольно устойчив к ветровалу, особенно на мощных почвах, хорошо противостоит снеголому; относительно газо- и дымоустойчив, но в крупных промышленных центрах с сильным загрязнением воздуха чувствует себя несколько хуже сосны и ели. До 20–30 лет растет медленно, затем рост усиливается. Кедр сибирский способен доживать до 500 (850) лет. Хвоя богата фитонцидами. Вредителями кедра сибирского являются некоторые представители насекомых (сибирский шелкопряд, шишковая огневка, сибирский хермес и др.); встречаются грибные болезни, поражающие всходы (фузариум) и взрослые деревья (корневая губка), а также бактериальные заболевания (бактериальная водянка). Равнинные и горные кедровые леса выполняют чрезвычайно важные почвозащитные и водоохранные функции. Как высоко декоративное дерево кедр сибирский используется в озеленении, древесина находит широкое применение в деревообрабатывающей и лесохимической промышленности, кедровые орешки – в пищевой промышленности.

1.2. Интродукция кедра сибирского

Кедр сибирский с давних времен выращивается за пределами своего ареала – в европейской части России (севернее зоны степи) и странах Восточной Европы [Малеев, 1949; Гиргидов, 1955; Крылов и др., 1983; Янгутов, Дроздов, 1989; Дроздов, Дроздов, 2005]. В Западной Европе вид встречается редко, преимущественно в северных странах [Krüssman, 1979; Vidaković, 1991; Farjon, 2010].

В России наиболее старой посадкой является кедровая роща в Ярославской области (близ Толгского монастыря) [Таланцев, 1981; Игнатенко, 1988; Памятники природы..., 2015], ее возраст в настоящее время достиг примерно 430 лет. Во многих регионах России, Белоруссии и Прибалтики известны отдельные деревья в возрасте около 100 и более лет [Игнатенко, 1988; Янгутов, Дроздов, 1989]. Активные работы

по введению кедра сибирского в лесные культуры и озеленительные посадки в центре европейской части России, в Поволжье и на Урале начались в послевоенное время. Сегодня вид можно встретить практически во всех городах и регионах (включая Кольский полуостров и Соловецкие острова), в т.ч. в ботанических садах и дендрариях, где он культивируется даже в южных районах [Кедр сибирский..., 1972; Плотникова, 1983; Игнатенко, 1988; Каталог культивируемых..., 1999].

Вопрос о том, когда кедр сибирский был впервые интродуцирован в Башкирии (Башкирское Предуралье и Южный Урал), представляет как научный, так и краеведческий интерес [Путенихина, Путенихин, 2015]. В работе сотрудницы Башкирской лесной опытной станции В.В. Рябчинской, опубликованной в трудах БЛОС за 1960 год [Рябчинская, 1961], имеется упоминание о наиболее старом опыте интродукции вида в регионе. Она сообщает, что по данным выпускницы Башкирского сельхозинститута Л.И. Халфиной, в саду на территории Кушнареноквской плодово-ягодной станции (в нынешнем Кушнареноквском районе Республики Башкортостан) в тот момент росли 2 дерева кедра 100-летнего возраста. Знал об этих деревьях и ученый-лесовод Б.И. Федорако [1961]. По сведениям Халфиной, диаметр ствола их составлял 31 см, высота – 24 м. Исходя из этого сообщения, время посадки деревьев приходится на 1860-е годы. Мы, однако, полагаем, что возраст деревьев, о которых идет речь (они не сохранились до настоящего времени), а также показатель высоты, были завышены. Интродуцированные деревья кедра сибирского векового возраста, растущие на открытом пространстве, обычно имеют диаметр более 40 см, при этом высота их, наоборот, не превышает 15–17 м [Игнатенко, 1988]. Соотношение высоты и диаметра, приведенное Л.И. Халфиной, может встречаться только в высокополлотном насаждении. По всей видимости, высота кушнареноквских кедров и их возраст Л.И. Халфиной были определены приблизительно, диаметр же – достаточно точно.

Обратимся к истории Кушнареноквской, бывшей Топорнинской, плодово-ягодной станции [по: Путенихина, Путенихин, 2015]. В 1790 г. капитан Степан Егорович Топорнин, представитель старинного дворянского рода обрусевших уфимских татар, приобрел у башкир Бирского уезда в 50 км к северо-западу от г. Уфы землю на берегу р. Белой. В начале XIX века в имении был выстроен красивый дом, возле которого заложен яблоневый сад, один из лучших в Уфимской губернии в тот период. В 1860-х годах Топорнины продают свое имение известным на Урале купцам Грибушиным. Владельцем становится Михаил Иванович Грибушин, прославившийся как большой любитель садоводства. В 1886 г. Грибушин вместе с сыном Иннокентием Михайловичем реконструируют и расширяют старый приусадебный сад, высаживая около 300 новых саженцев плодовых растений. Мы считаем, что именно в 1886 г. в Топорнино могли появиться 2 дерева кедра сибирского, о которых было сказано выше, – сосна кедровая сибирская по праву считается плодовой (орехоплодной) культурой. Если это так, то возраст деревьев, которые видела Л.И. Халфина в 1960 г., составлял в то время около 75 лет. И диаметр ствола, равный 31 см, хорошо соответствует данному возрасту.

В статье В.В. Рябчинской [1961] сообщалось также о 5 экземплярах кедра сибирского 60-летнего возраста, растущих в д. Андреевке Бирского района; диаметры их стволов составляли, по ее сведениям, от 12 до 28 см, высота – 21–23 м. Деревья эти действительно были посажены в начале XX века [Кучеров и др., 1974]. Вырастил их

Ермил Игнатъевич Ляпустин на своем личном подворье, причем посадил якобы целой шишкой с семенами, которые дали несколько всходов. Хранителями кедров впоследствии стали дочь Ермила Игнатъевича, затем сын – Анатолий Ермилович; последний, вместе с супругой Галиной Михайловной, прожил в родительском доме рядом с кедрами всю свою жизнь и умер в 2012 г. в возрасте 83 лет. В 2009 г. В.П. Путенихин, один из авторов данной книги, встретился с Анатолием Ермиловичем, который находился еще в полном здравии, в этом доме у этих самых кедров. Деревня уже давно не существовала, и дом Ляпустиных был в ней единственным. По словам «хранителя», та самая шишка была привезена из Сибири и «посажена» в землю во время Русско-Японской войны (в год женитьбы отца). Таким образом, датой посадки можно, наверное, считать 1904 или 1905 год. Супруги Ляпустины сообщили также, что кедровые деревья периодически дают очень хорошие урожаи, а в 2008 г., например, было собрано почти 2 мешка орехов! В.П. Путенихиным были проведены обмеры деревьев (из 5 первоначальных экземпляров сохранились 4). В 2013 г. был произведен повторный обмер: диаметр составил 37,5–54 см, высота деревьев – 13,9–15,4 м. Как видно, показатели высоты этой группы кедров по состоянию на 1960 г. [Рябчинская, 1961] были также существенно завышены. Деревья расположены очень кучно (рис. 2), два из них срослись друг с другом своими основаниями, что подтверждает



Рис. 2. Группа 110-летних кедров в бывшей д. Андреевке (Бирский район Республики Башкортостан, Башкирское Предуралье)

рассказ о посадке их одной шишкой. Итак, возраст кедров в бывшей д. Андреевке сегодня составляет более 110 лет. В 1965 г. этот объект был утвержден в качестве ботанического памятника природы [Кучеров и др., 1974].

Рассказывая о первых кедрах в Башкирии, нельзя не упомянуть легенду о еще более старой посадке кедров сибирского в Бирском уезде [Рыбалко, 2011]. В 1828 г. в Уфу на службу прибыл декабрист, прапорщик Александр Александрович Фок. В 1834 г. он выходит в отставку и женится. Женой Фока становится дочь Андрея Топорнина, одного из продолжателей династии Топорниных, о которой мы уже говорили. А. Топорнин, владевший в то время Топорнинским имением с садом, дарит молодоженам деревню Андреевку в 10 дворов, куда те и переезжают на жительство (и проживают там до 1854 г.). Согласно легенде, друзья А.А. Фока, декабристы, возвращавшиеся из сибирской ссылки, навестили его в бирском имении и привезли в подарок кедровые семена. Фок вырастил из них саженцы и посадил в деревне целую аллею. Случилось это, следовательно, до 1854 года. В трудные годы Великой Отечественной войны аллея вековых кедров якобы была вырублена. Отметим, что эта деревня – та самая Андреевка, в которой Е.И. Ляпустин взрастил свои собственные кедровые (см. выше).

Интересно, что параллельно только что пересказанной легенде не так давно стала известна и другая (Р. Краснова, перс. сообщ.). Знаменитый в Уфе озеленитель, главный инженер «Зелентреста» Николай Иванович Чукавин, родившийся в Бирске в 1902 г., был сыном бирянина Ивана Алексеевича Чукавина. Чукавин-старший являлся селекционером-любителем; недалеко от города он владел хутором, в котором, по семейному преданию, заложил кедровую рощу. Эту рощу в народе называли «Чукавинской», но в годы Гражданской войны ее будто бы вырубил какой-то казачий отряд.

Документальных подтверждений ни первой, ни второй легенд, насколько нам известно, нет. Бросается в глаза, что обе они перекликаются между собой по некоторым моментам (заложены посадки задолго до Революции, представлены были целой аллеей/рощей, вырублены в суровые военные годы). Но самое интересное, как нам кажется, это указание на то, что кедровые росли в деревне (на хуторе) под Бирском. Возможно, мы здесь имеем одну и ту же легенду, только в двойном переложении. А, может быть, и нет... Остается надеяться, что все-таки будут найдены архивные свидетельства о кедровых посадках Фока и Чукавина.

Опережая события, мы можем предложить следующий гипотетический вариант самой ранней интродукции кедров в Башкирии. Будем считать, что первая посадка кедров сибирского действительно осуществлена А.А. Фоком где-то в середине XIX века. Кстати, косвенным подтверждением тому может служить тот факт, что Фок был потомком шотландской династии лесоустроителей [Рыбалко, 2011]. К 1886 году, когда деревья уже плодоносили, М.И. Грибушин, ставший владельцем Топорнинского имения, приступил к обновлению своего приусадебного сада (см. выше). Решив посадить еще и кедровые, он, недолго думая, просто-напросто привез шишки с семенами из близлежащей деревеньки Андреевки (тоже, вероятно, находившейся в его владении). Так что, топорнинские (кушнаренковские) кедровые, о которых сообщали В.В. Рябчинская, Л.И. Халфина и Б.И. Федорако, возможно, ведут происхождение от «декабристских» кедров А.А. Фока. Более того, не исключено, что андреевский житель Ермил Игнатъевич Ляпустин, посадивший несколько кедров у своего

дома, мог тоже взять шишки из посадок Фока. В дальнейшем в семейном предании Ляпустиных, возможно, произошло некоторое преобразование и получилось, что Ляпустин-старший сам привез их из Сибири. Наконец, хутор Чукавина-старшего также может оказаться этой самой деревней Андреевкой. Вполне вероятно, он действительно посадил свою рощу где-нибудь в последней четверти XIX века – и семена опять же взял из кедровой аллеи Фока. В Гражданскую войну аллея Фока и Чукавинская роща, которые к тому времени стали уже высокими древостоями, на самом деле могли быть вырублены на дрова. И только молодая куртина Е.И. Ляпустина (1904–1905 года посадки; см. выше) уцелела и дожила до нашего времени как немой свидетель давних событий начала XX века.

Рассмотрим другие пункты ранней интродукции кедра сибирского в регионе. Широко известный участок лесных культур близ г. Белорецка (Белорецкий район, горнолесная зона Южного Урала) был заложен на площади более 2,1 га, по разным данным, в 1904–1909 гг. [Рябчинская, 1961; Кучеров, Федорако, 1968; Кучеров и др., 1974, Ситдииков, 1997]. Этот участок стал одним из объектов нашего исследования (см. главу 2). Деревья здесь начали плодоносить еще в довоенный период [Кучеров, Федорако, 1968], в 1965 г. культуры объявлены ботаническим памятником природы [Кучеров и др., 1974]. Возраст белорецких культур на начало 2017 года составляет около 110 лет.

Инициатором и организатором работ по закладке данного участка кедра был тогдашний главный лесничий Белорецких чугуноплавильных и железоделательных заводов (включая Тирлянский) Федор Карлович Кёрбер (1849–1909). Ф.К. Кёрбер учился в знаменитом Дерптском университете, затем продолжил образование в Германии – в Лесной академии в Эберсвальде (этот лесной ВУЗ существует и поныне). В 1877 г. был направлен на работу в Оренбургскую губернию – поселок Белорецкий завод (ныне г. Белорецк), где проработал лесничим ровно 30 лет и в конце 1907 г., после смерти жены, переехал в поселок Сосвино Пермской губернии (вероятно, нынешний поселок городского типа Сосьва в Свердловской области) [Кёрберы, 2017].

Примерно в 1912 г. одиночный кедр был посажен в г. Уфе (близ современного Госцирка), однако в 2005 г. в возрасте около 93 лет его срубили [Федорако, 1961; Путенихин, 2007]. В 1938 г. несколько экземпляров были высажены в Непейцевском дендропарке Башкирской лесной опытной станции в г. Уфе (до настоящего время деревья не сохранились) [Коркешко, 1940; Рябчинский, Халфина, 1973; Путенихин, 2007]. В 1944 г. саженцами, выращенными дендрологом А.Л. Коркешко из семян посева 1941 г., была заложена кедровая аллея в Уфимском ботаническом саду (также объект нашего изучения) [Сахарова, 1961, 1971]. В послевоенные годы первые посадки кедра сибирского в Башкирии произведены в 1948–1949 гг. работниками Туймазинского лесхоза [Хусаинов, 1967].

На территории Челябинской области первые посадки кедра сибирского были произведены в конце XIX в. – до настоящего времени они, вероятно, не сохранились [Меркер, 2009]. В предвоенные годы (1935–1938 гг.) культуры кедра закладывались в окрестностях г. Златоуста (на площади 5 га) и в Чебаркульском районе (0,3 га) [Чернов, Митрофанов, 2008; Меркер, 2009]. После войны посадки велись более активно: на сегодняшний день в Челябинской области известны культуры и групповые посадки кедра сибирского различного возраста в Миасском, Чебаркульском (до 53 га), Златоустовском, Ашинском (около 5 га), Троицком, Сосновском, Варненском районах

(лесничествах и населенных пунктах), г. Челябинске [Костерин, 1958; Подгорбунских, Кожевников, 1992; Петров, Кожевников, 1999; Чернов, Митрофанов, 2008; Кожевников и др., 2009; Меркер, 2009]. В Чебаркульском лесничестве имеются также «плодоносящие» лесосеменные плантации кедра сибирского, а также участок кедр, привитого на сосну обыкновенную [Подгорбунских, Кожевников, 1992; Чернов, Митрофанов, 2008].

В Республике Татарстан, граничащей с Башкирией с запада, общая площадь культур с участием кедр сибирского составляет 319 га (49 участков в 18 лесничествах) [Еремин и др., 2014]. В большинстве случаев, культуры созданы в 1980–2000-х годах, то есть имеют сравнительно небольшой возраст, причем кедр входит в состав насаждений как правило в качестве небольшой примеси (1К, +К). Культуры 1960–1970-х годов посадки с долей кедр более 2 единиц в составе имеются в Лубянском (3,6 га), Сабинском (0,6 га), Приволжском (4,35 га), Азнакаевском (0,6 га) лесничествах, их общая площадь составляет всего около 9 га. Старовозрастные деревья (в возрасте свыше 90 лет) представлены в Раифском дендрарии Волжско-Камского заповедника [Напалков, Мустафина, 1968; Алимбек, 1972; Каталог коллекции..., 2011].

Упомянем также некоторые интродукционные пункты на территории Оренбургской области в пределах лесостепной и степной зон. Несколько деревьев растут в Борово-опытном лесничестве в Бузулукском районе на территории знаменитого Бузулукского бора. Впервые кедр сибирский появился в Бузулукском бору в 1900 г.; в 1910–1912 гг. был создан еще один участок; деревья развивались слабо и к концу 1940-х годов имели высоту не более 3,5 м [Годнев, 1953]. Все же отдельные экземпляры сохранились до настоящего времени [Чибилев, 1996; Кин, Вельмовский, 2009]. В Красногвардейском районе Оренбургской области кедр сибирский представлен в коллекции деревьев Подольского дендросада, сформированной в 1978 г. [Чибилев, 1996].

В Башкирии с начала 1950-х годов лесоводственные работы по закладке культур кедр сибирского значительно активизировались. К концу 1950-х годов, благодаря работе предприятий лесного хозяйства республики, площадь посадок составила около 170 га, к 1967 г. была доведена до 543 га (в 33 лесхозах и леспромхозах) [Рябчинская, 1961; Хусаинов, 1967; Ситдинов, 1991]. В последующие годы заложено около 70 га, таким образом, общая площадь произведенных посадок на 2000-е годы составила примерно 615 га (с учетом 2 га дореволюционной посадки; см. выше). Больше всего культур, как по количеству участков, так и по площади, было создано в Белорецком лесхозе. На сегодняшний день в Республике Башкортостан выявлено 219 пунктов произрастания кедр сибирского на общей площади 345 га (56,1% от всей площади посадок), в т.ч. лесных культур с преобладанием кедр в составе древостоя – 62 участка на площади 232 га; лесных культур с участием кедр – 44 участка на площади 113 га; местонахождений групп кедр (в т.ч. плохо сохранившихся культур кедр) – 50; местонахождений единичных кедров – 63 [Путенихин, Фарушкина, 2009]. Сравнение с имеющимися данными [Кедр сибирский..., 1972; Игнатенко, 1988; Янгутов, Дроздов, 1989; Ипатов, 2006; Еремин и др., 2014] показывает, что общая площадь культур кедр сибирского в Башкирии, возможно, одна из самых больших за пределами природного ареала вида. В Министерстве лесного хозяйства республики на протяжении многих лет (с 1960-х по 1980-е годы) лесокультурные работы, проводимые лесхозами с кедром сибирским, кури-

ровал и инспектировал Фоат Галимханович Хусаинов, заслуженный лесовод Башкирской АССР.

Гораздо в меньшей степени кедр сибирский вводился в озеленение [Сахарова, 1971; Кадильникова, Буравова, 1980; Гаймалов, Чанышев, 2003; Путенихин, 2007; Блонская, Зотова, 2014; Путенихина, 2015]. На территории г. Уфы нам известно около 10 пунктов одиночного и группового произрастания вида (включая Ботанический сад-институт УНЦ РАН, санаторий «Зеленая роща» и Непейцевский дендропарк). В последнем пункте в 1955–1958 гг. были созданы 4 участка кедра, привитого на сосну обыкновенную [Рябчинская, Рябчинский, 1958; Рябчинская, 1961]. Один из этих участков сохранился достаточно хорошо и стал объектом нашего изучения (см. главу 2); кроме того, единичные экземпляры привитого кедра сохранились еще на одном участке в Непейцевском дендропарке.

Нередко встречаются деревья кедра сибирского на приусадебных участках в г. Белорецке (в качестве посадочного материала жители используют подрост из старовозрастных культур, о которых уже говорилось). Отдельные экземпляры и биогруппы можно увидеть в гг. Туймазы, Октябрьский, Мелеуз, Бирск, Благовещенск, селах Узьян, Инзер, Малояз, Иглино, Чишмы, Буздяк, Бакалы, Исянгулово, Раевский, Нугуш, близ д. Реветь – центральной усадьбы Южно-Уральского государственного природного заповедника, в ряде других населенных пунктов Белорецкого, Учалинского, Туймазинского, Гафурийского, Илишевского, Краснокамского, Янаульского и некоторых других районов Башкирии. Привитые на сосну деревья кедра сибирского в количестве 1–10 экз. отмечены нами в Белорецком (с. Узьян, Авзянское и Сермеевское участковые лесничества), Иглинском, Илишевском и Шаранском районах Республики Башкортостан. Участок лесных культур привитого кедра сибирского, созданный в 1962 г. на площади около 1 га, сохранился в Белорецком участковом лесничестве: его площадь в настоящее время составляет около 0,5 га (его мы также задействовали в качестве объекта исследования; см. главу 2).

Глава 2

РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Природные условия района исследований (Башкирское Предуралье и Южный Урал)

Район исследований располагается на территории Башкирского Предуралья и Южного Урала в пределах Республики Башкортостан (см. рис. 1). Исследования проведены на интродукционных участках кедра сибирского в г. Уфе (Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, санаторий «Зеленая роща»), а также в лесных культурах Башкирского Предуралья (включая культуры в Непейцевском дендропарке в г. Уфе) и Южного Урала.

В Башкирском Предуралье основными геоморфологическими районами, к которым «привязаны» объекты исследования, являются Бельско-Камско-Уфимское междуречье (с равнинно-холмистым рельефом), Белебеевская возвышенность и Прибельская равнина. Город Уфа в этой системе располагается в крайне южной части Бельско-Камско-Уфимского междуречья. В горнолесной зоне Южного Урала изучаемые объекты также находятся в разных районах как в широтном, так и долготном направлении. Участки лесных культур приурочены здесь к таким формам рельефа как хребет Уралтау, массив Южный Крака, предгорья северо-западного и восточного склонов Южного Урала.

По своим природно-климатическим условиям район исследований весьма разнообразен. Климат региона умеренно континентальный, характеризуется неустойчивостью по годам, значительной амплитудой колебаний температуры, длительной суровой зимой, теплым и порою жарким летом, частым приходом поздних весенних и ранних осенних заморозков [Гареев, 2010]. Климатические условия Башкирского Предуралья и Южного Урала в определенной степени отличаются. Горная область характеризуется большей суровостью климатических условий, в частности, зима здесь длится дольше, морозы выражены сильнее, чаще и в более поздние сроки случаются весенние заморозки, раньше наступают осенние заморозки. С другой стороны, в Башкирском Предуралье зима нередко протекает с оттепелями, что может отрицательно сказываться на состоянии даже зимостойких растений.

В г. Уфе среднемноголетняя температура воздуха составляет +3,0...+3,8°C, средняя температура января -12,4...-14,5°C, абсолютный минимум достигает -48,5°C), зимой нередки оттепели, безморозный период длится в среднем 144 дня. Средняя температура июля +19,5°C (от +17,1° до +21,4°C), абсолютный максимум зафиксирован на уровне +40°C. Климат достаточно влажный: среднегодовое количество осадков составляет 500–590 мм, в т.ч. около 350 мм в теплый период (максимум приходится на июнь–июль). Снежный покров устанавливается в ноябре и держится в среднем 155 суток.

Гидрометеорологические условия в г. Уфе и в целом по Республике Башкортостан за время проведения работы были довольно разнообразными: 2013 и 2014 годы характеризовались близкой к норме погодой, вегетационный период в 2015 году оказался прохладным и переувлажненным, а в 2016 году – жарким и засушливым [Государственный доклад..., 2014–2016].

Почвенный покров региона весьма разнообразен. В Башкирском Предуралье на лесных и вышедших из-под леса пространствах преобладающими являются среднемошные, средне- и тяжелосуглинистые почвы: серые лесные, дерново-лесные, дерново-карбонатные и темно-серые лесные. На Южном Урале распространены маломощные горнолесные почвы с более легким механическим составом и явлениями щелбности: серые и темно-серые, дерново-подзолистые, бурые, черноземовидные и дерново-карбонатные [Мукатанов, 2002].

В Башкирском Предуралье распространены вторичные березово-осиновые леса, встречаются смешанные и широколиственные леса – остатки массивов, которые произрастали здесь ранее. В горах Южного Урала лесистость составляет 77%; на западе ландшафты представлены широколиственными лесами, в высокоподнятой части – темнохвойными лесами, в центральной и восточной областях – светлохвойными и березовыми лесами [Попов, 1980; Леса Башкортостана, 2004]. Значительные площади в обоих районах составляют искусственные насаждения (лесные культуры) хвойных пород [Ситдииков, 1997].

Пункты интродукционного изучения в г. Уфе – Ботанический сад-институт и санаторий «Зеленая роща» – находятся поблизости друг от друга в юго-восточной части города на высокой надпойменной террасе р. Уфы. Территория сада ограничена с севера лесопарком, с юга и запада – жилым массивом, с юго-востока – городским шоссе. Санаторий лежит в окружении жилого сектора и шоссе с юга и запада, участков естественной лесной растительности и лесопосадок – с севера и востока. Ботанический сад располагается на западном склоне долины р. Сутолоки с крутизной 3–6°, санаторий «Зеленая роща» – на западном берегу р. Уфы с крутизной склона 0–3°. Почвенный покров образован серыми и темно-серыми лесными тяжелосуглинистыми почвами [Технический проект..., 1971; Яппаров и др., 1990; Вафин, Путенихин, 2003]. Почвенный профиль обеднен гумусом и сильно уплотнен, почвенная среда слабокислая или близкая к нейтральной. Непейцевский дендропарк, где находится один из изучаемых участков лесных культур, располагается в географическом центре города на узком перешейке, разделяющем реки Уфа и Белая. Дендропарк со всех сторон окружен жилым массивом; преобладают темно-серые лесные почвы тяжелосуглинистого механического состава [Рябчинская, Рябчинский, 1958].

2.2. Объекты исследования

Объектами изучения послужили деревья и насаждения (лесные культуры) кедра сибирского. В г. Уфе объекты исследования представлены тремя интродукционными участками в Ботаническом саду-институте УНЦ РАН, обозначенными нами как «Ботанический сад-плантация», «Ботанический сад-биогруппа» и «Ботанический сад-аллея», а также одним участком в Санатории «Зеленая роща». Кратко охарактеризуем интродукционные участки (табл. 1, рис. 3, см. цв. вкл.). Участок «Ботанический

Таблица 1
Объекты исследования – деревья кедров сибирского на интродукционных участках в г. Уфе (Башкирское Предуралье)

№ п/п	Место нахождения деревьев	Место, откуда получен материал	Год посева (год посадки на постоянное место)	Возраст посадочного материала, лет	Биологический возраст на начало 2017 г.	Биологический вид, номера деревьев** / количество экземпляров
<i>Ботанический сад-плантация («Кедровая роща»)</i>						
1.	БСИ УНЦ РАН*, г. Уфа	Кузинское лесничество, г. Куся Челябинской области	1994 (2003)	9	23	<i>P. sibirica</i> Du Tour: 1-БС/1994 – 25-БС/1994 / 25 экз.
<i>Ботанический сад-биограмма</i>						
2.	БСИ УНЦ РАН, г. Уфа	Туймазинский лесхоз, Бишиндинский питомник, Туймазинский район РБ	~1979 (осень 1991)	~13	~38	<i>P. sibirica</i> : 1-БС/1979 – 3-БС/1979 / 3 экз.
<i>Санаторий «Зеленая роща»</i>						
3.	Санаторий «Зеленая роща», г. Уфа	Учебно-опытный лесхоз Башкирского сельскохозяйственного института	~1959 (1966)	~7	~58	<i>P. sibirica</i> : 1-ЗР/1959 – 40-ЗР/1959 / 44 экз.
<i>Ботанический сад-аллея</i>						
4.	БСИ УНЦ РАН, г. Уфа	Ботанический сад, г. Свердловск	1941 (1944)	3	76	<i>Pinus sibirica</i> : 1-БС/1941 – 9-БС/1941 / 9 экз.
<i>Группа кедров корейского</i>						
5.	БСИ УНЦ РАН, г. Уфа	Главный ботанический сад АН СССР, г. Москва	~1981 (осень 1991)	~10,5	~36	<i>Pinus koraiensis</i> Sieb. et Zucc.: 1-Кк/1981 – 4-Кк/1981 / 4 экз.
<i>Роща сосны обыкновенной</i>						
6.	БСИ УНЦ РАН, г. Уфа	Караидельский район РБ, п. Октябрьский (естественная популяция)	около 1978 (1983)	около 5	около 39	<i>Pinus sylvestris</i> L.: 1-Со/1978 – 5-Со/1978 / 5 экз.

Примечание. * БСИ УНЦ РАН – Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН; ** БС – БСИ УНЦ РАН, ЗР – Санаторий «Зеленая роща», Кк – кедр корейский, Со – сосна обыкновенная.



Рис. 4. Вид на интродукционный участок «Ботанический сад-плантация» из кедровой аллеи (участок «Ботанический сад-аллея»)

сад-плантация» заложен В.П. Путенихиным в 2003 г. саженцами 9-летнего возраста и в настоящее время представлен 25 деревьями молодого возраста (23 года на конец 2016 г.). Участок имеет площадь 0,0702 га, включает 6 рядов с шириной междурядий 5,4 м и шагом посадки в ряду – 6,5 м; деревья расположены в шахматном порядке (рис. 3 в цв. вкл. и рис. 4). Участок «Ботанический сад-био группа» включает 3 дерева в возрасте 38 лет; деревья находятся в дендрологической коллекции «Кониферетум», посажены Р.В. Вафиным осенью 1991 г. крупномерными саженцами 13-летнего возраста по вершинам треугольника с расстоянием 4,2, 4,8 и 7,5 м между деревьями (см. рис. 3 в цв. вкл.).

На участке «Санаторий “Зеленая роща”» произрастают 44 дерева кедр сибирского в возрасте около 58 лет. Посадочный материал примерно 7-летнего возраста получен из Учебно-опытного лесхоза Башкирского сельскохозяйственного института (через А.А. Белкину), посадка произведена в 1966 г. в честь открытия санатория (перс. сообщ. сотрудников санатория). Деревья расположены поодиночке или группами с расстоянием 2–9 м внутри групп. Участок «Ботанический сад-аллея» представляет собой однорядную аллею, заложенную в 1944 г. сеянцами-трехлетками и включающую в настоящее время 9 деревьев в возрасте 76 лет. Расстояния между деревьями в аллее изменяются от 4 до 14 м (см. рис. 3 в цв. вкл. и рис. 4). Дополнительно

(см. табл. 1), для сравнительного изучения сезонного ритма развития, уровня «пыления» и «плодоношения» деревьев, использовали генеративные растения кедр корейского (4 экз. в возрасте 36 лет) и сосны обыкновенной (5 экз. в возрасте около 39 лет).

Объектами исследования при изучении начальных этапов онтогенеза являлись 1–3-летние сеянцы, выращенные из семян собственной репродукции в лабораторных и грунтовых посевах 2014–2016 гг., а также девять саженцев 6-летнего возраста, полученных в 2015 г. 4-летками с закрытой корневой системой (в полиэтиленовых цилиндрах) из Полевского района Свердловской области.

В период с 2013 по 2016 гг. были заложены пробные площади в 18 участках лесных культур кедр сибирского: 11 – в Башкирском Предуралье, 7 – на Южном Урале (табл. 2, рис. 5 и 6; см также рис. 3 в цв. вкл). Культуры в большинстве своем созданы лесохозяйственными предприятиями в период с конца 1940-х по начало 1970-х годов [Рябчинская, Рябчинский, 1958; Хусаинов, 1967; Ситдинов, 1997]. Закладка участка Уфимский-1 в Юматовском лесничестве Уфимского района и участка Уфимский-2 в черте г. Уфы произведена Башкирской лесной опытной станцией [Рябчинская, Рябчинский, 1958; Ситдинов, 1997; Нугаев, Нугаев, 2003; Мифтахов, Сайтов, 2004].

В Башкирском Предуралье выбранные для исследования участки охватывают различные области этого природного района (см. табл. 2), исключая крайний юг, где культуры кедр отсутствуют. В горах Южного Урала объекты исследования также рассредоточены в широтном и долготном направлениях. Салаватский участок, территориально относящийся к северо-восточной части Башкирского Предуралья, фактически располагается на западном макросклоне Южного Урала: его местоположение геоморфологически соответствует горнолесной области. Учалинский участок, находящийся в Башкирском Зауралье, локализуется в восточных предгорьях Уральских гор. По высоте местоположения участки в Башкирском Предуралье располагаются в диапазоне от 125 до 320 м над уровнем моря, в горах Южного Урала – от 340 до 590 м. В соответствии с природным районированием объекты исследования располагаются в различных геоморфологических районах, зонах и подзонах растительности, ботанико-географических районах [Реестр..., 2010].

Возраст большинства исследованных культур (17 участков) на начало 2017 г. составляет 45–68 лет, чаще 52–60 лет (возраст культур на момент проведения таксационных описаний см. в разделе 6.1.2). Происхождение семян, из которых выращивался посадочный материал, неизвестно. Сведения, возможно, содержатся в архивных материалах Министерства лесного хозяйства республики. Имеется сообщение [Хусаинов, 1967], что для закладки одного из участков в Туймазинском лесхозе в 1961 г. использовались семена, завезенные из Красноярского края. Башкирской ЛОС в 1957–1958 гг. производились посевы семян, заготовленных в Дубровинском лесхозе Тюменской области [Рябчинская, 1961]. Возможно, выращенные сеянцы были использованы для закладки культур в Юматовском лесничестве, а также в Учебно-опытном лесхозе Башкирского сельхозинститута и Салаватском лесхозе [Ситдинов, 2003]. В 1959 г. в кедровых лесах Иркутской области работала Башкирская экспедиция «Леспроект», которая, в частности, определяла урожай орехов на срубленных модельных деревьях на 124 пробных площадях [Ирошников и др., 1963]. Не исключено, что собранный экспедицией семенной материал мог использоваться для создания некоторых культур кедр в Башкирии в 1960-х годах.

Среди всех участков один, расположенный в центральной части Южного Урала (Белорецкий-2), является старовозрастным. По разным данным, как уже отмечалось

Таблица 2
Объекты исследования – лесные культуры кедров сибирского в Башкирском Предурале и на Южном Урале

Участок лесных культур	Географические координаты		Высота над ур. моря, м	Географический район	Административный район (р-н) РБ, лесничество (л-во), участковое л-во (уч. л-во), квартал (кв.), выдел (в.)	Год посадки / возраст*	Площадь участка ка, га	Размер п/л**, га / число деревьев на п/л, шт.
	с.ш.	в.д.						
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Аскинский	56°02'	56°33'	220	Северная часть БП	Аскинский р-н, Аскинское л-во, Туйское уч. л-во, кв. 115, в. 13	1965 / 52	2,5	0,3300 / 201
Бакалинский	55°09'	53°49'	130	Западная часть БП	Бакалинский р-н, Туймазинское л-во, Бакалинское уч. л-во, кв. 30, в. 10	1957 / 60	1,3	0,1704 / 207
Бирский	55°22'	55°30'	140	Северная часть БП	Бирский р-н, Бирское л-во, Бирское уч. л-во, кв. 8, в. 38	1967 / 50	0,9	0,1970 / 289
Караидельский	55°48'	56°37'	180	Северная часть БП	Караидельский р-н, Караидельское л-во, Байкибашевское уч. л-во, кв. 29, в. 45	1963 / 54	1,7	0,1901 / 304
Мишкинский	55°32'	55°54'	170	Северная часть БП	Мишкинский р-н, Бирское л-во, Мишкинское сельское уч. л-во, кв. 1, в. 4	1965 / 52	2,0	0,2351 / 377
Стерлитамакский	52°55'	55°45'	130	Южная часть БП	Стерлитамакский р-н, Стерлитамакское л-во, Стерлитамакское уч. л-во, кв. 19, в. 16	1963 / 54	0,5	0,1575 / 365
Татышлинский	56°12'	55°52'	150	Северная часть БП	Татышлинский р-н, Янаульское л-во, Татышлинское уч. л-во, кв. 77, в. 56	1963 / 54	1,0	0,2325 / 295
Туймазинский	54°21'	53°48'	320	Западная часть БП	Туймазинский р-н, Туймазинское л-во, Верхне-Троицкое уч. л-во, кв. 39, в. 24	1949 / 68	0,5	0,2789 / 230

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Уфимский-1	54°39'	55°43'	200	Центральная часть БП	Уфимский р-н, Уфимский лесхоз-техникум, Юмаговское участковое л-во, кв. 8	1961 / 56	1,0	0,2400 / 232
Уфимский-2***	54°47'	56°03'	125	Центральная часть БП	г. Уфа, Непейцевский дендропарк	1955 / 62	0,11	0,092 / 56
Янаульский	56°10'	54°56'	150	Северная часть БП	Янаульский р-н, Янаульское л-во, Янаульское уч. л-во, кв. 66, в. 41	1972 / 45	0,3	0,2450 / 254
Белорецкий-1	53°58'	58°29'	550	Центральная часть ЮУ	Белорецкий р-н, Белорецкое л-во, Белорецкое уч. л-во, кв. 249, в. 19	1959 / 58	1,9	0,2552 / 210
Белорецкий-2	53°55'	58°25'	545	Центральная часть ЮУ	Белорецкий р-н, Белорецкое л-во, Белорецкое уч. л-во, кв. 295, в. 22	1907 / 110	1,4	0,3630 / 222
Белорецкий-3	53°58'	58°28'	550	Центральная часть ЮУ	Белорецкий р-н, Белорецкое л-во, Белорецкое уч. л-во, кв. 260, в. 26	1964 / 53	0,6	0,1740 / 218
Белорецкий-4 ***	53°59'	58°29'	590	Центральная часть ЮУ	Белорецкий р-н, Белорецкое л-во, Белорецкое уч. л-во, кв. 248, в. 10	1962 / 55	0,5	0,3068 / 192
Бурзянский	53°11'	57°28'	505	Южная часть ЮУ	Бурзянский р-н, Бурзянское л-во, Бельское уч. л-во, кв. 126, в. 76	1965 / 52	1,8	0,1702 / 361
Салаватский	55°12'	58°37'	340	Северная часть ЮУ	Салаватский р-н, Салаватское л-во, Калмакуловское уч. л-во, кв. 2, в. 19	1963 / 54	0,8	0,1567 / 236
Учалинский	54°19'	59°15'	485	Восточный склон ЮУ (Зауралье)	Учалинский р-н, Учалинское л-во, Ильтибановское уч. л-во, кв. 120, в. 10	1960 / 57	7,8	0,2200 / 240

Примечание. * Возраст культур на начало 2017 г. (биологический возраст деревьев составит плюс 2-5 лет), ** П/л – пробная площадь; *** Участки представлены деревьями кедров сибирского, привитого на сосну обыкновенную.



Рис. 6. Лесные культуры кедра сибирского: Караидельский участок в Башкирском Предуралье (вверху) и привитой Белорецкий-4 участок на Южном Урале (внизу)

(см. раздел 1.2), он был заложен на площади более 2,1 га в 1904 г. [Рябчинская, 1961], в 1906 г. [Кучеров, Федорако, 1968] или в 1909 г. [Ситдинов, 1997]. Однако, согласно материалам лесоустройства Белорецкого лесничества (2004 г.), закладка указанных культур осуществлена в 1907 г. Мы полагаем, что в 1904 г. был произведен посев семян в питомнике, в 1906 г. выполнена подготовка почвы на участке, а в 1907 г. произведена посадка культур 3-летними саженцами. О том, что посев семян для закладки данного участка был осуществлен в 1904 г. сообщал С.А. Мамаев [1983]. Исходя из этого, возраст культур на начало 2017 года составляет 110 лет, биологический возраст деревьев – 113 лет. В 1965 г. этот лесокультурный объект, как уже упоминалось, утверждён в качестве ботанического памятника природы [Реестр..., 2010].

Ботаническим памятником природы, выделенным в 1985 г., является также Стерлитамакский участок [Реестр..., 2010]. Участок Уфимский-1 служит опытно-экспериментальным объектом Уфимского лесхоз-техникума, входит в состав памятника природы «Юматовские опытные лесные культуры» (организован в 1965 г.), участок Уфимский-2 – составная часть памятника природы «Непейцевский дендропарк» в г. Уфе, учрежденного в 1965 г.

2.3. Методы интродукционного изучения кедра сибирского

Изучение морфологических и репродуктивных показателей шишек и семян (в подробном виде методика приведена в приложении 1). Для изучения морфологических и репродуктивных особенностей генеративных органов кедра сибирского образцы зрелых шишек и семян собирали на участке Уфимский-1 (центральная часть Башкирского Предуралья), отличающимся сравнительно высоким уровнем «плодоношения». В октябре 2013 г. здесь под пологом леса было заготовлено 4,3 кг зрелых шишек. Шишки, в той или иной степени поврежденные грызунами и птицами, были отсортированы, но использованы для извлечения оставшихся в них семян-орешков. В рэндомной выборке из общей партии семян определяли показатель «сформированности» семян по размеру [Некрасова, 1972; ГОСТ, 1977а, 1998а; Горошкевич, Хуторной, 1996]. Затем семена были очищены от отходов и примесей, включая «неразвитые» семена. Массу 1000 штук семян определяли (спустя месяц после сбора и высушивания шишек) по образцу, извлеченному из общей партии чистых семян, согласно ГОСТ [1977б].

Для камеральной обработки из общего образца неповрежденных шишек и общей партии чистых семян были рэндомно взяты соответственно 2 выборки: первая включала 100 шишек (с семенами), вторая – 400 семян. В выборках оценивали 18 количественных признаков шишек, семенных чешуй, семян и ядер (метрических, весовых и счетных). Рассматривали также ряд морфологических и репродуктивных признаков «качественного» плана, определяя частоту тех или иных вариантов (морф) признака в выборках (в т.ч. наличие/отсутствие полиэмбрионии). В работе использовали целый ряд методических рекомендаций [Щербакова, 1963; Некрасова, 1972; Некрасов, 1973; Мамаев, 1973; Ирошников, 1974; ГОСТ, 1977а, 1998а; Воробьев и др., 1979; Методические указания..., 1980; Зорина, Кабанов, 1987; Данченко, Арцимович, 1990; Горошкевич, Хуторной, 1996; ГОСТ, 1998а].

Основные морфометрические и весовые параметры семян определяли также в 2014–2016 гг. (в выборках объемом по 100 семян). Массу 1000 семян урожая

четырёх лет измеряли не только по ГОСТ [19776] (путем взвешивания 500 семян в двукратной повторности с пересчетом на 1000 шт.), но и при проведении экспериментов по оценке всхожести семян (взвешивая семена 4 повторностей, включающих по 100 семян каждая). На протяжении 4 лет в выборках по 400 семян ежегодно устанавливали также полнозернистость (путем взрезывания семян, не проросших в лабораторных посевах, с последующим прибавлением к числу полных семян числа взошедших проростков, а в 2016 г. – путем взрезывания высушенных свежесобранных семян).

Определение всхожести семян (прил. 2). Посевные качества семян, а именно лабораторную и грунтовую всхожесть, а также энергию прорастания оценивали ежегодно в течение 3 лет (2014–2016 гг.) на образцах семян урожаев 2013–2015 гг., собранных на участке лесных культур Уфимский-1. При проведении экспериментов использовали имеющиеся методические рекомендации по подготовке семян к посеву и закладке опытов [Лоскутов, Поликарпов, 1965; Некрасов, 1973; Николаева и др., 1985; Янгутов, Дроздов, 1989; ГОСТ, 19986; Матвеева, Буторова, 2006].

В 2014 г. для характеристики качества семян урожая 2013 г. использовали несколько вариантов посева (лабораторный и грунтовый; рис. 7); и стратификации семян с целью выбора наилучших способов предпосевной подготовки и посева; каждый вариант был представлен 4-мя повторностями по 100 семян на повторность. Стратификацию осуществляли в условиях холодильника при +4...+7°C. Для кедровых сосен как видов, требующих длительной предпосевной подготовки семян, определение всхожести согласно ГОСТ [19986] не предусмотрено. Тем не менее, мы использовали условия данного ГОСТа, поскольку показатели всхожести во всех случаях устанавливали, начиная с фиксированной даты. Количество проросших семян подсчитывали на 7-й, 20-й и 45-й дни; процент проросших на 7-й день семян был принят за показатель энергии прорастания.

В 2015 и 2016 гг. всхожесть семян урожаев 2014–2015 гг. определяли, используя 2 варианта, оказавшихся наилучшими по итогам экспериментов предыдущего года: подзимний грунтовый посев и лабораторный посев после 4-месячной стратификации. В опытах, кроме семян свежих сборов, были снова задействованы семена урожая 2013 г., чтобы проверить насколько долго сохраняется их всхожесть после одного-двух лет сухого хранения (в холщовых мешках при комнатной температуре).

Методика исследования начальных этапов онтогенеза (прил. 3). Изучение онтогенеза проводили на основе «Рекомендаций по изучению онтогенеза интродуцированных растений в Ботанических садах СССР» [1990]. Исследуемые растения кедра сибирского по своему возрасту соответствовали следующим периодам онтогенеза и возрастным состояниям [Методы изучения лесных..., 2002; Николаева и др., 2008; Smirnova et al., 1999]: ювенильному периоду (*pl* – проростки, или всходы, *j* – ювенильные растения в возрасте 1–2 лет); виргинильному периоду (*im* – имматурные в возрасте 3 и 6 лет, *v* – виргинильные в возрасте 21–23 лет); генеративному периоду (*g*₁ и *g*₂ – молодые и средневозрастные генеративные растения соответственно в возрасте 23 лет и старше). Рост и развитие кедра сибирского на начальных этапах онтогенеза изучали в 2014–2016 гг. на всходах и 1–3 летних сеянцах, выращенных в процессе определения лабораторной и грунтовой всхожести семян (см. выше).

Для изучения роста и развития ювенильных и имматурных растений 1–3-летнего возраста были сформированы три опытные группы: 1) сеянцы, выращенные в грунто-



Рис. 7. Посев семян: слева – лабораторный посев в малые кюветы с песком (затем семена засыпали 1-сантиметровым слоем влажного песка, помещали на стратификацию в холодильник, после чего выставляли на свет в условиях лаборатории), справа – грунтовый посев в большие кюветы (кюветы выставляли в открытую теплицу)

вом посеве; 2) выращенные изначально в лабораторном посеве; 3) то же, что в пункте 2, но взшедшие при лабораторном посеве на 30–40 дней позже, чем основная масса «лабораторных» всходов. Рост растений имматурного и виргинильного возраста (а также молодых генеративных растений) изучали на примере 6-летних саженцев в питомнике и 23-летних деревьев на участке «Ботанический сад-плантация». У сеянцев, саженцев и деревьев определяли целый ряд морфометрических и габитуальных параметров [Ширская, 1964; Олисова, 1970; Рекомендации по изучению..., 1990; Матвеева, Буторова, 2001; Пинаева, Данченко, 2009; Vlada, 1997].

Фенологические наблюдения, оценка жизнеспособности пыльцы и уровня «плодоношения» (прил. 4). Изучение сезонного ритма развития кедра сибирского в условиях интродукции проводили в течение 3-х лет (2014–2016 гг.), по фенофазам пыления и созревания шишек – 4-х лет (с 2013 г.). В работе руководствовались «Методикой фенологических наблюдений в ботанических садах СССР» [1975] и некоторыми

другими рекомендациями [Зайцев, 1981; Hanninen, Kramer, 2007]. Фенодаты для кедр сибирского фиксировали отдельно по двум возрастным группам: 1) виргинильные и молодые генеративные растения (21–23 года); 2) генеративные растения (36–76 лет); в обеих группах наблюдения вели по 10 экземплярам деревьев. Для получения сравнительных данных одновременно регистрировали фенодаты для генеративных растений сосны обыкновенной (5 деревьев в возрасте около 37–39 лет), а также кедр корейского (4 дерева в возрасте 34–36 лет). Наблюдения вели по 16 фенофазам.

Эксперименты по оценке жизнеспособности пыльцы проводили в течение трех лет (2014–2016 гг.) с использованием методики, наиболее часто применяемой для хвойных [Размологов, 1964]. К жизнеспособным относили пыльцевые зерна, сформировавшие трубки, длина которых превышала размер самого зерна [Смирнов, 1977].

Интенсивность «пыления» кедр сибирского на интродукционных участках в г. Уфе оценивали в течение 3 лет (2014–2016 гг.), «плодоношения» – на протяжении 4 лет (2013–2016 гг.); наблюдения проводили в летний и раннеосенний период индивидуально по каждому дереву (в санатории «Зеленая роща» – на примере пяти деревьев). Для оценки уровня «пыления» и «плодоношения» деревьев использовали 6-балльную шкалу В.Г. Каппера [Шаталов и др., 1982]. На протяжении четырех лет проводили также учет «плодоношения» лесных культур кедр сибирского в Башкирском Предуралье (11 участков) и на Южном Урале (7 участков). При этом использовали модифицированную шкалу Каппера для оценки уровня «плодоношения» насаждений [Шаталов и др., 1982; Наставление по лесосеменному..., 1994].

Характеристика габитуальных показателей деревьев, таксационные описания лесных культур, учет возобновления (прил. 5). В 2016 г. определяли ряд габитуальных (ростовых) показателей деревьев на интродукционных участках в Ботаническом саду и санатории «Зеленая роща» [Мамаев, 1973; Методы изучения лесных..., 2002]. На участках «Ботанический сад-плантация» и «Ботанический сад-биограмма» параметры роста в высоту и по диаметру ствола устанавливали также в 2013 г. Характеризовали также, в том числе в лесных культурах, морфологические особенности побегов кедр сибирского различного типа сексуализации: вегетативных (ростовых), вегетативно-генеративных женского типа (женских) и вегетативно-генеративных мужского типа (мужских) [Воробьев и др., 1989].

Таксационную структуру лесных культур исследовали в 2013–2016 гг. на 18 участках (пробных площадях; см. табл. 2) посредством стандартного таксационно-лесоводственного описания; одновременно характеризовали лесорастительные условия на участках [Лесотаксационный справочник, 1980; Анучин, 1982; Дроздов, Янгуттов, 1984; Редько и др., 1985; Методы изучения лесных..., 2002; Мукатанов, 2002; Путенихин, 2008]. Определяли следующие таксационные показатели насаждений: состав древостоя, среднюю высоту и средний диаметр ствола, бонитет, полноту, запас древесины, густоту деревьев. Определяли также товарные качества и селекционную категорию лесных культур [Анучин, 1982; Вересин и др., 1985]. Размеры большинства пробных площадей, обеспечивающие около 200 и более деревьев на каждой из них, составили 0,16–0,33 га. В одном случае (участок Уфимский-2) размер пробной площади равнялся 0,09 га, что было ненамного меньше всей площади участка.

Естественное возобновление (семенное самовозобновление) кедр сибирского под пологом лесных культур оценивали путем учета количества самосева (в возрасте

1–5 лет) и подроста (старше 5 лет) на каждой пробной площади с последующим пересчетом на гектар [Аношин, 1976; Методы изучения лесных..., 2002].

Генетический анализ (прил. 6). Сбор материала для генетического анализа кедр сибирского проводили в 2013–2014 гг. на 14 участках лесных культур (9 участков в Башкирском Предуралье, 5 – на Южном Урале). В качестве молекулярно-генетических маркеров использовали аллозимы (изоферменты) семи ферментных систем, наиболее часто применяемых в исследованиях природных популяций хвойных видов Южного Урала [Янбаев и др., 1997; Шигапов и др., 1998; Путенихин и др., 2004; Шигапов, 2005]. Локусы и аллели обозначали согласно номенклатуре, предложенной С. Пракашем с соавторами [Prakash et al., 1969].

В работе использовали метод электрофоретического разделения ферментов из экстрактов хвои с последующим гистохимическим выявлением аллозимов [Корочкин и др., 1977; Гончаренко и др., 1989; Davis, 1964; Ornstein, 1964]. Гистохимическое выявление изоферментов в гелях после электрофореза осуществляли по стандартным методикам [Корочкин и др., 1977; Гончаренко и др., 1989; Shaw, Prasad, 1970] с нашими модификациями (см. прил. 6). Вычисление параметров генетического полиморфизма кедр сибирского в лесных культурах проводили на основе идентификации аллельного состава отдельных деревьев по аллозимным электрофоретическим спектрам. Анализировали основные показатели генетического разнообразия: состав и частоту встречаемости аллелей, среднее число аллелей на локус (A), долю полиморфных локусов по 99%-му критерию (P_{99}), наблюдаемую и ожидаемую гетерозиготность (H_o и H_e соответственно) и другие [Chakraborty, 1974; Nei, 1972, 1977; Guries, Ledig, 1982; Nei, Chesser, 1983].

Комплексная оценка интродукционной устойчивости (прил. 7). Для характеристики зимостойкости кедр сибирского использовали 7-балльную шкалу, разработанную в Главном ботаническом саду в г. Москве [Методика фенологических..., 1975; Лапин и др., 1979]. Зимостойкость определяли на протяжении трех лет (2014–2016 гг.) как на интродукционных участках в г. Уфе (в весенний период), так и в лесных культурах (в первую половину лета).

Степень поражения вегетативных и генеративных органов деревьев насекомыми-вредителями оценивали по шкале [Справочник по защите леса..., 1980; Кривец, Корвинская, 2009], модифицированной нами применительно к объектам исследования. Устанавливали продолжительность жизни хвои в кроне деревьев и 6-летних саженцев [Методы изучения лесных..., 2002]. Определяли процент приживаемости и сохранности 2-3-летних сеянцев, выращенных в 2014–2016 гг. [Ширская, 1964; Олисова, 1970; Пинаева, Данченко, 2009]. Жизненное состояние деревьев и насаждений оценивали по шкале В.А. Алексеева [1989] с использованием дополнительных рекомендаций [Методы изучения лесных..., 2002; Liedeker, Klein, 1988].

Обобщенная оценка жизнеспособности и перспективности интродукции кедр сибирского выполнена согласно методике, предложенной П.И. Лапиным и С.В. Сидневой [1973]. Дополнительно применяли шкалу Н.В. Трулевич [1991], детализированную нами по составляющим ее показателям. Кроме того, по составленной нами методике (см. прил. 7) были выделены наилучшие участки лесных культур кедр сибирского по комплексу показателей (таксационных характеристик, уровня «плодоношения» и возобновления, товарности, селекционной категории, уровня генетического разнообразия, жизненного состояния).

Биометрический анализ данных. Статистическая обработка включала вычисление стандартных показателей изменчивости для количественных (параметрических) признаков (средние значения и их ошибки, коэффициенты вариации CV), процентных или частотных (долевых) соотношений вариантов качественных признаков [Зайцев, 1984]. Уровень изменчивости количественных признаков по коэффициентам вариации оценивали по следующей шкале [Мамаев, 1973]: CV < 8% – очень низкая изменчивость, 8–12% – низкая, 13–20% – средняя, 21–30% – повышенная, 31–40% – высокая, более 40% – очень высокая.

Для сравнения средних значений количественных признаков применяли t-критерий Стьюдента; статистическое сравнение долей или эмпирических рядов распределения по качественным показателям проводили путем расчета критерия χ -квадрат [Зайцев, 1984]. В целом ряде случаев (при анализе данных по качеству семян и пыльцы, сезонному ритму развития, уровню пыления и «плодоношения») использовали однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализ, оценивая значимость тех или иных факторов по F-критерию Фишера. При этом оценивалась, в частности, достоверность влияния «фактора года», или метеоусловий разных лет на изменчивость признака/показателя в эти годы. В процессе обработки фенологических данных устанавливали, например, влияние «фактора вида», то есть наследственных биологических особенностей разных видов на прохождение фенофаз. Оценку связи уровня «плодоношения» и семенного возобновления с различными таксационными и лесоводственными показателями лесных культур проводили на основе корреляционного анализа с расчетом ранговых коэффициентов корреляции Спирмена ($r_{\text{сп}}$) [Зайцев, 1984].

Статистический анализ реализован при помощи табличного процессора Excel, пакетов Statistica 6.0 и 10.0 [Халафян, 2008]. Обработка экспериментальных результатов генетического (изоферментного) анализа проведена с использованием программы BIOSYS-1 [Swofford, Selander, 1981].

Статистическая значимость тех или иных расчетных показателей отображена в тексте и таблицах следующим образом: * показатель достоверен на 5%-ном уровне значимости ($p < 0,05$); ** на 1%-ном уровне значимости ($0,001 < P < 0,01$); *** на 0,1%-ном уровне значимости ($P < 0,001$). В случае многократных попарных сравнений данных (по критериям t и χ -квадрат) использовали систему буквенной индексации [Khalil, 1984], которая означает, что показатели в таблицах, не имеющие одинаковых букв в буквенных обозначениях, отличаются друг от друга хотя бы на 5%-ном уровне значимости.

Глава 3

РЕПРОДУКТИВНЫЕ КАЧЕСТВА КЕДРА СИБИРСКОГО ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

3.1. Морфологические и репродуктивные показатели шишек и семян

3.1.1. Количественные показатели шишек и семян

Задачей начального этапа исследований было определение ряда морфологических и репродуктивных характеристик зрелых шишек и семян кедров сибирского. Образцы генеративных органов были собраны осенью 2013 г. на участке лесных культур кедров сибирского в Уфимском районе (участок Уфимский-1, Башкирское Предуралье; рис. 8).

Образцы собранных шишек демонстрирует рисунок 9, результаты обработки материала по количественным признакам шишек и содержащихся в них семян представлены в таблице 3. Средняя длина шишки составляет 59,6 мм, а уровень изменчивости признака оценивается как средний. Ширина шишки равняется 39,7 мм; уровень изменчивости – низкий (следовательно, ширина шишки сравнительно менее вариабельна, чем длина). Одна шишка в среднем весит 21,3 г, уровень изменчивости признака – повышенный.

По вопросу морфологии генеративных органов кедров сибирского имеется обширная отечественная литература, однако по большей части она касается природного ареала вида. Данных такого плана, также как и сведений по другим биологическим и лесобиологическим особенностям кедров сибирского применительно к различным районам интродукции, в литературе намного меньше. Зарубежных источников по кедров сибирскому очень мало. В целом, в работах интродукционного плана указывается, что характер развития генеративной сферы является важным критерием адаптации видов-интродуцентов в новых условиях произрастания.

Согласно литературным данным [Орлов, Тарабрин, 1960; Крестьяшин, 1971; Игнатенко, 1972; 1988; Андреев, 1977; Брынцев, 1990; Хуторной, 1998; Ипатов, 2005; Чернов, Митрофанов, 2008; Еремин и др., 2014; Хамитов, Хамитова, 2013а; Андропова, Корчагов, 2015; Карасев и др., 2015; Хамитов, 2015; Андропова, Хамитов, 2016], у кедров сибирского в условиях интродукции в различных регионах России длина и ширина шишек обычно измеряются величиной в 5–7 см и 3,5–5,5 см соответственно, масса шишки – 12–30 г. Можно видеть, что установленные нами параметры шишек для Башкирского Предуралья полностью соответствуют этим показателям.

Определенное нами общее число чешуй в шишке равняется в среднем 61,8 шт., в т.ч. фертильных – 46,5 шт., средняя ширина чешуи составила 18,7 мм, уровень изменчивости указанных признаков – средний. Число семян в шишке в среднем равняется 60,9 шт., уровень семификации – 65,9% (см. табл. 3). Следовательно, в районе исследований семенная продуктивность реализуется недостаточно полно – на две трети от потенциально возможной («потеря» семян составляет около 34%). Однако



Рис. 8. Участок лесных культур Уфимский-1 – сбор шишек под пологом леса

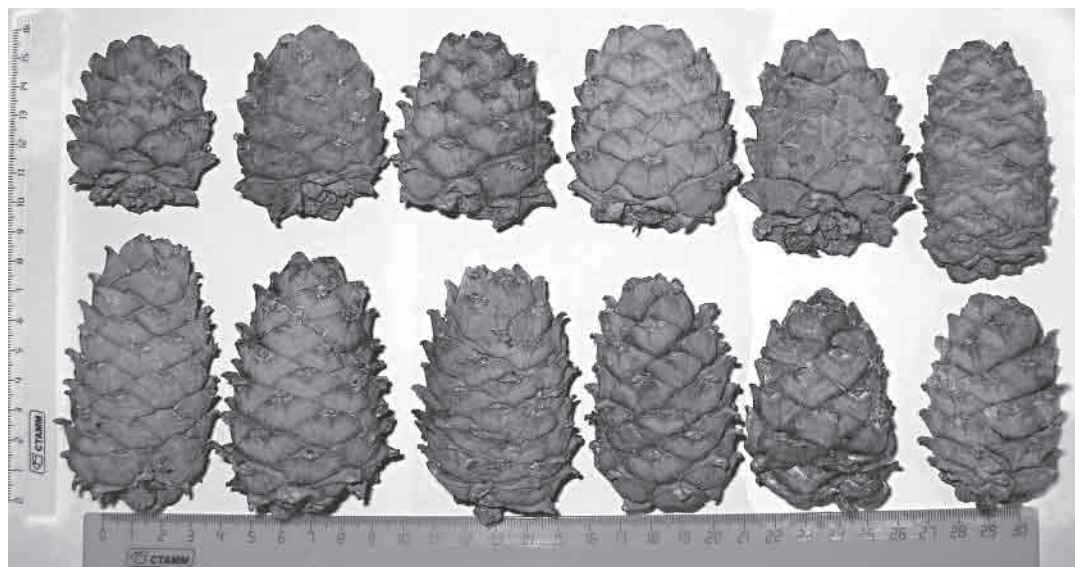


Рис. 9. Зрелые шишки кедрового сибирского (урожай 2013 г.)

Таблица 3

Количественные показатели шишек кедрового сибирского

Признак	Значение			CV, %
	среднее	минимум	максимум	
Длина шишки, мм	59,6±0,82	44,1	84,2	13,7
Ширина шишки, мм	39,7±0,36	31,2	48,1	9,1
Масса шишки, г	21,344±0,5453	11,04	36,49	25,5
Общее число чешуй в шишке, шт.	61,8±0,82	41	89	13,2
Число фертильных чешуй, шт.	46,5±0,75	32	74	16,2
Ширина семенной чешуи, мм	18,7±0,24	9,7	23,1	13,2
Число семян в шишке (выход семян), шт.	60,9±1,56	26	106	25,7
Уровень семификации, или семенная продуктивность шишки, %	65,9±1,49	32,1	95,4	24,5

и выход семян, и семенная продуктивность шишки характеризуются значительной амплитудой значений (от 26 до 106 шт. и от 32 до 95% соответственно), уровень изменчивости признаков – повышенный.

В других интродукционных регионах число семенных чешуй у кедрового сибирского лежит в пределах 27–70 шт. [Игнатенко, 1972, 1988; Храмова, 1974; Андреев, 1977], число семян в шишках – 30–63 шт., уровень семификации – 27–48% [Кучеров, Федорако, 1968; Крестьяшин, 1971; Игнатенко, 1972, 1988; Брынцев, 1990; Кучерова, Никитина, 2008; Хамитова, 2012; Карасев и др., 2015; Хамитов, 2015; Андропова, Хамитов, 2016]. Наши данные соответствуют этим значениям, причем уровень семификации у кедрового сибирского в Башкирском Предуралье даже выше.

Рассмотрим установленные параметры семян (табл. 4, рис. 10). Средняя длина семени составила 10,7 мм, ширина – 7,6 мм, толщина – 6,1 мм, изменчивость признаков

Количественные показатели семян-орешков кедрового

Признак	Значение			CV, %
	среднее	минимум	максимум	
Длина семени, мм	10,71±0,043	8,2	13,4	8,3
Ширина семени, мм	7,55±0,042	5,1	10,3	11,1
Толщина семени, мм	6,09±0,039	3,5	8,6	12,8
Масса одного семени, г	0,209±0,0035	0,074	0,445	32,9
Масса одного полного семени, г	0,253±0,0029	0,149	0,445	18,4
Длина ядра, мм	8,66±0,053	6,1	10,8	9,8
Ширина ядра, мм	5,56±0,050	3,4	8,5	14,4
Толщина ядра, мм	4,41±0,039	2,6	6,7	14,4
Масса ядра, г	0,128±0,0003	0,062	0,212	20,7
Отношение массы ядра к массе семени (выход ядра), %	50,6±0,42	25,0	73,9	13,5

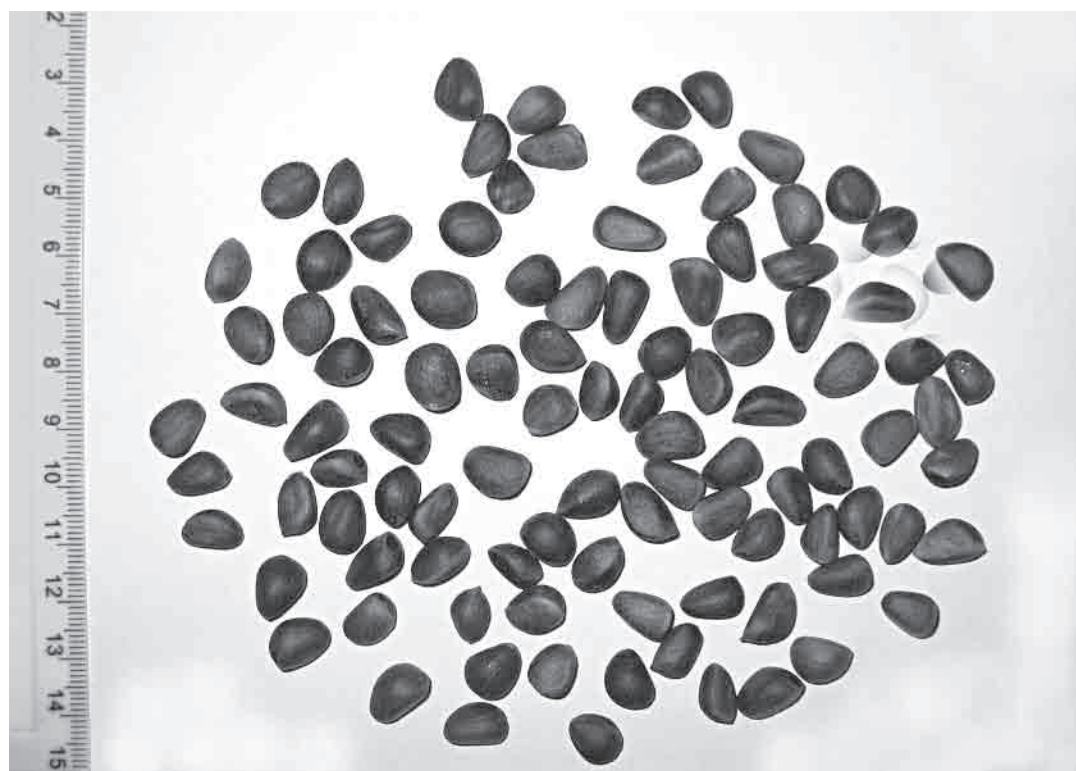


Рис. 10. Зрелые семена кедрового

низкая. Усредненная масса одного семени равняется 209 мг, одного полного семени – 254 мг; уровень изменчивости первого признака – высокий, второго – средний по величине.

По имеющимся данным [Орлов, Тарабрин, 1960; Игнатенко, 1972, 1988; Андреев, 1977; Кучерова, Никитина, 2008; Хамитова, 2012; Хамитов, Хамитова, 2013аб;

Андропова, Корчагов, 2015; Хамитов, 2015; Андропова, Хамитов, 2016], в условиях интродукции параметры семян у кедрового сибирского следующие: длина семени – 8–11 мм, ширина – 6–8 мм, толщина – 5–7 мм, масса – 0,135–0,240 г. Опять же мы отмечаем близость наших показателей с приведенными значениями.

Средние параметры ядра в изученном насаждении таковы (см. табл. 4): длина – 8,7 мм, ширина – 5,6 мм, толщина – 4,4 мм, масса ядра – 0,128 г, отношение массы ядра к массе полного семени (выход ядра) – 50,6%. Уровень изменчивости длины ядра – низкий, ширины и толщины ядра, а также отношения массы ядра и семени – средний, массы ядра – повышенный. В литературе для условий интродукции мы нашли только краткие сведения по выходу ядра – 43–45% [Игнатенко, 1972; Лукин, 1970]. В нашем случае показатель несколько выше.

Морфометрические и репродуктивные показатели женских шишек и их структурных элементов у кедрового сибирского, произрастающего или культивируемого в пределах своего естественного ареала, изучены весьма подробно [Луганский, 1962, Ирошников, 1963, 1964, 1974; Лизунова, 1969; Некрасова, 1972; Мамаев, 1973; Непомилуева, 1974; Бех, Таран, 1979; Ларин, 1980; Воробьев, 1983; Крылов и др., 1983; Кедровые леса..., 1985; Данченко, Арцимович, 1990; Горошкевич, Хуторной, 1996; Титов, 1999; Матвеева, Буторова, 2000; Кузнецова, 2003б; Новоселова, 2003; Матвеева и др., 2006а, 2014; Седельникова, 2008; Данченко, Бех, 2010; Земляной и др., 2010; Ревин, 2010; Васильева, 2011; Савельев, 2011; Бендер и др., 2012; Михайлов, 2012; Татаринцева и др., 2012; Братилова и др., 2013; Велисевич, 2013; Соколова, 2014; Дырдин и др., 2015; Пастухова и др., 2015]. В обобщенном виде типичные показатели выглядят следующим образом: длина шишки – 5–8 см, ширина – 4–6 см, масса одной свежей шишки – 20–30 г, число чешуй в шишке – 60–75 шт., ширина чешуи – около 20 мм, число семян в шишке – 60–110 шт., уровень семификации – 70–80%, масса одного семени – 200–240 мг, длина семени – 10–13 мм, ширина – 6–9 мм, толщина – 6–7 мм, длина ядра – 8–10 мм, ширина ядра – 5–8 мм (по толщине ядра данных нет), масса ядра – 100–130 мг, выход ядра по массе – 38–56% (иногда до 70%).

Сравнение показывает, что установленные нами значения большинства признаков в целом уступают таковым в естественных популяциях и искусственных насаждениях в пределах природного ареала вида. Вместе с тем, они не выходят за рамки «нормы»: например, длина шишек в нашем случае равняется 59,6 мм при типичном интервале в 50–80 мм (то же относится и к остальным признакам; см. выше). Сопоставление же с данными по интродукционным пунктам европейской части России, которое мы проводили по ходу изложения материала, свидетельствует о близости показателей. Следовательно, параметры генеративных органов и их структурных элементов у кедрового сибирского в Башкирском Предуралье и в других районах интродукции довольно сходны. Что касается массы ядра и выхода ядра из семян, то эти показатели в условиях Башкирского Предуралья (128 мг и 50,6%) практически тождественны аналогичным показателям в природном ареале (100–130 мг и 38–56%). Отметим, что ранее мы привели данные по гораздо большему числу количественных признаков генеративных органов кедрового сибирского в регионе (по 27 признакам, включая 18, рассмотренных выше) [Путенихина и др., 2014].

Установленные нами уровни изменчивости (см. табл. 3 и 4) размеров шишек и семян ($CV=8-26\%$), выхода семян из шишек и уровня семификации ($CV=24-26\%$),

а также доли ядра в семени ($CV=13,5\%$) указывают, в подтверждение других источников [Ирошников, 1963, 1974; Мамаев, 1973; Горошкевич, Хуторной, 1996; Титов, 1999; Матвеева, Буторова, 2000; Земляной и др., 2010], на возможность эффективного селекционного отбора у кедра сибирского в условиях интродукции крупношишечных и крупносеменных форм деревьев, форм с повышенной семенной продуктивностью и полнозернистостью семян, а также с высоким выходом ядра [Путенихина и др., 2014].

Ранее нами были проанализированы попарные корреляционные связи количественных морфологических и репродуктивных показателей шишек, семенных чешуй, семян и ядер между собой [Путенихина и др., 2015а]. При этом также была подтверждена возможность отбора деревьев кедра сибирского по тому или иному фенотипическому показателю. В частности, перспективной представляется селекция на семенную продуктивность шишек и массу ядра по размерному и весовому «фенотипу» шишек. Отбор деревьев с наиболее тяжелыми, максимальными по объему шишками и семенами может быть эффективным для повышения полнозернистости семян. В селекционный процесс на увеличение выхода семян из шишек, в т.ч. полнозернистых, могут вовлекаться «многочешуйные» формы деревьев. Отбор «широкочешуйных» форм в определенной степени способен повысить некоторые размерные и весовые параметры семян и ядер. Фенотипическую селекцию на массу ядра целесообразно вести также по размеру и весу полных семян; в дальнейшем среди деревьев с наиболее крупными и тяжелыми полнозернистыми семенами могут быть отобраны формы с наивысшим выходом ядра.

Для семян урожаев 2014–2016 гг., собранных на том же участке Уфимский-1, были определены только основные количественные параметры. Полученные результаты приведены в приложении 8. Со статистической достоверностью (по t-критерию Стьюдента) установленные параметры длины и ширины семени в 2015 г. оказались ниже, чем у семян урожаев трех других лет. Более существенная разница выявлена по толщине семени: по этому признаку семена ежегодно существенно различались, причем наиболее толстыми (6,6 мм) они были в 2016 г. По массе одного семени урожаи 2013 и 2016 гг. сходны, причем в эти годы показатель был значимо выше, чем в 2014 и 2015 гг. Несмотря на отсутствие однозначных статистических различий, для семян урожая 2016 г. прослеживается некоторая тенденция увеличения крупности и массы семени в сравнении с другими годами. Изменчивость параметров семян по годам отмечается и в других работах [Некрасова, 1972; Бех, Таран, 1979; Кедровые леса..., 1985; Матвеева, Буторова, 2000; Матвеева и др., 2006а; Храмова, 2009б].

Уровень изменчивости большинства признаков в целом близок (низкий и средний уровень изменчивости для метрических признаков, повышенный и высокий – для весового показателя). Все же, семена 2016 г. можно охарактеризовать как более «однородные» по большинству признаков ($CV = 7,3–26,9\%$), чем в предыдущие годы (6,7–36,5%).

Таким образом, у кедра сибирского при интродукции в Башкирском Предуралье средние значения большинства количественных признаков генеративных органов соответствуют нижнему пределу типичных показателей, характерных для популяций и искусственных насаждений вида в пределах природного ареала. Вместе с тем, район наших исследований сходен в этом отношении с другими районами интродукции. Семена кедра сибирского урожаев разных лет в условиях интродукции могут в той или иной степени различаться по некоторым параметрам.

3.1.2. Качественные (непараметрические) показатели шишек и семян

Полученные данные представлены в таблице 5. Показатель, условно обозначенный нами как «структура шишки» (прил. 9), важен в том плане, что указывает на степень повреждения шишек под воздействием тех или иных факторов [Земкова, 1963]. Частота нормально сформированных шишек в изученном насаждении составила 62%, в той или иной степени деформированных – 38%. В Сибири и к западу от Урала в отдельные годы до 7–32% шишек кедрового сибирского бывают поврежденными и недоразвитыми [Земкова, 1963; Непомилуева, 1974]. В Республике Коми в 1969 г. из-за неблагоприятных погодных условий 32% шишек оказались неразвитыми [Ларин, Филиппов, 1980]. Как видно, полученный нами показатель доли деформированных шишек достаточно велик, что свидетельствует о влиянии какого-то неблагоприятного фактора на процесс формирования макростволов.

По форме шишек нами на основе собственного анализа и литературных сведений по интродуцированному кедровому сибирскому [Орлов, Тарабрин, 1960; Брынцев, 1990; Фирсов, Орлова, 2008; Хамитова, 2012], а также по естественным и искусственным насаждениям в природном ареале [Луганский, 1962; Ирошников, 1963; Мамаев, 1973; Воробьев, 1983; Ларин, 1980; Кедровые леса..., 1985; Крылов, Шмонов, 1985; Матвеева, Буторова, 2000; Матвеева и др., 2006а, 2011б; Данченко, Бех, 2010; Ревин, 2010; Филимонова, 2014] были выделены 5 конфигураций (прил. 9) – цилиндрическая, конусовидная, яйцевидная, овальная (эллиптическая) и округлая (шаровидная). В изученном насаждении они представлены примерно в равных соотношениях, и только овальные шишки встречаются с несколько большей частотой (29%). В литературе данных по соотношению разных форм шишек в популяциях немного [Воробьев, 1983; Бех, Таран, 1979; Крылов, Шмонов, 1985]. Отмечается, что шишки одного дерева достаточно сходны по форме [Ирошников, 1963, 1964, 1974; Мамаев, 1973; Бех, Таран, 1979; Кедровые леса..., 1985; Крылов, Шмонов, 1985].

По форме апофиза семенных чешуй у кедрового сибирского выделяют 3 морфы (см. прил. 9) – гладкую (f. *plana*), бугорчатую (f. *gibba*) и крючковидную (f. *reflexa*) [Луганский, 1962; Ирошников, 1963; Мамаев, 1973; Бех, Таран, 1979; Воробьев, 1983; Матвеева, Буторова, 2000; Данченко, Бех, 2010]. В последние годы этот признак рассматривался и в условиях интродукции [Хамитова, 2012; Хамитов, 2013а, 2015; Хамитов, Хамитова, 2013б; Андропова, Хамитов, 2016].

В нашем случае (см. табл. 5) в насаждении преобладают шишки с гладкими апофизами (53%), а «крючковидные» представлены с наименьшей частотой (17%). Согласно источникам [Луганский, 1962; Ирошников, 1963; Мамаев, 1973; Бех, Таран, 1979], имеет место индивидуальная специфичность формы апофиза. Данных о составе популяций кедрового сибирского по строению апофиза немного, например, в среднеуральских популяциях распределение следующее: f. *plana* – 18–54%, f. *gibba* – 32–35%, f. *reflexa* – 14–47% [Луганский, 1962]. При интродукции в Вологодской области между 4 насаждениями установлены существенные различия по соотношению разных типов апофиза (плоский – 2–24%, бугорчатый – 13–56%, крючковатый – 26–85%) [Хамитов, 2013а]. Можно видеть, что наши данные отличаются от приведенных.

Таблица 5

**Морфологические и репродуктивные особенности кедра сибирского
по качественным признакам генеративных органов**

Признак	Доля вариаций признака			
	нормальные 0,62	конусовидная 0,17	яйцевидная 0,20	деформированные 0,38
Структура шишек	цилиндрическая 0,15			овальная 0,29
Форма шишки	гладкая 0,53	бугорчатая 0,30		округлая 0,19
Форма апофиза	нормальные (развитые) 0,981			крючковидная 0,17
Сформированность семян				мелкие (неразвитые) 0,019
Форма семени	зубовидная 0,785	овальная 0,200		шаровидная 0,015
Характер развития семени	полные (полно- зернистые) семена 0,648	с поврежденным эндоспермом 0,060	с недоразвитым эндоспермом 0,125	пустые 0,167
Степень развития зародыша*	IV 0,486	III 0,348	II 0,120	I 0,031
Полиэмбриония*	отсутствует 0,973	тип I 0,004	подтип 2а 0,023	подтип 2б 0
				тип 3 0

Примечание. * Показатели рассчитаны относительно числа полных семян, расшифровку обозначений вариаций см. в прил. 1.

Рассмотрим такой признак как «сформированность семян» по размеру (см. прил. 1). Мелкие «неразвитые» семена представляют собой одну из составляющих потери урожая [Некрасова, 1972; Горошкевич, Хуторной, 1996; Хуторной, 1998; Татаринцева и др., 2012]. В изученном насаждении на их долю пришлось около 2%. В природных популяциях и на лесосеменных плантациях таких семян бывает до 3–23%, иногда, особенно в неблагоприятных условиях, до 50% [Ирошников, 1974; Горошкевич, Хуторной, 1996; Кузнецова, 2001; Петрова, 2002]. Таким образом, в нашем случае процент неразвитых семян невысок.

Нормально сформированные семена по своей форме можно подразделить на 3 основные вариации [Орлов, Тарабрин, 1960; Некрасова, 1972; Таланцев, 1981; Крылов и др., 1983; Farjon, 2010] – округлую (шаровидную), овальную (эллиптическую) и зубовидную (см. рис. 10). По мнению некоторых исследователей [Некрасова, 1972; Таланцев, 1981] наиболее типична для кедрового сибирского зубовидная форма семени. Доля зубовидных семян составила 78,5%, овальных – 20%, округлых – 1,5% (см. табл. 5). В литературе указывается, что по форме семян в насаждениях могут быть выделены «четкие» формы деревьев [Ирошников, 1974]. В сибирских популяциях, как и в нашем случае, преобладают зубовидные семена [Некрасова, 1972].

По характеру развития семян установленная картина распределения вариаций выглядит следующим образом: на долю полных (полнозернистых) семян приходится 64,8%, пустых – около 17%, недоразвитых – 12,5%, поврежденных – 6%. По литературным данным доля полных семян (полнозернистость) в условиях интродукции составляет обычно 20–69% (иногда до 87–100%) [Орлов, Тарабрин, 1960; Игнатенко, 1972, 1988; Брынцев, 1990; Чернов, Митрофанов, 2008; Храмова, 2009б; Хамитова, 2012; Карасев и др., 2015], в пределах природного ареала – 45–100% (обычно 60–90%) [Луганский, 1962; Щербакова, 1963; Мамаев, 1973; Ирошников, 1974; Непомилуева, 1974; Ларин, 1980; Воробьев, 1983; Авров, 1990; Горошкевич, Хуторной, 1996; Хуторной, 1998; Матвеева, Буторова, 2000; Кузнецова, 2001, 2003б; Филимохин, 2009; Земляной и др., 2010; Ревин, 2010; Ворошилова, 2013; Pravdin, Iroshnikov, 1982].

Доля пустых семян у кедрового сибирского в природных популяциях и при интродукции обычно составляет 1–25%, поврежденных (включая гнилые) – до 11%, недоразвитых – 1–9% [Орлов, Тарабрин, 1960; Щербакова, 1963; Крестьяшин, 1971; Некрасова, 1972; Ирошников, 1974; Непомилуева, 1974; Воробьев и др., 1979; Земляной, 1977; Горошкевич, Хуторной, 1996; Матвеева, Буторова, 2000]. В некоторых случаях (в высокогорьях, на северном пределе, в зеленых зонах городов, у молодых и аномальных деревьев) совокупная доля неполноценных семян может достигать 43–60% [Ирошников, 1963; Некрасова, 1972; Непомилуева, 1974; Земляной, 1977; Матвеева и др., 2006а; Храмова, 2009б]. Таким образом, в нашем случае соотношение разных категорий семян, а также показатель полнозернистости семян в целом не выходят за пределы «нормы» (см. табл. 5). Показатели полнозернистости и доли пустых семян характеризуются определенной наследственной обусловленностью [Щербакова, 1963; Некрасова, 1972; Воробьев, 1974; Ирошников, 1974; Авров, 1990; Горошкевич, Хуторной, 1996; Титов, 1999, 2010; Горошкевич, 2000; Земляной и др., 2010], что позволяет вести прямой отбор перспективных форм по полнозернистости семян.

Определение степени развития зародыша показало, что суммарно на долю III и IV групп семян приходится около 83% от числа полных семян, на долю групп I–II –

около 15%, отсутствуют зародыши (группа 0) всего лишь в 1,5% случаев. Семена III и IV групп рассматриваются как доброкачественные [Некрасова, 1972; ГОСТ, 1998а]. Отнеся суммарное их количество к общему числу семян в выборке, находим, что доброкачественность семян кедрового в регионе составляет 54%. По литературным данным в естественных популяциях и культурах в природном ареале доля беззародышевых семян обычно составляет 0,5–13%, семян групп I–II суммарно – 2,5–12% (иногда до 26–50%), групп III–IV (доброкачественные семена) – 40–92% [Щербакова, 1963; Некрасова, 1972; Ирошников, 1974; Непомилуева, 1974; Земляной, 1977; Воробьев и др., 1979; Кузнецова, 2003б; Николаева и др., 2008; Васильева, 2011; Пастухова, 2011; Велисевич, 2013; Пастухова и др. 2015]. При интродукции доля семян с нормально развитым зародышем (группы III–IV) снижена до 20–59% [Орлов, Тарабрин, 1960; Храмова, 2009а; Карасев и др., 2015].

Общая доля полиэмбриональных семян в изученном нами образце оказалась небольшой – 2,7% от числа полных семян: единично зафиксированы многозародышевые семена типа 1 (0,4%), с частотой 2,3% – двузародышевые семена типа 2а; полиэмбриония типов 2б и 3 не выявлена. Частота полиэмбрионии в типичных условиях произрастания имеет величину 3–4% с колебаниями от менее чем 1% до 11%, в экстремальных условиях, а также на клоновых плантациях молодого возраста может увеличиваться до 21–50% [Некрасова, 1972; Ирошников, 1974; Земляной, 1977; Кедровые леса..., 1985; Кузнецова, 2003б, 2009; Новоселова, 2003; Васильева, 2011; Pravdin, Iroshnikov, 1982]. Для кедрового в условиях интродукции литературных данных по полиэмбрионии мы не нашли.

Согласно стандартам [Наставление по выращиванию..., 1979], при доброкачественности семян кедрового не менее 85% их относят к I классу качества, не менее 70% – ко II классу, не менее 50% – к III классу. Установленные нами характеристики, такие как сопоставимая с естественными популяциями доля семян с недоразвитым зародышем, незначительное присутствие полиэмбриональных семян, полнозернистость и доброкачественность, равные 65% и 54% соответственно, свидетельствуют о том, что семена кедрового в условиях интродукции в Башкирском Предуралье являются кондиционными и могут быть отнесены к III классу качества.

Ранее нами [Путенихина и др., 2015б] были проанализированы коррелятивные связи (сопряженность) качественных признаков генеративных органов между собой и с количественными признаками [Зайцев, 1984]. Между качественными показателями взаимной сопряженности не установлено. С некоторыми количественными признаками шишек и семян взаимосвязаны форма шишки (с длиной и шириной шишки, числом фертильных чешуй), форма семени (с длиной, шириной и толщиной семени, массой семени), характер развития семени (с массой и толщиной семени), степень развития зародыша (с массой ядра и отношением массы ядра к массе семени). На этой основе была также подтверждена возможность фенотипического отбора перспективных форм кедрового с повышенной полнозернистостью семян. Кроме того, было показано, что форма семени может использоваться в качестве фенотипического индикатора при селекции на крупность и массу семян.

Таким образом, в данном разделе нами рассмотрен характер распределения вариаций генеративных органов кедрового в Башкирском Предуралье по форме шишек и семян, форме апофиза, характеру развития семени, степени развития за-

родыша, типу полиэмбрионии. Установлено, что полнозернистость семян составляет 65%, доброкачественность – 54%, частота полиэмбрионии – 2,7%.

3.2. Качество семян кедрового сибирского в условиях интродукции

3.2.1. Масса и полнозернистость семян

Качество семян – один из важнейших критериев приспособляемости древесных растений-интродуцентов к новым условиям произрастания [Некрасов, 1973]. К важнейшим показателям качества семенного материала относятся масса 1000 семян, полнозернистость, всхожесть и энергия прорастания. Массу 1000 семян определяли на протяжении 4 лет (2013–2016 гг.) двумя способами: согласно ГОСТ [19776] и в 4 повторностях при проведении экспериментов по оценке всхожести семян (см. раздел 3.2.2). Установленные значения массы семян представлены в приложении 10, средние арифметические по годам – на рисунке 11.

По результатам однофакторного дисперсионного анализа фактор года статистически достоверно влияет на массу семян ($F = 100,40^{***}$). Следовательно, семена кедрового сибирского разных лет урожая в условиях Башкирского Предуралья могут существенно различаться по своим весовым показателям. Наибольшей массой отличались семена 2016 и 2013 гг. – 1000 семян урожая этих лет весили на 33–45 г больше, чем в 2014–2015 гг.

Согласно литературным источникам масса 1000 семян у кедрового сибирского в условиях интродукции в Вологодской, Кировской, Нижегородской, Ленинградской, Ярославской, Московской, Челябинской областях, Республике Марий Эл и ряде других регионов составляет 180–225 г [Игнатенко, 1972, 1978; Брынцев, 1990; Чернов, Митрофанов, 2008; Храмова, 2009б; Хамитова, Хамитов, 2010; Еремин

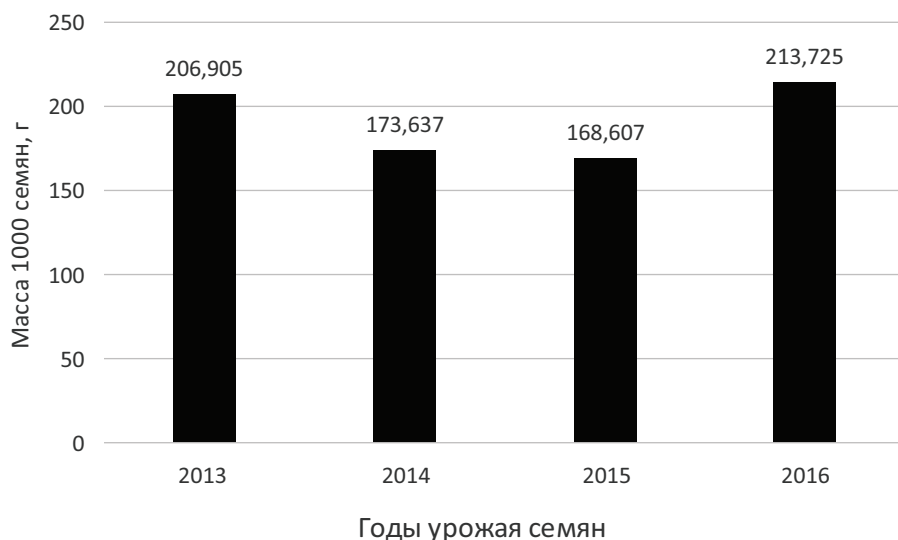


Рис. 11. Масса 1000 семян кедрового сибирского урожаев 2013–2016 гг.

и др., 2014; Андропова, Корчагов, 2015]. В природном ареале (в т.ч. в культурах и на плантациях) масса 1000 семян в целом больше, чем при интродукции: она лежит в пределах 160–340 (390) г и обычно составляет 220–245 г [Луганский, 1962; Ирошников, 1963; Руш, Лизунова, 1966; Мамаев, 1973; Непомилуева, 1974; Земляной, 1977; Воробьев, 1983; Крылов и др., 1983; Кедровые леса..., 1985; Данченко, Арцимович, 1990; Горошкевич, Хуторной, 1996; Титов, 1999; Петрова, 2002; Кузнецова, 2003б; Седельникова, 2008; Данченко, Бех, 2010; Земляной и др., 2010; Орешенко, 2009; Филимохин, 2009; Ревин, 2010; Васильева, 2011; Бендер и др., 2012; Михайлов, 2012; Ворошилова, 2013; Братилова и др., 2013; Пастухова и др., 2015].

Следовательно, в нашем случае масса семян (особенно семян урожаяв 2014–2015 гг. снижена по сравнению с показателями по природному ареалу и в целом сходна с таковыми в других интродукционных районах России. Все же показатели 2013 и 2016 гг. не выходят за нижнюю границу типичных значений в естественном ареале.

Уменьшение массы семян может быть связано с разнообразными причинами; в литературе, как и в нашем случае, отмечается ярко выраженная погодичная изменчивость этого признака, что объясняется различиями метеорологических условий разных лет [Руш, Лизунова, 1969; Некрасова, 1972; Непомилуева, 1974; Воробьев и др., 1979; Воробьев, 1983]. Неблагоприятные климатические условия в год развития озими и в год формирования семян сказываются как на размерах, так и на количестве полных и пустых семян.

Масса 1000 семян урожая 2013 г. после длительного сухого хранения (см. прил. 10) изменялась незначительно: с 206,9 г до 205,5 г через год после сбора и до 203,7 г – спустя два года. Уменьшение массы идет, очевидно, за счет постепенного высушивания семян до абсолютно-сухого состояния, а также, с определенной вероятностью, вследствие усыхания (гибели) эндосперма и зародыша.

Полученные данные по полнозерности семян за 4 года наблюдений иллюстрирует рисунок 12. О доле полных семян в урожае 2013 г. было сказано в разде-

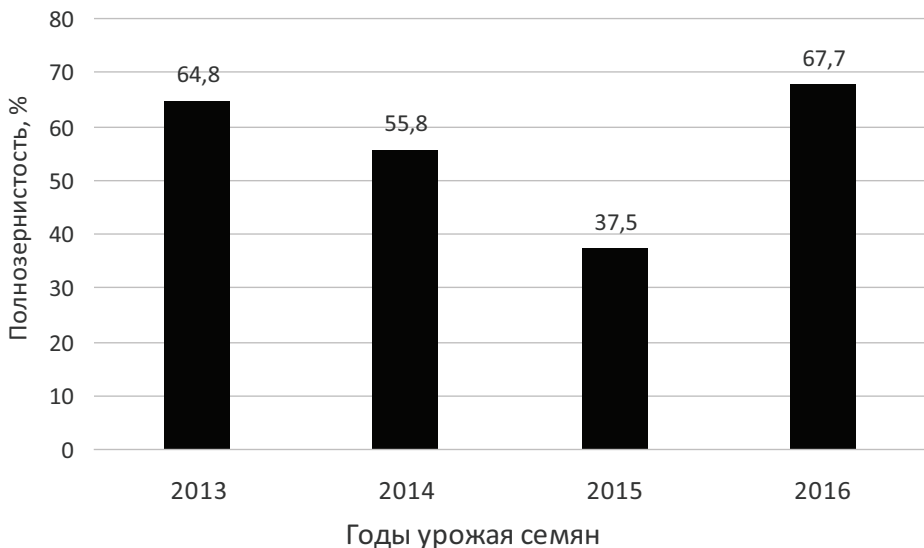


Рис. 12. Полнозерность семян кедра сибирского урожаяв 2013–2016 гг.

ле 3.1.2 – она составила 64,8% (при этом на пустые семена приходилось 16,7%). В последующие два года полнозернистость последовательно уменьшалась – до 55,8% в 2014 г. (пустых семян было 22,5%) и 37,5% в 2015 г. (пустых семян – 36,4%). Но в 2016 г. полнозернистость была вновь достаточно высокой – 67,7% (пустых семян – 19,7%).

Попарные сравнение по критерию χ^2 показывают, что семена урожаев 2013 и 2016 гг. статистически не отличаются друг от друга по полнозернистости ($\chi^2 = 3,59$). Однако те и другие значительно превышают в этом отношении семена 2014 г. ($\chi^2 = 13,13^{***}$ и $23,35^{***}$) и особенно 2015 г. ($\chi^2 = 126,73^{***}$ и $156,26^{***}$). Семена урожая 2015 г. – наихудшие по полнозернистости (например, при сравнении даже с 2014 г. χ^2 составляет $56,85^{***}$).

Полнозернистость семян у кедра сибирского при интродукции, как правило, лежит в пределах 20–69% (иногда до 87%) [Орлов, Тарабрин, 1960; Игнатенко, 1972, 1988; Брынцев, 1990; Чернов, Митрофанов, 2008; Храмова, 2009б; Титов, 2010; Хамитова, 2012; Карасев и др., 2015]. В природных популяциях и искусственных посадках в Сибири и на северо-востоке европейской части России показатель варьирует от 45 до 100% [Луганский, 1962; Щербакова, 1963; Игнатенко, 1972; Мамаев, 1973; Ирошников, 1964, 1974; Непомилуева, 1974; Ларин, 1980; Ларин, Филиппов, 1980; Воробьев, 1983; Авров, 1990; Горошкевич, Хуторной, 1996; Матвеева, Буторова, 2000; Кузнецова, 2001, 2003б; Филимохин, 2009; Земляной и др., 2010; Ревин, 2010; Pravdin, Irishnikov, 1982], на Урале – 69–92% [Луганский, 1962; Мамаев, 1973]. В ряде источников отмечается изменение величины показателя в разные годы, обусловленное метеорологическими факторами [Орехоплодовые..., 1978; Кедровые леса..., 1985; Кузнецова, 2003б; Храмова, 2009а; Васильева, 2011]. Наиболее типичен все-же интервал примерно в 60–90%. Из приведенного обзора также видно, что полнозернистость семян у кедра сибирского в пределах природного ареала в целом выше, чем в условиях интродукции.

Таким образом, полнозернистость семян кедра сибирского в районе наших исследований (как и масса семян) в отдельные годы достигает более или менее типичных значений, причем показатель не остается неизменным год от года.

3.2.2. Лабораторная и грунтовая всхожесть семян

Всхожесть семян является основным показателем их качества [Некрасов, 1973]. Семена кедра сибирского не способны прорасти без специальной предварительной подготовки – естественной (при подзимнем посеве) или искусственной холодной стратификации при тех или иных условиях [Лоскутов, Поликарпов, 1965; Крылов и др., 1983; Николаева, Разумова, 1985; Янгутов, Дроздов, 1989].

Лабораторную и грунтовую всхожесть семян определяли в течение 3 лет по образцам, собранным на участке лесных культур Уфимский-1. В первый год исследований (2014 г., семена урожая 2013 г.) эксперименты были нацелены в том числе на оценку различных вариантов посева и длительности предпосевной стратификации. Результаты представлены в таблице 6. Визуальный анализ данных показывает, что лабораторная всхожесть является наибольшей в варианте с 4-месячной стратификацией семян – 46% (рис. 13, см. цв. вкл.), чуть меньшей (42,5%) – после 5-месячной

Всхожесть семян кедра сибирского в 2014 г. (урожай 2013 г.)

Вариант посева	Повторность	Всхожесть, %		
		на 7-й день*	на 20-й день	на 45-й день
<i>Лабораторная</i>				
После 5-месячной стратификации	1	4,0	34,0	43,0
	2	6,0	13,0	27,0
	3	6,0	26,0	38,0
	4	5,0	42,0	62,0
<i>В среднем</i>	–	5,3	28,7	42,5
После 4-месячной стратификации	1	7,0	48,0	61,0
	2	2,0	27,0	43,0
	3	3,0	38,0	46,0
	4	2,0	18,0	34,0
<i>В среднем</i>	–	3,5	32,8	46,0
После 3-месячной стратификации	1	2,0	19,0	34,0
	2	1,0	2,0	4,0
	3	1,0	2,0	4,0
	4	1,0	9,0	12,0
<i>В среднем</i>	–	1,3	8,0	13,5
<i>Грунтовая</i>				
Подзимний посев	1	49,0	64,0	66,0
	2	52,0	66,0	69,0
	3	37,0	65,0	68,0
	4	45,0	65,0	70,0
<i>В среднем</i>	–	45,8	65,0	68,3
После 5-месячной стратификации	1	3,0	39,0	56,0
	2	2,0	8,0	22,0
	3	4,0	48,0	58,0
	4	5,0	26,0	37,0
<i>В среднем</i>	–	3,5	30,3	43,2

Примечание. * Энергия прорастания.

стратификации, низкой (всего 13,5%) – после 3-месячной. Энергия прорастания семян в лабораторном посеве во всех случаях оценивается как низкая (1,3–5,3%).

Наивысшая всхожесть отмечена при подзимнем грунтовом посеве (см. табл. 6, рис. 13, см. цв. вкл.). Семена в этом варианте продемонстрировали высокую энергию прорастания – на 7-й день после снятия укрытия из еловых веток проросло в среднем 45,8% семян, на 20-й день грунтовая всхожесть составила 65%, на 45-й день – 68,3%.

Однофакторный дисперсионный анализ свидетельствует о том, что фактор варианта посева (лабораторный и грунтовый) достоверно влияет на энергию прорастания ($F = 10,43^{**}$) и всхожесть семян на 20-й и 45-й дни проращивания ($F = 8,76^{**}$ и $6,49^{*}$ соответственно). Другими словами, эти показатели в условиях лаборатории и открытого грунта существенно различаются. Энергия прорастания семян в лабораторном посеве значительно ниже, чем в грунтовом (при сравнении лучших показателей в том и другом варианте посева $\chi^2 = 353,89^{***}$). То же касается и всхожести семян.

По результатам дисперсионного анализа фактор варианта стратификации также является статистически достоверным. Для трех вариантов стратификации в условиях лабораторного посева значения F-критерия следующие: $F = 7,06^*$ по энергии прорастания, $F = 5,46^*$ и $7,05^*$ по всхожести на 20-й и 45-й дни соответственно. Дополнительные попарные сравнения по критерию χ^2 показывают, что энергия прорастания семян в лабораторном посеве после 5 месяцев стратификации достоверно выше, чем после 3-месячной стратификации ($\chi^2 = 16,16^{***}$); различия других вариантов по энергии прорастания статистически недостоверны.

Лабораторная всхожесть после 4- и 5-месячной стратификации на 20-й день проращивания достоверно выше, чем после 3-месячной ($\chi^2 = 84,92^{***}$ и $59,92^{***}$ соответственно); аналогичная картина выявляется и на 45-й день проращивания ($\chi^2 = 85,05^{***}$ и $69,86^{***}$ соответственно). Между вариантами 4-х и 5-ти месяцев стратификации различия по лабораторной всхожести статистически недостоверны ($\chi^2 = 2,58$). В целом же, 4-месячная стратификация для оценки лабораторной всхожести более предпочтительна, поскольку требует меньших затрат времени.

Для двух вариантов стратификации семян при грунтовом посеве (естественная «подзимняя» стратификация и предварительная искусственная 5-месячная стратификация) дисперсионный анализ выявил следующие значения F-критерия: по энергии прорастания $F = 162,59^{***}$, по грунтовой всхожести семян на 20-й день $F = 15,98^{**}$, на 45-й день $F = 8,53^*$. Эти результаты подтверждают и расчеты критерия χ^2 . Итак, наилучшие показатели энергии прорастания и всхожести семян кедрового сибирского в условиях интродукции в Башкирском Предуралье выявлены при использовании подзимнего грунтового посева.

Приведем некоторые литературные данные по всхожести семян кедрового сибирского. В условиях интродукции в Вологодской области лабораторная (техническая) всхожесть семян кедрового сибирского после их флотации и стратификации не превышает 18–37% [Хамитова, 2012; Хамитов, 2013а, 2015; Хамитов, Хамитова, 2015], в Нижегородской области техническая всхожесть стратифицированных семян при весеннем посеве также невелика – 19–30%, хотя в некоторых пунктах сбора она выше [Храмова, 2009б]. В естественном ареале лабораторная всхожесть достигает 60–80% (иногда до 95%), энергия прорастания – 31–60% [Крылов и др., 1983; Кедровые леса..., 1985; Матвеева, Буторова, 2001].

Грунтовая всхожесть семян интродуцированного кедрового сибирского при подзимнем посеве бывает достаточно высокой – до 72%, в отдельных случаях – до 92% [Лукин, 1970; Игнатенко, 1972, 1988; Андреев, 1977]. Семена, заготовленные в пределах естественного ареала вида, при подзимнем посеве дают грунтовую всхожесть порядка 82–95%, иногда, например, на молодых плантациях она меньше – 45–59% [Лоскутов, Поликарпов, 1965; Хохрин, 1966; Крылов и др., 1983; Кедровые леса..., 1985; Крылов, Шмонов, 1985; Агеев, 2010; Пинаева, Данченко, 2009; Братилова и др., 2013]. В целом, эти значения превышают показатели лабораторной всхожести, следовательно, осенний посев обеспечивает сравнительно больший выход всходов.

Грунтовая всхожесть после стратификации семян при интродукции в Ярославской области равняется 56%, в Псковской – 56–72%, Ленинградской – 44–76%, Архангельской – 17–58%, Московской – до 80%; Могилевской области Белоруссии – 48% [Орлов, Тарабрин, 1960; Игнатенко, 1988; Дроздов, 1992], Марий Эл – 40% [Карасев и др., 2015], в Вологодской области – 35–45% [Андропова, Корчагов, 2015], Челябинской

области (всхожесть полнозернистых семян) – до 90% [Подгорбунских, Кожевников, 1992]. В пределах природного ареала кедра сибирского грунтовая всхожесть при различных способах предпосевной подготовки семян составляет 19–90%, обычно – 50–80%, энергия прорастания – около 30–50%, иногда до 82% [Лоскутов, Поликарпов, 1965; Хохрин, 1966; Крылов и др., 1983; Матвеева, Буторова, 2001; Пинаева, Данченко, 2009; Агеев, 2010; Велисевич и др., 2011; Бендер и др., 2012; Братилова и др., 2013].

Сравнивая полученные нами результаты в наилучших по эффективности вариантах опыта (энергия прорастания от 4 до 46%, лабораторная и грунтовая всхожесть от 46 до 68%) с материалами проведенного литературного обзора, можно резюмировать, что они соответствуют средним показателям качества семян. Вместе с тем, в условиях Башкирского Предуралья семена не уступают по всхожести другим пунктам интродукции кедра сибирского в европейской части России.

Обратим также внимание на следующее обстоятельство. Установленный нами максимальный показатель грунтовой всхожести (68%) оказался более высоким, чем оценки полнозернистости (65%) и доброкачественности (54%), выявленные нами ранее для этой же партии семян (см. раздел 3.1.2). Однако, это противоречие объяснимо. Известно [Хохрин, 1966; Некрасова, 1972; Новоселова, 2003], что в процессе многомесячной стратификации кедровых семян-орешков происходит постепенный рост зародыша, вследствие чего зародыши, занимающие половину и менее длины эмбрионального канала (семена с такими зародышами относят к недоброкачественным), могут «доразвиваться» до нормы. Более того, некоторые семена с недостаточно сформированным эндоспермом (они не попадают в категорию полнозернистых), вероятно, также способны постепенно прорасти после длительной стратификации в благоприятных условиях.

В 2015–2016 гг. в экспериментах по оценке всхожести семян были использованы 2 варианта посева, оказавшиеся наиболее предпочтительными по итогам 2014 г.: подзимний грунтовой посев и лабораторный посев после 4-месячной стратификации (табл. 7, рис. 14, прил. 11 и 12). По данным дисперсионного анализа всхожесть и энергия прорастания семян достоверно меняются в разные годы ($F = 52,61^{***}$ для всхожести и $5,94^*$ для энергии прорастания). Эти показатели также значительно различаются в условиях лабораторного и грунтового посевов ($F = 5,41^*$ и $9,31^{**}$), что подтверждает результаты 2014 г.

В целом, лабораторная всхожесть семян в 2015 г. (35%) и особенно в 2016 г. (4,8%) оказалась существенно ниже, чем в 2014 г. (46%). То же касается и грунтовой всхожести – в 2015–2016 гг. она составила 10,8–23,8% против 68,3% в 2014 г. Энергия прорастания семян в последние два года также существенно уступала таковой в первый год исследования. Таким образом, наилучшим по качеству семян был урожай 2013 г., наихудшим – 2015 г. Это в целом согласуется с погодичными оценками полнозернистости, а также массы 1000 семян, представленными выше. В литературе также отмечается, что показатели качества семян кедра сибирского (в первую очередь их всхожесть) испытывают колебания по годам, зависят от погодных условий, ухудшаются в неблагоприятной экологической обстановке [Лукин, 1970; Орехоплодовые..., 1978; Кузнецова, 2003б; Храмова, 2009б; Васильева, 2011; Велисевич, 2013].

Нами установлена также достоверная разница во всхожести и энергии прорастания между свежесобранными семенами и хранившимися при комнатной температуре в течение

Всхожесть и энергия прорастания семян в 2014–2016 гг.

Год определения всхожести (год урожая семян)	Лабораторный посев*		Грунтовый посев**	
	Всхожесть	Энергия прорастания	Всхожесть	Энергия прорастания
2014 (семена урожая 2013 г.)	46,0	3,5	68,3	45,8
2015 (семена урожая 2014 г.)	35,0	2,5	23,8	8,8
2015 (семена урожая 2013 г. после 1 года хранения)	30,3	2,0	26,0	7,3
2016 (семена урожая 2015 г.)	4,8	1,3	10,8	5,0
2016 (семена урожая 2013 г. после двух лет хранения)	5,2	0	5,3	0

Примечание. * Лабораторный посев после 4-месячной стратификации; ** Подзимний грунтовый посев.

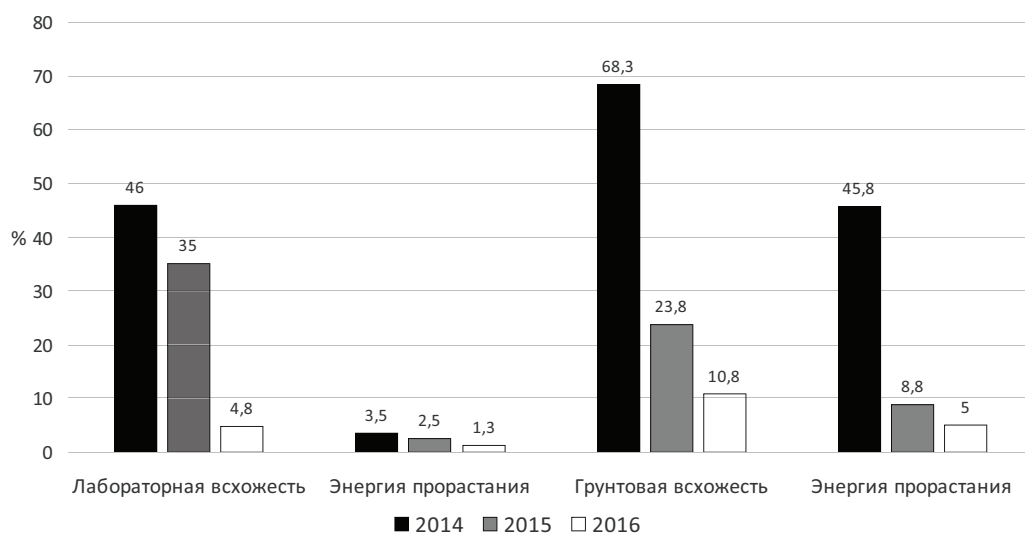


Рис. 14. Лабораторная и грунтовая всхожесть, энергия прорастания семян в 2014–2016 гг. (урожаи семян 2013–2015 гг.)

ние одного года ($F = 27,07^{***}$ и $5,89^*$ соответственно) и двух лет ($F = 49,77^{***}$ и $4,25^*$). После года хранения всхожесть семян кедрового сибирского снижается в 1,5–3 раза, после двух лет – в 6–9 раз (см. табл. 7). Об этом сообщают и литературные источники [Лоскутов, Поликарпов, 1965; Матвеева, Шенмайер, 2013]. Следовательно, в условиях интродукции для посева следует использовать свежесобранные семена кедрового сибирского, либо хранить их в специальных условиях.

Таким образом, семена кедрового сибирского разных лет урожая существенно различаются между собой по всхожести и энергии прорастания. Наивысшие значения

всхожести (68,3%) и энергии прорастания (45,8%) отмечены в 2014 г. при подзимнем грунтовом посеве семян урожая 2013 г. Лабораторная всхожесть является наибольшей в варианте с 4-месячной холодной стратификацией (до 30–46%), энергия прорастания при этом низкая (до 3,5–5,3%). Установленные максимальные значения лабораторной и грунтовой всхожести в целом соответствует средним показателям качества семян, известным для естественных насаждений и культур кедра сибирского в пределах природного ареала вида. Вместе с тем, семена местной репродукции урожая 2013 г. не уступают по всхожести семенному материалу из других интродукционных пунктов европейской части России. Способность вида формировать полноценные семена того или иного уровня качества свидетельствует об адаптивном потенциале кедра сибирского в условиях интродукции в Башкирском Предуралье.

Глава 4

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЕДРА СИБИРСКОГО ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

4.1. Рост и развитие растений на начальных этапах онтогенеза (ювенильные и имматурные растения)

4.1.1. Однолетние растения (всходы)

На протяжении вегетационного сезона 2014 г. подробно изучался рост всходов, полученных из семян урожая 2013 г. Изменение внешнего вида растений с момента прорастания до возраста 45 дней (через каждые 5–7 дней) демонстрирует рисунок 15.

Уже спустя неделю после появления всходов были зафиксированы различия в росте и развитии проростков между лабораторными посевами (в малых кюветах с песком), находящимися в условиях комнатного освещения, с одной стороны, и грунтовыми

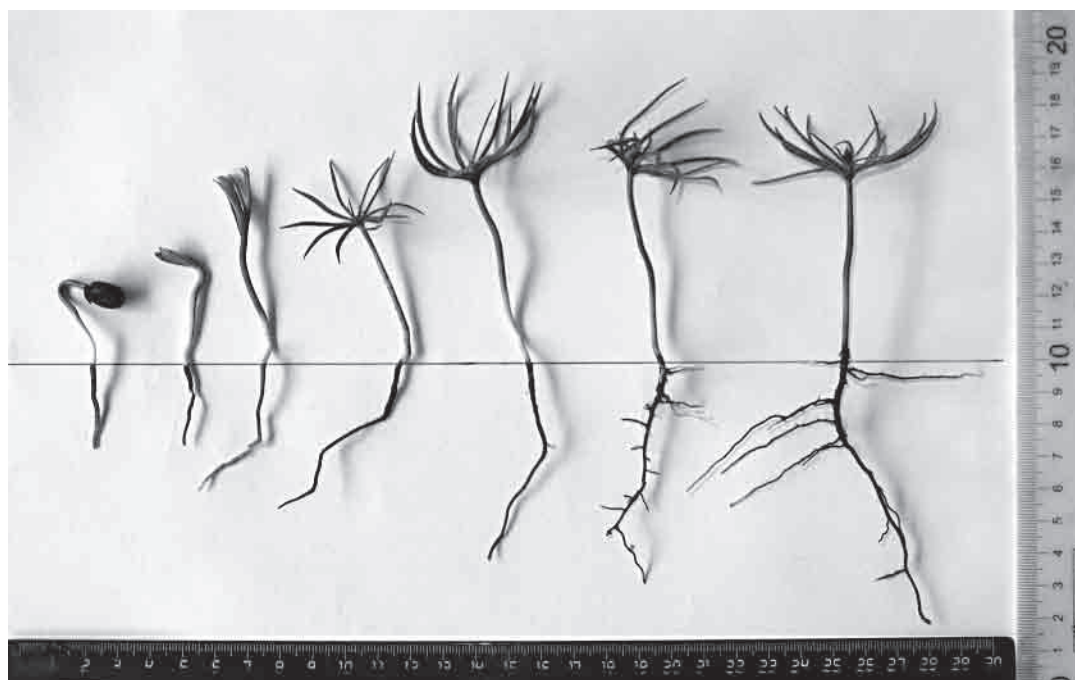


Рис. 15. Проростки кедр сибирского (до возраста 45 дней)

посевами (в больших кюветах с почвенным субстратом), располагающимися на открытом воздухе, с другой стороны. В связи с этим, измерения всходов (на возраст 20 и 45 дней, 3 и 5 месяцев) для этих двух вариантов посева проводили отдельно. Следует напомнить (см. раздел 2.3), что в возрасте 45 дней все «лабораторные» всходы были пересажены в кюветы с почвенной смесью и выставлены на открытый воздух рядом с грунтовыми. Таким образом, с рубежа 45 дней и те, и другие находились в сходных условиях, тем не менее, первые по-прежнему именовались «лабораторными» или «выращенными в лабораторном посеве».

Полученные результаты представлены в приложениях 13, 14 и 15. При лабораторном посеве всходы на промежутке от 20 до 45 дней увеличивают свою высоту почти на 3,5 см и достигают высоты 7,6 см. За последующие 45 дней (к возрасту трех месяцев) прирост составляет не более 1 см, после чего до конца вегетации (на возраст 5 месяцев) лабораторные всходы практически не растут. Аналогичное положение дел выявляется и в отношении диаметра стебля и длины ювенильной хвои.

В течение вегетации происходит рост корня в длину, сопровождающийся увеличением числа боковых корней, а также их длины (в отличие от роста в высоту, рост корневой системы продолжается существенно дольше). На 3-м месяце формируется терминальная почка (в ряде случаев, и дополнительные верхушечные почки), закладываются брахибласты (в 15% случаев), а на некоторых из них появляется настоящая хвоя (длиной всего 1,2 см). К концу вегетации доля всходов с брахибластами достигает 41,7%, возрастает также число брахибластов, приходящихся на один всход (длина хвои брахибластов увеличивается почти до 2 см).

В конце вегетации были определены также показатели роста и развития сеянцев, появившихся в лабораторном посеве на 30–45 дней позже основной массы всходов («поздние всходы»; см. прил. 13). Показано, что поздно взошедшие растения заметно отстают по всем морфометрическим параметрам от «лабораторных» сеянцев, сформировавшихся из семян с более высокой энергией прорастания. В дальнейшем, эта группа «отставших в развитии» всходов в сравнительном плане исследовалась также в 2- и 3-летнем возрасте.

При грунтовом посеве растения, как видно из полученных данных (прил. 14 и 15), начиная с возраста 20 дней растут в высоту гораздо медленнее «лабораторных» всходов (4,47 см в возрасте 45 дней против 7,64 см в лабораторном посеве); в дальнейшем их высота, хоть и медленно, но увеличивается и к концу вегетации составляет 5,11 см (что существенно меньше, чем у сеянцев, выращенных в лабораторном посеве; $t = 17,07^{***}$). Уступают «грунтовые» всходы «лабораторным» также по длине эпикотила («вторичного» прироста), числу верхушечных почек, доле растений, сформировавших брахибласты (28,3% против 41,7%), а также по числу брахибластов.

Вместе с тем, при меньшей скорости роста в высоту «грунтовые» сеянцы формируют к концу сезона существенно более толстый стебель (2,1 против 1,8 мм; $t = 5,58^{***}$), чем «лабораторные». Кроме того, они отличаются большей длиной семядолей, ювенильной хвои и хвои брахибластов, более крупными терминальными почками. Однако наиболее существенным отличием позитивного плана является более мощное развитие корневой системы у сеянцев грунтового посева (например, длина бокового корня у них достигает к концу вегетации 13,1 см против 3,6 см в лабораторном посеве; $t = 8,66^{***}$). Доля растений, сформировавших корни III порядка

(см. прил. 13 и 14), также выше – 100% против 56,7% в лабораторном посеве. Необходимо еще отметить, что среди грунтовых всходов зафиксирован один (0,3%), сформировавшийся уже на первом году жизни боковой побег (длиной 4 мм).

Итак, всходы кедров сибирского при лабораторном посеве к концу вегетации превосходят по высоте и некоторым другим параметрам сеянцы грунтового посева. С другой стороны, последние характеризуются значительно лучшим развитием корневой системы, а также более толстыми стеблями, сравнительно более крупными почками и хвоей. Поздно взшедшие проростки к концу вегетации уступают по всем показателям дружно взшедшим всходам, но характеризуются большей изменчивостью.

Выше речь шла о посевах 2014 г. В посевах семян 2015 и 2016 годов (урожаи семян 2014 и 2015 гг. соответственно) определялись только важнейшие показатели роста: высота и диаметр стебля однолетних сеянцев, а также доля сеянцев, сформировавших брахибласты (табл. 8; в таблицу для сравнения включены также данные за 2014 г.). Размеры сеянцев лабораторного посева, а также доля сеянцев, сформировавших брахибласты, в 2015 и 2016 г. оказались существенно ниже, чем в 2014 г. (различия по t-критерию и критерию χ^2 достоверны на высоком уровне значимости). Однако в грунтовом посеве сложилась несколько иная картина: в 2015–2016 гг. высота сеянцев, была больше, чем в 2014 г. Уровень изменчивости признаков за три года наблюдений довольно сходен.

Таким образом, в условиях интродукции в Башкирском Предуралье сеянцы, выращенные в лабораторном посеве (и пересаженные в условия открытого грунта в возрасте 45 дней) к концу вегетации, т.е. фактически в 1-летнем возрасте, имеют среднюю высоту 7,3–8,8 см, диаметр стебля – 1,7–1,9 мм; в 7–42% случаев уже на первом году

Таблица 8

Морфологические показатели 1-летних сеянцев кедров сибирского в условиях открытого грунта в 2014–2016 гг.

Признак	2014 / CV, %	2015 / CV, %	2016 / CV, %
<i>Сеянцы, выращенные в лабораторном посеве</i>			
Длина стебля, см	8,78±0,201 (а*) 19,0	7,51±0,299 (б) 21,8	7,33±0,425 (б) 22,5
Диаметр стебля, мм	1,92±0,028 (а) 8,2	1,70±0,029 (б) 9,5	1,65±0,034 (б) 7,9
Доля всходов, сформировавших брахибласты, %	41,7 (а)	28,3 (б)	6,7 (в)
<i>Сеянцы, выращенные в грунтовом посеве</i>			
Длина стебля, см	5,11±0,076 (а) 11,4	5,98±0,109 (б) 10,0	5,77±0,181 (б) 17,2
Диаметр стебля, мм	2,08±0,041 (а) 10,9	2,09±0,038 (а) 9,9	1,72±0,032 (б) 10,2
Доля всходов, сформировавших брахибласты, %	28,3 (а)	13,3 (б)	26,7 (а)

Примечание. * Здесь и в некоторых таблицах далее численные значения, не имеющие одних и тех же букв в круглых скобках (а, б, в), статистически достоверно различаются между собой хотя бы на 5%-м уровне значимости (по t-критерию для морфометрических признаков, по критерию χ^2 – для доли всходов).

жизни они формируют брахибласты. Высота однолетних сеянцев грунтового посева (5,1–6,0 см) и доля сеянцев с брахибластами (13–23%) – сравнительно меньше, а диаметр стебля (1,7–2,1 мм) – больше, чем в лабораторном посеве. Параметры однолетних сеянцев, выращенных из семян урожаяв разных лет, в той или иной степени различаются.

Литературных сведений по росту и развитию молодых растений кедра сибирского в ювенильный и виргинильный периоды онтогенеза в условиях интродукции по сравнению с природным ареалом немного. Сразу отметим, что в источниках практически всегда речь идет о растениях, выращенных в экспериментальных грунтовых посевах или в питомниках. Согласно данным для Архангельской, Нижегородской, Ленинградской, Московской, Вологодской и некоторых других областей, Республики Марий Эл [Орлов, Тарабрина, 1960; Андронов, 1972; Виноградова, 1983; Коженкова, 1987; Брынцев, Храмова, 2011; Еремин и др., 2014; Хамитов, 2015; Брынцев, Коженкова, 2016] в условиях интродукции высота 1-летних сеянцев (с учетом различий по годам выращивания и местам сбора семян) лежит в интервале 3–7 см, диаметр стебля – 1,2–2,2 мм, количество семядолей – 9–12 шт., длина семядолей – 2,4–3,7 см.

Литература, в которой характеризуется развитие однолетних растений, выращенных из семян, собранных в пределах природного ареала кедра сибирского, многочисленна. Обзор некоторых важнейших источников, а также публикаций последних лет демонстрирует следующие показатели [Васильченко, 1960; Луганский, 1962; Ширская, 1964; Матвеева, Буторова, 2000, 2001; Николаева и др., 2008; Данченко, Бех, 2010; Васильева, 2011; Велисевич и др., 2011; Бендер и др., 2012; Васильева, Горошкевич, 2012; Братилова и др., 2013; Бобринев, Пак, 2013; Пастухова, 2016]: высота 1-леток – 4–5 (2,7–6,6) см, длина подсемядольного колена, или гипокотилия – 2–5 см, длина нового прироста, или эпикотилия – 3,3–6 (8) мм, диаметр стебля – 1,3–2,1 мм, число семядолей – 8–11 (6–15), длина семядолей 2,4–3,8 см, длина первичной хвои – 8–12 мм, количество верхушечных почек 1–2 (5) шт., длина терминальной почки – 4,7–6,1 (10) мм, длина корневой системы – 5,7–10,0 (19,6) см, число боковых корней – 8–10 (19) шт. Отметим опять же, что практически во всех случаях речь идет о сеянцах, выращенных в грунтовых посевах.

Сравнение показывает, что в нашем случае значения большинства морфометрических признаков лежат в указываемых в литературе пределах. Исключение составляют высота и длина гипокотилия «лабораторных» всходов – они превышают «норму». В литературе имеется также указание на то, что ранние всходы по своим морфометрическим показателям превосходят поздно взошедшие [Матвеева, Буторова, 2000] – это согласуется с нашими результатами. В целом можно сказать, что 1-летние сеянцы, выращенные нами из семян местной репродукции, характеризуются типичными показателями роста и развития.

4.1.2. Двухлетние ювенильные растения

Осенью 2015 г. охарактеризованы морфологические показатели 2-летних сеянцев, выращенных из семян 2013 г. Анализ полученных данных показывает (прил. 16), что на 2-й год жизни по параметрам роста в высоту «грунтовые» сеянцы

по-прежнему уступают «лабораторным». Так, длина стебля первых составляет в среднем 7,9 см, вторых – 9,7 см ($t = 9,35^{***}$). По диаметру стебля, как и в возрасте одного года, картина носит обратный характер: стебель «грунтовых сеянцев» несколько толще (3,2 мм), чем «лабораторных» (2,5 мм; $t = 7,56^{***}$). Однако, по годичному приросту в высоту «грунтовые» сеянцы начинают опережать «лабораторные» (2,67 см против 1,02 см; $t = 16,67^{***}$), а сеянцы лабораторного посева по развитию корневой системы начинают приближаться к сеянцам грунтового посева. Существенные различия в пользу «грунтовых» сеянцев остаются только по длине боковых корней (16,0 см против 11,3 см у «лабораторных»; $t = 3,43^{**}$).

На втором году жизни у всех сеянцев кедров сибирского наблюдается развитие брахибластов. Часть сеянцев формирует 1–3 боковых побега, что маркирует начало перехода растений в имматурное возрастное состояние. К концу вегетации боковые побеги развиваются у 37% сеянцев грунтового посева и у 23% – лабораторного. У «грунтовых» сеянцев-двухлеток в 100% случаев формируются боковые корни IV порядка, у «лабораторных» – в 77%. Группа «поздно взошедших сеянцев» в 2-летнем возрасте в большинстве случаев по-прежнему уступает двум остальным группам по росту и развитию (см. прил. 16).

В дополнение к рассмотренным выше показателям роста и развития 2-летних сеянцев в 2015 г. (выращенным из семян урожая 2013 г.) в таблице 9 приведены в сравнительном плане данные за 2016 г. – по двухлеткам, выращенным из семян урожая 2014 г. Как видно, 2-летние сеянцы 2016 года, как «лабораторные», так и «грунтовые», значительно уступают таковым 2015 года. Исключение составляет только доля «грунтовых» сеянцев, сформировавших боковые побеги (в т.ч. несущих по 1, 2 или 3 побега): она одинакова как в 2015 г., так и в 2016 г. (33–37%). У сеянцев, выращенных в лабораторном посеве, в 2016 г. боковые побеги сформировались лишь в 5% случаев (причем не более 1 побега на сеянец) против 23% в 2015 г. ($\chi^2 = 68,21^{***}$).

Таблица 9

Морфологические показатели 2-летних сеянцев кедров сибирского в условиях открытого грунта в 2015 и 2016 гг.

Признак	2015 / CV, %	2016 / CV, %
<i>Сеянцы, выращенные в лабораторном посеве</i>		
Высота сеянца, см	9,72±0,207 (a) 11,9	7,99±0,161 (б) 11,0
Диаметр стебля, мм	2,53±0,058 (a) 12,9	1,84±0,049 (б) 14,5
Доля сеянцев с боковыми побегами (в т.ч. с 1, 2 и 3 побегами), %	22,8 (a) (18,7; 3,3; 0,8)	4,6 (б) (4,6; 0; 0)
<i>Сеянцы, выращенные в грунтовом посеве</i>		
Высота сеянца, см	7,85±0,199 (a) 13,9	6,97±0,176 (б) 13,8
Диаметр стебля, мм	3,15±0,058 (a) 10,1	2,81±0,083 (б) 16,2
Доля сеянцев с боковыми побегами (в т.ч. с 1, 2 и 3 побегами), %	36,9 (a) (31,5; 3,4; 2,0)	33,1 (a) (29,0; 3,4; 0,7)

По имеющимся немногочисленным источникам (те же регионы, что и по 1-леткам, см. выше, а также Мурманская область) [Орлов, Тарабрин, 1960; Виноградова, 1983; Коженкова, 1987; Казаков, 1993; Брынцев, Храмова, 2011; Брынцев, Коженкова, 2016] в условиях интродукции высота 2-летних сеянцев составляет 4,9–9,2 см, прирост второго года – до 2 см, диаметр стебля – 1,7–2,3 мм, число верхушечных почек – в среднем 1,5 шт. В пределах природного ареала морфометрические параметры двухлеток следующие [Трофимова, 1955; Ширская, 1964; Ларин, 1980; Матвеева, Буторова, 2000, 2001; Данченко, Кабанова, 2007; Орешенко, 2009; Данченко, Бех, 2010; Васильева, 2011; Бобринев, Пак, 2013; Братилова и др., 2013]: высота – 4,6–9,2 см, прирост второго года – 0,6–2,9 см, диаметр стволика – 1,5–3,5 мм, число верхушечных почек – 1–5, длина терминальной почки – 4–9,5 мм, число брахибластов – 5–12 шт., длина хвои брахибластов – 3,8–8,5 см, в единичных случаях формируются боковые побеги (по параметрам корневой системы как в природном ареале, так и при интродукции данных мы не нашли). Как и в случае с 1-летними сеянцами, полученные нами показатели двухлеток в целом соответствуют параметрам, известным в литературе.

Таким образом, в районе наших исследований показатели роста и развития 2-летних сеянцев, как и в случае с однолетками, типичны для своего возраста. В этом плане имеют место некоторые различия по годам выращивания, что, вероятно, связано с качеством семян урожаев разных лет, а также с метеорологическими условиями различных вегетационных сезонов.

4.1.3. Трехлетние растения (переход из ювенильного возрастного состояния в имматурное)

Поскольку доля растений, сформировавшихся боковые побеги, во всех случаях не превышает 50% (см. выше), двухлетние сеянцы кедра сибирского, как и однолетки, в целом относятся к ювенильному возрастному состоянию. Но уже на третьем году жизни, как будет видно далее, в связи с массовым развитием боковых побегов, кедр сибирский вступает в имматурное возрастное состояние. Показатели роста и развития 3-летних сеянцев (выращенных из семян урожая 2013 г.), установленные в 2016 г., представлены в приложении 17 (изображения растений см. на рис. 16 в цв. вкл.).

Нет необходимости подробно анализировать полученные материалы. Основные особенности роста трех опытных групп растений («лабораторных», «поздно взшедших лабораторных» и грунтовых») в целом остаются аналогичными тем, что мы видели в 1- и 2-летнем возрасте. Обратим внимание на некоторые важные моменты. Как видно, сеянцы грунтового посева по росту в высоту в этом возрасте практически «догоняют» лабораторные ($t = 1,30$), сохраняя прежнее лидерство по диаметру стебля ($t = 2,78^{**}$). Более того, они превосходят остальные группы по подавляющему большинству других показателей. Различия между грунтовыми и лабораторными сеянцами по развитию корневой системы, которые были сильными на первом году жизни, но несколько уменьшились на втором году, к третьему году вновь возросли (см. прил. 17): корневая система у грунтовых трехлеток сформирована лучше, чем у лабораторных. Указанные особенности роста сеянцев в первые три года жизни наглядно, в т.ч. в графическом виде, демонстрируют приложения 18 и 19.

Около 36% грунтовых сеянцев в 3-летнем возрасте формирует боковые корни V порядка и 100% – выраженную микоризу на корнях: в этом отношении грунтовые сеянцы достоверно превосходят лабораторные (см. прил. 17). Вместе с тем, по доле сеянцев, сформировавших боковые побеги, эти две группы растений близки (65–69%), хотя среднее число боковых побегов и их длина у «грунтовых» сеянцев больше.

Что касается изменчивости сеянцев (см. прил. 16 и 17, а также табл. 9), то по большинству морфометрических признаков она не выходит за пределы 20% по коэффициенту вариации (уровень изменчивости от низкого до среднего). Следовательно, растения достаточно однородны по своим размерным характеристикам как в лабораторном, так и грунтовом посевах. Сравнительно большей вариабельностью выделяются размеры терминальных почек, длина хвои брахибластов и длина боковых корней, а также «счетные» признаки (число верхушечных почек и, особенно, среднее число брахибластов), т.е. сеянцы значительно различаются между собой в этом плане. Можно также заметить, что по сравнению как с «нормальными лабораторными», так и «грунтовыми» сеянцами, поздно взошедшие сеянцы в большинстве случаев более изменчивы (уровень изменчивости до повышенного), что говорит о значительной дифференциации их по показателям роста и развития.

В литературных источниках (Карелия, Татария, Белоруссия, а также те регионы, по которым мы приводили сведения по 1–2-леткам, исключая Мурманскую область, см. выше), как и в нашей работе отмечается [Трофимова, 1955; Ширская, 1964; Матвеева, Буторова, 2000; Николаева и др., 2008; Еремин и др., 2014], что в трехлетнем возрасте начинается или продолжается формирование боковых побегов, что маркирует собой завершение ювенильного и начало имматурного возрастного состояния. В различных районах интродукции высота сеянцев-трехлеток составляет обычно 6,5–10 (до 20) см, годичный прирост в высоту – 2,5–3 см, диаметр стебля – 2,5–2,9 (3,5) мм, среднее число верхушечных почек – 1,8 шт., длина корневой системы – 9–15 см [Костерин, 1958; Орлов, Тарабрин, 1960; Андреев, 1967; Алимбек, 1972; Федорук, 1972; Брынцев, Храмова, 2011; Хамитов, 2013б, 2015; Еремин и др., 2014; Брынцев, Коженкова, 2016]. В пределах природного ареала показатели роста несколько выше: высота – 8,7–13,6 см, текущий прирост – 1,6–3,6 см, диаметр стебля – 2,9–4,1 мм, число боковых побегов – 1–3 шт., число почек – 1–4 шт., длина терминальной почки – 6,0–9,7 мм, длина хвои – 5,1–8,0 см, длина корневой системы – 18,6–21,8 см [Ларин, 1980; Матвеева, Буторова, 2000, 2001; Данченко, Кабанова, 2007; Орешенко, 2009; Пинаева, Данченко, 2009; Данченко, Бех, 2010; Бобринев, Пак, 2013; Братилова и др., 2013; Соколова, 2014]. Можно заметить, что по ряду ростовых параметров растения, выращиваемые из семян в природном ареале кедров сибирского (как 3-летки, так и 1–2-летки, см. выше), несколько превышают сеянцы аналогичного возраста в условиях интродукции.

Как и в случае с 1–2-летними сеянцами, параметры выращенных нами трехлеток, как грунтовых, так «лабораторных», в целом соответствуют таковым в других регионах (они даже несколько больше, чем в некоторых интродукционных пунктах).

В оптимальных условиях в возрасте трех лет посадочный материал кедров сибирского достигает стандартного размера [Крылов и др., 1983; Матвеева, Буторова, 2001]. Немногочисленные сведения по 1–3-летним сеянцам, выращенным в лабораторных посевах (а также в условиях теплицы) [Матвеева, Буторова, 2001; Данченко, Кабанова, 2007; Данченко, Бех, 2010], либо не сообщают о каких-нибудь морфометрических

различиях между «лабораторными» и «грунтовыми» сеянцами одного и того же возраста, либо указывают на увеличение высоты и уменьшение диаметра стебля первых по сравнению со вторыми. Например, 3-летние «тепличные» сеянцы имели высоту 9,7–11,3 см и диаметр стебля 2,2 мм, а выращенные в открытом грунте – 8,4–10,3 см и 2,9 мм соответственно [Матвеева, Буторова, 2001; Данченко, Кабанова, 2007]. Это подтверждает наши данные о характере различий между растениями лабораторных и грунтовых посевов, полученные на протяжении трех лет.

Несмотря на определенную морфологическую специфику двух основных групп сеянцев, можно полагать, что лабораторные сеянцы, «пережившие» двукратную пересадку (в возрасте 45 дней и 1 года) и, следовательно, испытывавшие большее стрессовое воздействие, растут и развиваются вполне удовлетворительно. Группа поздно взошедших сеянцев и на третий год жизни продолжает отставать в развитии от остальных групп, причем здесь по-прежнему имеет место более высокий уровень изменчивости.

4.1.4. Шестилетние саженцы (имматурное возрастное состояние)

В 2016 г. изучены также показатели роста и развития саженцев 6-летнего возраста, полученных весной 2015 г. из Свердловской области и высаженных в грунт (см. раздел 2.2). Таким образом, рост растений на протяжении 2015–2016 гг. происходил в условиях Башкирского Предуралья. В кратком виде полученные данные приведены в таблице 10, в подробном – в приложении 20 (см. также рис. 17).

Средняя высота растений достигает почти 27 см (это в 2,5 раза больше, чем у грунтовых сеянцев в 3-летнем возрасте), следовательно, среднемноголетний прирост составляет 4,5 см в год. Средний прирост за последние 3 года равняется 5,1 см, т.е. саженцы в последние годы росли несколько интенсивнее, чем в первые годы жизни (правда, средний прирост за 2016 г. был равен всего 2,7 см, что, очевидно, связано с засушливыми и жаркими условиями вегетации 2016 г., зато средний прирост в 2015 г. достиг 8,1 см). Диаметр стебля составил в среднем 7,5 мм (на 4 мм больше по сравнению с «грунтовыми» 3-летками), среднемноголетний прирост – 1,3 мм

Таблица 10

Параметры роста 6-летних саженцев кедра сибирского

Признак	Среднее	Минимум	Максимум	CV, %
Высота, см	26,69±1,316	22,3	31,0	14,8
Среднемноголетний прирост по высоте, см/год	4,54±0,234	3,72	5,17	14,8
Средний прирост за последние 3 года, см/год	5,05±0,398	4,43	5,80	21,4
Диаметр стебля, мм	7,48±0,225	6,8	8,6	9,0
Среднемноголетний прирост по диаметру, мм/год	1,25±0,032	1,13	1,43	9,0
Число боковых побегов, шт.	4,78±0,662	2	7	41,6
Усредненная длина боковых побегов, см	5,13±0,456	3,26	6,83	26,7
Длина корневой системы, см	24,32±0,749	22,9	27,0	6,9



Рис. 17. 6-летний саженец кедра сибирского в питомнике

в год. Интересно, что параметры корневой системы при сравнении с 3-летними сеянцами возрастают не так сильно, как показатели надземной части: возможно, это объясняется предыдущим трехлетним ростом саженцев в ограниченном пространстве контейнеров.

Некоторые другие показатели 6-летнего кедра сибирского следующие (см. прил. 20): длина хвои брахибластов составляет 7,4 см (у трехлеток 6,3 см), общее число брахибластов – 43,9 шт. (против 16,7 шт.), среднее число и длина боковых побегов – 4,8 шт. и 5,1 см (против 1,6 шт. и 2,1 см), число верхушечных почек – 2,8 шт. (против 2,1 шт.). А вот по размерам терминальных почек различий в 3- и 6-летнем возрасте не наблюдается.

Обратимся к литературным сведениям (по Марий Эл, Татарии, Карелии, Московской, Нижегородской, Псковской, Мурманской, Челябинской областям) [Алибек, 1972; Неверов, 1972; Андреев, 1977; Брынцев, 1990; Казаков, 1993; Чернов, Митрофанов, 2008; Брынцев, Храмова, 2013; Карасев и др., 2015; Воробьев, Хамитов, 2015; Брынцев, Коженкова, 2016]: в возрасте шести лет в условиях интродукции высота саженцев составляет обычно 15–32 (37,5) см, текущий прирост – 3,7–6,3 (2,8–13,3) см, диаметр стволика 4–8,9 мм, длина корневой системы (у 5-леток) – 23,3 см. В условиях природного ареала параметры 6-летних растений более значительные [Ширская, 1964; Ларин, 1980; Матвеева, Буторова, 2000; Соколова и др.,

2012; Пастухова, 2015]: высота достигает 21,0–42,6 см, текущий прирост – 4,2–6,5 (14,8) см, диаметр стволика – 4,0–6,8 мм, число боковых побегов – 2,7–6 (9) шт., длина хвои – 4,6–8,4 (10,5) см, число почек – 3–6 шт., длина почки – до 12 мм (данных по корневой системе в источниках не найдено).

Таким образом, в возрасте 6 лет саженцы кедр сибирского в районе наших исследований характеризуются в целом типичными показателями роста и развития – они совпадают с таковыми в других районах интродукции и несколько уступают параметрам 6-леток в природном ареале (занимая нижнюю зону типичного интервала).

4.2. Возраст вступления кедр сибирского в генеративный период развития при интродукции

Охарактеризуем возраст завершения виргинильного периода и вступления кедр сибирского в репродуктивную фазу развития. Данный раздел начнем с обзора литературных сведений. В источниках обычно отмечается срок первого «плодоношения» (формирования макростробилов и зрелых шишек), хотя начало генеративной фазы может фиксироваться и по первому пылению (образованию первых микростробилов).

В условиях интродукции в Липецкой, Московской, Вологодской, Нижегородской областях, Белоруссии, Карелии начало «плодоношения» (семеношения) для свободно растущих деревьев чаще всего отмечают в возрасте 19–24 (27) лет [Петров, 1961, 1972; Андреев, 1967; Напалков, Мустафина, 1968; Шкутко, 1970; Деревья и кустарники, 1971; Крестьяшин, 1972; Храмова, 2009б]. Для Ленинградской области указывается и более ранний возраст – 10–12 лет [Игнатенко, 1972]. В интродукционных лесных культурах (Московская область, Белоруссия) возраст больше – 27–30 лет и более того [Шкутко, 1970; Воробьев, 1981; Брынцев, 1990]. В лучших экологических условиях южной тайги в пределах природного ареала в редких лесных культурах и на плантациях «плодоношение» (с образованием единичных шишек) также начинается с 18–27, иногда с 10–15 лет, в низкополнотных естественных насаждениях – с 35–40 лет [Соловьев, 1955а; Петров, 1961; Крылов и др., 1983; Велисевич, Петрова, 2006; Матвеева и др., 2006а, 2011б, 2014; Данченко, Бех, 2010; Дебков, 2014; Матвеева, Буторова, 2014].

Полученные нами данные, а также материалы карточек учета растений, имеющиеся в Ботаническом саду-институте УНЦ РАН, позволяют определить продолжительность прегенеративного периода и, соответственно, возраст вступления деревьев кедр сибирского в генеративный период развития в условиях г. Уфы. В целом, эти данные (в т.ч. по кедру корейскому и сосне обыкновенной) сведены в таблице 11. На интродукционном участке 23-летнего возраста «Ботанический сад-плантация», включающем 25 растений, первое развитие макростробилов и формирование озими у отдельных экземпляров, согласно карточкам учета, было отмечено в 2010 г. на 17-м году жизни, первые зрелые шишки зафиксированы в 2011 г., т.е. в возрасте 18 лет. В 2014 г. (в возрасте 20 лет) 18 экземпляров из 25 (72%) сформировали макростробилы.

Мужское «цветение» на объекте впервые наблюдалось нами в 2015 г. (на 21-м году жизни растений): пыление имело место у двух экземпляров (8% от общего числа

**Возраст вступления кедров сибирского в генеративный период развития
(в сравнении с кедром корейским и сосной обыкновенной)**

Объект	Год посева (год начала жизни)	Биологический возраст на 2016 г.	Первое мужское «цветение» (пыление)		Первое женское «цветение»		Первое формирование зрелых шишек	
			Год	Возраст	Год	Возраст	Год	Возраст
Ботанический сад-плантация	1994	23	2015	21	2010	17	2011	18
Ботанический сад-биограмма	1979	38	В 2000–2005 гг. в возрасте 21–26 лет					
Группа кедров корейского	1981	36	2008	27	2012	31	2013	32
Экземпляр сосны обыкновенной	2006	11	2016	11	–	–	–	–

деревьев). В этом же году отдельные экземпляры сформировали зрелые шишки из озоми прошлого года (сохранившиеся до середины лета), а также макростробилы и озомь текущего года. В 2016 г. также сформировались как единичные зрелые шишки, так и молодые (76% деревьев). Пыление в 2016 г. отмечено у единственного дерева, причем оно не входило в число тех двух, что «пылили» в предыдущем году. У двух деревьев из 25 мы не наблюдали в 2014–2016 гг. ни мужского, ни женского «цветения»: это позволяет предполагать, что некоторая часть деревьев на плантации до сих пор находится в виргинильном возрастном состоянии.

В биограмме деревьев 38-летнего возраста (см. табл. 11) два экземпляра, согласно данным карточек учета, вступили в генеративный период в 2000–2005 гг., т.е. в возрасте 21–26 лет: имело место как мужское «цветение», так и женское, однако, точных данных за указанные годы нет. Для сравнения укажем на возраст наступления генеративного периода у кедров корейского (4 экз.), растущего в Уфимском ботаническом саду вблизи биограммы 38-летнего кедров сибирского и имеющего сходный возраст (36 лет). В первый раз кедр корейский, по учетным данным, «запылил» в 2008 г. – на 27-м году жизни, а первые макростробилы и зрелые шишки сформировал в 2012–2013 гг. в возрасте 31–32 лет. Один молодой экземпляр сосны обыкновенной, растущий в «самосевной» биограмме сосны, впервые «зацвел» в 2016 г. в возрасте 11 лет.

Особо следует подчеркнуть, что приведенные материалы по генеративному возрасту кедров сибирского относятся к отдельно стоящим деревьям, а не к сомкнутым насаждениям (лесным культурам). Каких-либо конкретных сведений по возрасту вступления культур кедров сибирского в период генеративного развития нам найти не удалось. По опросу работников лесного хозяйства в Башкирском Предуралье и на Южном Урале некоторые участки лесных культур 1950–1960-х годов закладки начали «плодоносить» порядка 15–20 лет тому назад (т.е. во второй половине 1990-х годов в возрасте примерно 35–40 лет). Подтверждением этому служат сведения Р.Г. Ситдикова [1997, с. 111] о том, что некоторые участки кедров 1960-х годов закладки (речь идет о культурах в Белорецком, Салаватском, Стерлитамакском и Уфимском

районах РБ) в 1990-х годах «вступили в фазу репродукции». Однако, «плодоношение» кедр сибирского в лесных культурах на протяжении 2000-х годов характеризуется опрашиваемыми как нерегулярное и в большинстве случаев слабое.

Относительно 110-летних культур кедр сибирского на Южном Урале («наш» участок Белорецкий-2) ранее сообщалось [Кучеров, Федорако, 1968], что к 1934–1935 гг., т.е. к возрасту культур, равному 28–29 годам (при биологическом возрасте в 31–32 года), здесь уже наблюдалось плодоношение. По нашему мнению, сравнительно раннее начало «плодоношения» здесь действительно могло иметь место благодаря относительно невысокой густоте посадки растений на участке (см. раздел 6.1.3).

Таким образом, на интродукционных участках в г. Уфе кедр сибирский вступил в генеративный период развития в возрасте 17–26 лет – на 6–15 лет позже сосны обыкновенной и на 6–14 лет раньше кедр корейского. В возрасте 21–23 лет 8% деревьев не формируют ни пыльники, ни шишки и пока что остаются в виргинильном возрастном состоянии. Приблизительный возраст начала «плодоношения» кедр сибирского в лесных культурах при интродукции в Башкирском Предуралье и на Южном Урале – около 30–40 лет. Эти данные в целом соответствуют информации, предоставляемой литературными источниками (см. выше).

4.3. Габитуальные показатели виргинильных и молодых генеративных растений

Изучение габитуальных параметров деревьев (в т.ч. таксационных показателей деревьев и насаждений) позволяет оценить характер роста интродуцированных растений в новых условиях и сравнить полученные данные с другими регионами. Морфометрические параметры растений на интродукционном участке «Ботанический сад-плантация» (биологический возраст на конец 2016 г. – 23 года) представлены в таблице 12 (см. также рис. 18). Средняя высота деревьев составляет 2,35 м; средне-многолетний прирост по высоте, соответственно, исчисляется в 10,2 см в год. Текущий прирост по высоте (за 2016 г.) равняется 26,7 см, средний прирост за последние 3 года – 25,6 см в год, а на 2013 г. (в возрасте 20 лет) – 7,9 см в год. Следовательно, за последние годы рост растений в высоту стал гораздо более интенсивным по сравнению с первыми годами жизни (в 3,2 раза). Это подтверждает известную закономерность, что кедр сибирский в первые 10–15–20 лет растет медленно, а затем скорость роста значительно усиливается [Таланцев, 1981; Янгутов, Дроздов, 1989; Братилова, Калинин, 2012].

Отметим, что имеет место значительный разброс значений по каждому параметру (уровень изменчивости признаков – средний и повышенный; $CV = 17,4–26,0\%$); например, высота деревьев в 23-летнем возрасте варьирует от 1,5 до 3,2 м (см. табл. 12).

Средний диаметр ствола на участке составляет 2,78 см, среднемноголетний прирост – 1,2 мм в год. В 20-летнем возрасте (в 2013 г.) диаметр равнялся 1,52 см, то есть за последние 3 года увеличился на 1,3 см (средний прирост за эти 3 года составил 4,3 мм в год, а среднемноголетний прирост на 2013 г. – всего 0,8 мм в год). Таким

Габитуальные параметры деревьев кедра сибирского виргинильного и молодого генеративного возраста (20–23 года)

Признак	Значение			CV, %
	Среднее	Минимум	Максимум	
Высота на 2016 г. (в возрасте 23 лет), м	2,35±0,082	1,50	3,21	17,4
Среднегололетний прирост по высоте на 2016 г., см	10,2±0,36	6,5	14,0	17,5
Текущий прирост по высоте, см	26,7±1,39	15,0	43,0	26,0
Средний прирост по высоте за последние 3 года, см	25,6±1,05	16,8	36,3	20,5
Высота на 2013 г. (в возрасте 20 лет), м	1,59±0,065	0,99	2,22	20,6
Среднегололетний прирост по высоте на 2013 г., см	7,9±0,32	4,4	11,1	20,7
Диаметр ствола на 2016 г., см	2,78±0,182	1,4	4,9	32,7
Среднегололетний прирост по диаметру на 2016 г., мм	1,21±0,0079	0,59	2,13	32,6
Средний прирост по диаметру за последние 3 года, мм	4,25±0,270	1,50	7,33	31,7
Диаметр ствола на 2013 г., см	1,52±0,136	0,7	3,2	44,8
Среднегололетний прирост по диаметру на 2013 г., мм	0,76±0,068	0,38	1,58	44,7
Ширина кроны, м	1,68±0,040	1,19	2,03	11,9
Высота до кроны, см	6,3±0,86	1	15	68,6
Число боковых ветвей, шт.	34,4±1,42	23	52	20,7



Рис. 18. Габитус 23-летних (слева) и 38-летних (справа) деревьев

образом, скорость роста деревьев по диаметру, как и в случае с высотой, в последние годы существенно возрастает (в 5,4 раза). Изменчивость диаметра и прироста по диаметру – высокая и очень высокая ($CV = 32,6–44,8\%$): так, диаметр стволика варьирует от 1,4 до 4,9 см.

Средняя ширина кроны деревьев на возраст 23 года составляет 1,7 м, высота до кроны – всего 6,3 см (кроны низкоопущенные, почти достигают поверхности земли), число крупных боковых ветвей в кроне (побегов II порядка) – 34,4 шт.

Если сравнить показатели роста растений в Уфимском ботаническом саду с имеющимися литературными данными, то оказывается, что кедр сибирский в нашем случае растет несколько медленнее. Так, в условиях интродукции (Липецкая, Вологодская области, Татария, Белоруссия) при свободном стоянии деревьев средняя высота их в возрасте 20–25 лет составляет от 2 до 3–4 м (средний прирост 10–16 см в год), диаметр ствола – около 5–10 см (2,5–4 мм в год) [Вехов, 1952; Шкутко, 1970; Каталог коллекции..., 2011; Хамитов, 2015]. В Республике Коми высота «садового» кедр 20-летнего возраста равняется 3 м (15 см в год), диаметр кроны – 1 м [Ларин, Филиппов, 1980]. В природном ареале в плантационных культурах Красноярского края в возрасте 23 лет средняя высота деревьев составляет 2,9–3,7 м (прирост 13–16 см в год), диаметр ствола 4,3–4,8 (7,6) см (1,9–2,1 мм в год), диаметр кроны 1,5–2,2 м [Филимохин, 2009; Матвеева и др., 2006а; Матвеева, Буторова, 2014]. В Свердловской области 23-летние деревья, растущие на открытом месте, имеют высоту 1,3–2,3 м (6–10 см в год), диаметр ствола – 2,6–2,8 см (1,1–1,2 мм в год) [Хохрин, 1966]. В географических культурах кедр в Красноярском крае высота в этом возрасте достигает 3,5–4 м (15–17 см в год), диаметр ствола – 4,7–8,1 см (2,0–3,5 мм в год) [Кузнецова, 2007а]. На орехоплодной плантации в Томской области 25-летние деревья имеют высоту 4,5 м (18 см в год) [Велисевич, Петрова, 2006].

Относительное снижение габитуальных параметров виргинильных и молодых генеративных растений кедр сибирского в г. Уфе частично может быть связано с сильной уплотненностью почв на территории ботанического сада [Яппаров и др., 1990].

В таблице 13 охарактеризованы такие габитуальные показатели как форма и густота кроны, форма (прямызна) ствола, имеющие важное значение при оценке декоративных качеств древесных растений. Интродукционный участок «Ботанический сад-плантация» общей площадью 0,0702 га, на котором произрастает 25 растений кедр сибирского, заложен в шахматном порядке (см. раздел 2.2) с шириной междурядий 5,4 м и шагом посадки в ряду – 6,5 м. Таким образом, густота посадки растений на участке – низкая (в пересчете на 1 га – 413 шт.). В 23-летнем возрасте при таком плантационном выращивании преобладающими формами кроны у кедр сибирского являются яйцевидная и широкояйцевидная – на их долю суммарно приходится 76% общего состава.

Большинство деревьев имеют густую и среднюю по густоте крону (в совокупности 88%). По форме ствола преобладают слабо- и средне-искривленные деревья (80%); деревьев с прямыми стволами насчитывается всего 8%. Значительное представительство в той или иной степени искривленных стволиков у большей части деревьев на участке связано с перевершиниванием («сменой лидера») [Бех, 1989; Братилова, Шамова, 2014], происходившем в разные годы (см. раздел 8.2). В целом ряде случаев (32%) деревья формируют ствол и крону по типу «двойчаток» и «трой-

Качественные (непараметрические) показатели габитуса деревьев кедра сибирского виргинильного и молодого генеративного возраста (23 года), %

Форма кроны				
Яйцевидная	Широко- яйцевидная	Узко- яйцевидная	Конусовидная	Овальная
44,0	32,0	16,0	4,0	4,0
Густота кроны				
Густая	Средняя по густоте		Редкая	
48,0	40,0		12,0	
Форма ствола				
Прямой ствол	Слабо- искривленный	Средне- искривленный	Сильно- искривленный	
8,0	44,0	36,0	12,0	

Примечание. Количество деревьев на участке – 25.

чаток» (2–3 стволика в кроне). Эти экземпляры одновременно выделяются и более густой кроной; декоративность при этом не снижается, а скорее возрастает.

4.4. Габитуальные показатели деревьев генеративного возраста

Участок «Ботанический сад-биогруппа». На интродукционном участке «Ботанический сад-биогруппа» (возраст деревьев на 2016 г. – 38 лет), габитуальные показатели существенно выше (табл. 14), чем на 23-летней плантации (см. рис. 18). Средняя высота деревьев составляет 5,5 м (максимальная 6,4 м), средний диаметр ствола – 9,9 см (максимальный – 12,5 см), ширина кроны – 2,8 м (максимум 3,6 м). Среднемноголетний прирост по высоте равняется 14,7 см в год, по диаметру – 2,6 мм в год. Средний прирост за последние 3 года составил по высоте 38,3 см в год, по диаметру – 4,9 мм. Эти значения выше, чем у 23-летних деревьев за три последних года роста (26,7 см и 4,3 мм соответственно; см. раздел 4.3). В сравнительном плане особенности прироста 38-летних и 23-летних деревьев демонстрирует рисунок 19.

Таким образом, при свободном стоянии деревьев к концу четвертого десятилетия жизни рост продолжает усиливаться, особенно в высоту. Расстояние же от земли до кроны по-прежнему остается небольшим (13 см в среднем). Коэффициенты вариации признаков более или менее сходны с тем, что мы имели у 23-летних деревьев.

В условиях интродукции (г. Москва, Московская, Липецкая, Ленинградская, Вологодская области, Украина, Белоруссия, Эстония, Карелия, Чувашия, Татария) для свободно растущих деревьев кедра сибирского в возрасте 35–40 лет мы находим в литературе следующие показатели роста: высота колеблется от 4 до 9 (10,4) м при среднемноголетнем годичном приросте в 10–22 (26) см, диаметр ствола – от 10 до 17,5 (21) см (2,8–4,4 мм в год), ширина кроны – 2,8–4,5 м [Гиргидов, 1955; Лукин, 1970; Шкутко, 1970; Алимбек, 1972; Петров, 1972; Соколов, 1972; Атрохин и др.,

**Габитуальные параметры деревьев кедров сибирского на участке
«Ботанический сад-биограмма»**

Признак	Значение			CV, %
	Среднее	Минимум	Максимум	
Высота на 2016 г. (в возрасте 38 лет), м	5,50±0,687	4,2	6,4	21,6
Среднеголетний прирост по высоте на 2016 г., см	14,7±1,81	10,9	16,8	21,7
Средний прирост по высоте за последние 3 года, см	38,3±2,89	33,3	43,3	13,1
Высота на 2013 г. (в возрасте 35 лет), м	4,35±0,77	2,9	5,4	30,6
Среднеголетний прирост по высоте на 2013 г., см	12,4±2,21	8,1	15,4	30,7
Диаметр ствола на 2016 г., см	9,93±1,867	6,3	12,5	32,6
Среднеголетний прирост по диаметру на 2016 г., мм	2,61±0,490	1,7	3,3	32,5
Средний прирост по диаметру за последние 3 года, мм	4,89±0,616	3,7	5,7	21,8
Диаметр ствола на 2013 г., см	8,47±2,017	4,6	11,4	41,3
Среднеголетний прирост по диаметру на 2013 г., мм	2,42±0,579	1,3	3,3	41,4
Ширина кроны, м	2,84±0,521	1,9	3,6	31,8
Высота до кроны, см	13,3±3,33	10	20	43,3

1982; Игнатенко 1988; Древесные растения Главного..., 2005; Семаев, 2010; Андропова, Корчагов, 2015].

В пределах естественного ареала на 36–37-летних плантациях в Красноярском крае средняя высота деревьев составляет 7,8–8,6 м (23 см в год), диаметр ствола – 15,8–25,3 см (4,3–7,0 мм в год), прирост центрального побега – 29–32 см, диаметр кроны – 4,1 м [Братилова и др., 2015; Матвеева и др., 2016]. В этом же регионе на постоянном лесосеменном участке кедров сибирского 37-летнего возраста высота деревьев достигает в среднем 12,2 м (33 см в год), диаметр ствола – 19,3–22,3 см (5,2–6,0 мм в год), диаметр кроны – 2,6–3,4 м [Уфимцева и др., 2011]. В плантационных культурах в зеленой зоне г. Красноярска в возрасте 39 лет высота деревьев лежит в пределах 5,5–7,1 м (14–18 см в год), текущий прирост достигает 33–37 см, диаметр ствола – 11,3–14,4 см (2,9–3,7 мм в год), диаметр кроны – 2,7–4,2 м [Братилова, Пастухова, 2004а; Матвеева и др., 2006а; Братилова, Калинин, 2012]. В нашем случае все показатели роста 38-летних деревьев ниже, чем в природном ареале вида, но более или менее соответствуют данным по другим районам интродукции.

Из трех 38-летних деревьев на участке «Ботанический сад-биограмма» два наиболее габаритных дерева характеризуются яйцевидными, густыми по плотности кронами и прямыми стволами (см. рис. 18), одно – узкояйцевидной кроной средней густоты со слабо-искривленным стволом. Интересно, что у последнего дерева, пострадавшего в середине 1990-х годов от срезки основного стволика, ширина и густота кроны не увеличились, как можно было ожидать. Изгиб стволика выражен слабо, следовательно, нарушение прямизны ствола вследствие «переворшинивания»

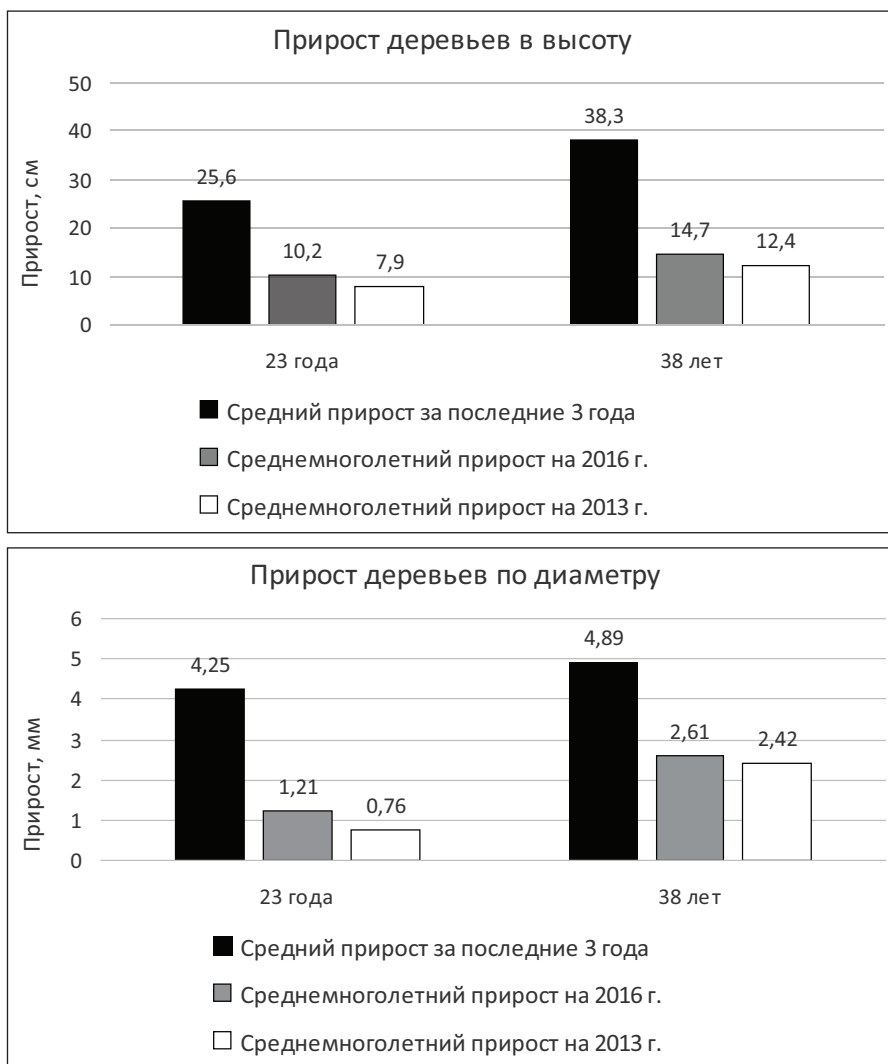


Рис. 19. Прирост деревьев 23- и 38-летнего возраста в высоту и по диаметру стволика

(которое, как мы видели на 23-летней плантации, выражается в разной степени искривления стволов) может постепенно «сглаживаться».

Участки «Санаторий “Зеленая роща”» и «Ботанический сад-аллея». Ростовые параметры 58-летних деревьев на интродукционном участке «Санаторий “Зеленая роща”» и 76-летних деревьев на участке «Ботанический сад-аллея» приведены в таблицах 15 и 16 соответственно (см. также рис. 20). На первом участке деревья расположены поодиночке или группами по 1–7 экземпляров (с расстоянием между деревьями от 2 до 9 м), на втором участке (в аллее Ботанического сада) расстояние между деревьями составляет 4–14 м (см. раздел 2.2).

Сравнение показывает, что у 76-летних деревьев в Ботаническом саду средние значения высоты (12,6 м) и диаметра ствола (31,3 см) лишь ненамного превосходят

Таблица 15

**Габитуальные параметры деревьев кедр сибирского на участке
«Санаторий “Зеленая роща”» (58 лет)**

Признак	Значение			CV, %
	Среднее	Минимум	Максимум	
Высота, м	11,56±0,310	5,9	15,5	17,8
Среднеголетний прирост по высоте, см	19,9±0,534	10,2	26,7	17,7
Диаметр ствола, см	25,67±0,804	13,2	40,0	20,8
Среднеголетний прирост по диаметру, мм	4,43±0,139	2,3	6,9	20,8
Ширина кроны, м	6,57±0,162	4,1	8,8	16,3
Высота до кроны, м	2,10±0,106	0,9	3,7	33,4

Таблица 16

**Габитуальные параметры деревьев кедр сибирского на участке
«Ботанический сад-аллея» (76 лет)**

Признак	Значение			CV, %
	Среднее	Минимум	Максимум	
Высота, м	12,59±0,336	10,4	13,6	8,0
Среднеголетний прирост по высоте, см	16,6±0,044	13,7	17,9	8,1
Диаметр ствола, см	31,34±2,074	17,5	43,5	27,5
Среднеголетний прирост по диаметру, мм	4,12±0,379	2,3	5,8	27,6
Ширина кроны, м	6,62±0,739	3,8	10,0	33,5
Высота до кроны, м	4,20±0,490	2,6	6,5	35,0

соответствующие показатели деревьев в «Зеленой роще», которые на 18 лет моложе (11,6 м и 25,7 см), хотя различия по t-критерию Стьюдента статистически достоверны ($t = 2,25^*$ и $2,54^*$ соответственно). Более того, максимальная высота отдельных деревьев 58-летнего возраста (15,5 м) заметно больше, чем 76-летних (13,6 м), диаметр же некоторых деревьев на первом участке (40 см) приближается к таковому на втором (43,5 см).

Если говорить о среднеголетних приростах в высоту и по диаметру ствола, то картина меняется (рис. 21, табл. 15 и 16). Более молодые деревья до сего времени росли в высоту со скоростью 19,9 см в год, по диаметру – 4,4 мм в год, более взрослые – 16,6 см и 4,1 мм в год (по последнему показателю различия статистически не значимы, по высоте же $t = 6,17^{***}$). Следовательно, на участке в «Зеленой роще» кедр сибирский растет в высоту сравнительно быстрее, чем в Ботаническом саду.

Деревья на обоих участках близки по ширине кроны. Более существенная разница выявляется по высоте ствола до кроны: у более взрослых деревьев она ровно в 2 раза больше (4,2 м против 2,1 м; $t = 4,19^{***}$). Деревья в санатории «Зеленая роща» более изменчивы по показателям высоты, но в меньшей степени разнообразны по диаметру ствола и радиальному приросту, а также по ширине кроны, чем в условиях Ботанического сада.

Согласно литературным источникам [Петров, 1961; Мамаев, Яценко, 1967; Лукин, 1970; Шкутко, 1970; Федорук, 1972; Андреев, 1977; Ларин, Филиппов,



Рис. 20. Габитус 58-летних (слева) и 76-летних (справа) деревьев

1980; Игнатенко, 1988], в различных регионах (Ленинградская, Липецкая, Курганская области, Белоруссия, Карелия, Чувашия, Удмуртия, Коми) габитуальные показатели деревьев, растущих группами или поодиночке, значительно различаются: высота варьирует от 6,5 до 16 (17) м (средний прирост 12–28 см в год), диаметр ствола – от 19 до 30 см (3,2–5,0 мм в год), диаметр кроны – от 4 до 8,5 м [Петров, 1961; Мамаев, Яценко, 1967; Лукин, 1970; Шкутко, 1970; Федорук, 1972; Андреев, 1977; Ларин, Филиппов, 1980; Игнатенко, 1988]. Данных по росту свободно размещенных деревьев этой возрастной группы для условий природного ареала, исключая Республику Коми [Ларин, Филиппов, 1980], мы не обнаружили. Сильный разброс показателей характерен и для возрастной группы в 70–80 лет (Орловская, Калужская, Архангельская, Псковская, Вологодская, Ярославская области, Белоруссия, Карелия, Чувашия, Коми): высота деревьев составляет 10–22,5 (8–25) м (13–30 см в год), диаметр ствола – 18–45 см (2,4–5,9 мм в год), ширина кроны – 4–9 м [Гиргидов, 1955; Лукин, 1970; Шкутко, 1970; Неверов, 1972; Федорук, 1972; Андреев, 1977; Ларин, 1980; Ларин, Филиппов, 1980; Игнатенко, 1988; Ипатов, 2006].

Сравнение с приведенными литературными данными свидетельствует о том, что 58–76-летние деревья кедра сибирского по своим габитуальным параметрам в целом соответствуют усредненным показателям деревьев свободного роста в других районах интродукции. В наибольшей степени это относится к группе 58-летних деревьев (на участке «Санаторий “Зеленая роща”»). Деревья 76-летнего возраста (участок «Ботанический сад-аллея») хорошо соответствуют имеющимся данным по диаметру

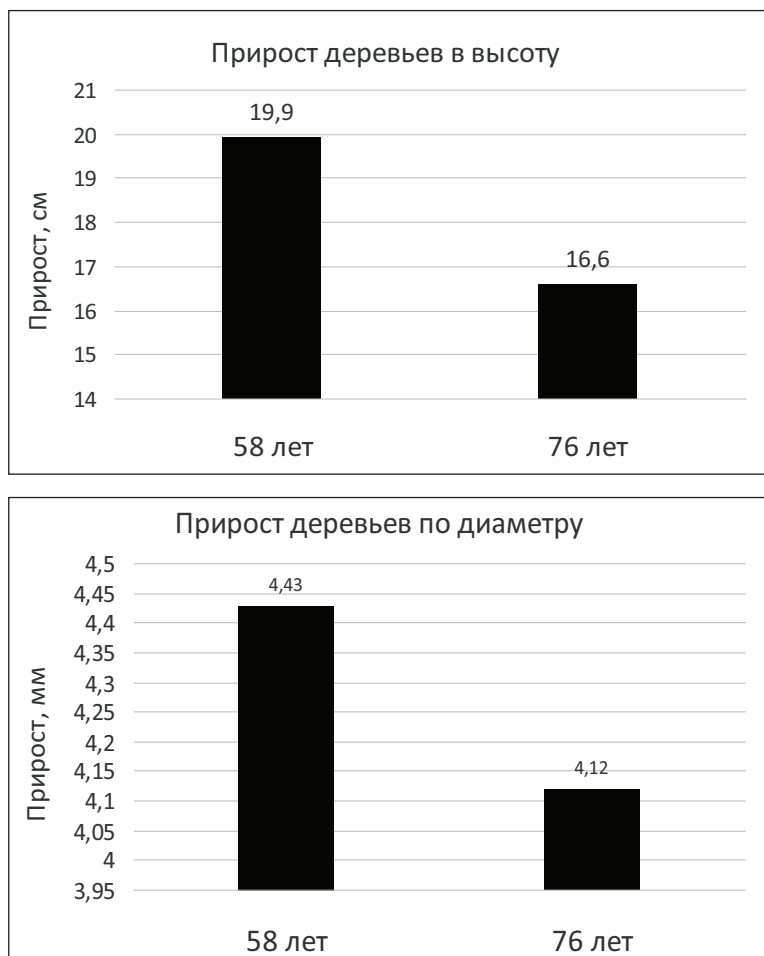


Рис. 21. Среднегодовой прирост 58- и 76-летних деревьев в высоту и по диаметру ствола

ствола и кроны, но уступают им по значениям высоты и среднегодового прироста в высоту. Наблюдаемое снижение показателей роста в высоту может быть связано как с переуплотнением почвы (о чем уже говорилось), так и с влиянием городских техногенных условий.

Рассмотрим другие габитуальные показатели деревьев 58- и 76-летнего возраста (см. рис. 20). Относительное сходство ростовых параметров на двух участках дает нам возможность охарактеризовать непараметрические показатели габитуса по объединенной выборке деревьев – «Санаторий “Зеленая роща”» плюс «Ботанический сад-аллея» (табл. 17). Можно видеть, что по форме кроны взрослые деревья более разнообразны, чем 23-летние (см. раздел 4.3) – в их числе выделяются дополнительно широко- и узкоконусовидные деревья. Преобладает же по-прежнему яйцевидная форма кроны (45%); доля широко- и узкояйцевидных форм снижается, а конусовидных, включая узкие и широкие, – значительно возрастает (в общей сложности до 30% против 4% у более молодых деревьев).

Качественные (непараметрические) показатели габитуса деревьев кедра сибирского генеративного возраста (58–76 лет), %

<i>Форма кроны</i>						
Яйцевидная	Широко-яйцевидная	Узко-яйцевидная	Конусовидная	Широко-конусовидная	Узко-конусовидная	Овальная
45,3	18,8	3,8	24,5	3,8	1,9	1,9
<i>Густота кроны</i>						
Густая		Средняя по густоте			Редкая	
52,8		32,1			15,1	
<i>Форма ствола</i>						
Прямой ствол	Слабо-искривленный		Средне-искривленный		Сильно-искривленный	
58,5	35,8		3,8		1,9	

Примечание. Общее количество деревьев на интродукционных участках «Санаторий “Зеленая роща”» и «Ботанический сад-аллея» – 53.

У более взрослых деревьев несколько увеличивается представительство густокронных особей (53% против 48% в группе 23-летних растений) и резко возрастает участие прямоствольных деревьев (59% против 8%). Следовательно, с возрастом, даже в условиях открытого стояния, в результате «вытягивания» и «утолщения» деревьев призмизна ствола кедра сибирского существенно улучшается.

4.5. Биоморфологические особенности побегов в кроне кедра сибирского

4.5.1. Побегов свободно растущих деревьев

Известно, что структурные побеги в кроне деревьев кедра сибирского по типу сексуализации и морфологическим признакам подразделяют на 3 группы – вегетативные (ростовые, аполовые), вегетативно-генеративные женского типа (женские) и вегетативно-генеративные побеги мужского типа (мужские); на двух последних происходит формирование соответственно женских и мужских стробилов [Некрасова, 1972; Воробьев, 1983; Воробьев и др., 1989]. Однако, в литературе мы не обнаружили подробных данных по морфологической специфике побегов разного типа.

В связи с этим, нами охарактеризованы отличительные биоморфологические особенности побегов различного типа по 9 признакам стебля, хвои и почек, а также по продолжительности жизни хвои. Побегов собраны на 4-х интродукционных участках кедра сибирского в г. Уфе (мужские побеги – только на участках «Санаторий “Зеленая роща”» и «Ботанический сад-аллея»; поскольку на двух других, более молодых участках, они отсутствовали в достаточном количестве; см. прил. 5). Образцы побегов, собранные на этих участках, по причине относительного габитуального сходства данных возрастных групп (см. раздел 4.4) и с целью увеличения объема выборки, были проанализированы совместно.

Таблица 18

**Биоморфологические показатели побегов различного типа у свободно растущих деревьев
кедра сибирского генеративного возраста**

Признак	Вегетативные побеги		Женские побеги		Мужские побеги	
	Среднее	CV, %	Среднее	CV, %	Среднее	CV, %
<i>Ботанический сад-аллея и санаторий «Зеленая роща» (59–76 лет)</i>						
Длина годичных приростов боковых ветвей за последние 4–5 лет, см	2,73±0,095 а	14,3	5,53±0,183 б	13,7	1,67±0,058 в	15,2
Число брахиластов на годичных приростах последних 3 лет, шт.	15,32±0,590 а	15,9	27,02±1,24 б	19,0	9,33±0,511 в	23,9
Число брахиластов на 1 см годовичного прироста последних 3 лет, шт.	5,75±0,239 а	17,2	4,91±0,175 б	14,7	5,62±0,329 а	25,5
Число боковых побегов на приростах последних 5 лет, шт.	3,01±0,383 а	52,7	3,18±0,312 а	40,5	–	–
Длина хвои, мм	107,92±2,752 а	10,5	117,48±3,464 б	12,2	101,72±3,154 а	17,8
Ширина хвои, мм	0,739±0,0101 а	5,6	0,858±0,0214 б	10,3	0,704±0,0194 а	12,0
Диаметр побега прироста последнего года, мм	4,11±0,149 а	15,0	4,92±0,137 б	11,5	3,68±0,073 в	8,7
Длина верхушечной почки, мм	10,65±0,535 а	20,7	12,20±0,523 б	17,2	9,71±0,478 в	21,5
Ширина верхушечной почки, мм	4,24±0,178 аб	17,3	4,62±0,204 б	17,7	3,67±0,183 а	21,6
Длина мужской «веточки», см	–	–	–	–	6,89±0,452 а	28,6
Продолжительность жизни хвои, лет	3,65±0,190 а	21,5	3,94±0,303 а	31,7	3,53±0,117 а	14,5

Примечание. Средние арифметические значения признаков у побегов разного типа, не имеющие одних и тех же букв (а, б, в) в знаменателе, статистически достоверно различаются между собой хотя бы на 5%-м уровне значимости.



Рис. 22. Побеги (ветви) кедра сибирского вегетативного (слева), мужского (в центре) и женского (справа) типов

Как видно из полученных данных (табл. 18, рис. 22), три типа побегов существенно различаются между собой по многим изученным показателям. Мужские побеги, которые обычно формируют небольшие веточки (длиной в среднем 6,7 см в нашем случае), характеризуются наименьшими значениями большинства морфологических признаков. Например, длина их годового прироста составляет всего 1,7 см (различия с вегетативными и женскими побегами высоко достоверны при $t = 9,55^{***}$ и $20,10^{**}$ соответственно). Как и следовало ожидать, мужские побеги при $t = 14,75^{***}$ и $13,19^{***}$ уступают остальным по абсолютному числу пучков хвои (брахибластов) на годовых приростах (ауксибластах), однако, по показателю относительного числа брахибластов (в пересчете на 1 см прироста) они сходны с вегетативными побегами и превышают ($t = 2,39^*$) женские. Хвоя на мужских побегах достоверно короче (на 16 мм, $t = 3,36^{**}$) и уже (на 0,15 мм, $t = 5,33^{***}$), чем на женских. Диаметр стебля и размеры почек также меньше, чем у побегов других типов. Однако, по продолжительности жизни хвои различия статистически не доказаны (хотя тенденция к некоторому снижению возраста хвои на мужских побегах, возможно, присутствует).

Женские побеги отличаются наиболее мощным развитием (см. табл. 18): их годовые приросты в среднем на 2,8 см длиннее приростов вегетативных побегов ($t = 13,59^{***}$), число брахибластов – на 11,7 шт. больше ($t = 8,50^{***}$), хвоя на 10 мм длиннее ($t = 2,29^*$) и на 0,12 мм шире ($t = 5,02^{***}$). То же касается размеров почек и диаметра побега. По числу боковых побегов на приростах последних 5 лет, а также по продолжительности жизни хвои различия статистически не достоверны, однако, во всех случаях, возможно, имеет место тенденция увеличения этих показателей у женских побегов.

По уровню изменчивости признаков (он средний и повышенный) вегетативные и женские побеги сходны. Мужские побеги более вариабельны по большинству признаков, исключая диаметр побега и продолжительность жизни хвои. Таким образом, морфометрические параметры мужских побегов отличаются, кроме всего прочего, большей степенью варьирования.

В приложении 21 представлены биоморфологические показатели вегетативных и женских побегов более молодых деревьев свободного стояния – на участках «Ботанический сад-плантация» (23 года) и «Ботанический сад-биограмма» (38 лет). Картина различий между вегетативными и женскими побегами в целом остается прежней. Вместе с тем, для большинства признаков со статистической достоверностью мы констатируем более значительные морфологические параметры, особенно, у 38-летних особей, по сравнению с деревьями старшего возраста (см. выше). Так, длина годичных приростов вегетативных побегов составляет здесь 5,4–8,1 см (что в 2–3 раза больше), женских – 9,0–15,7 см (в 1,6–2,8 раза больше). Во всех случаях сравнительно большей является и продолжительность жизни хвои. Одновременно с этим, изменчивость морфологических признаков побегов 23–38-летних деревьев по многим признакам выше, чем 58–76-летних.

Интересно, что большинство ветвей в кроне виргинильных и молодых генеративных растений 23- и 38-летнего возраста характеризуются «женским» фенотипическим обликом, хотя эти деревья лишь недавно вступили в генеративный возраст (см. раздел. 4.2). Вегетативные побеги присутствуют в небольшом количестве лишь в самой нижней части кроны и, скорее, являются морфологически промежуточными между вегетативными и «женскими» побегами. Возможно, в молодом возрасте формирование кроны у кедра сибирского идет за счет роста и развития побегов, которые изначально являются потенциально женскими, а типичные вегетативные (ростовые) развиваются позднее, способствуя нарастанию объема кроны. Отметим, что у взрослых деревьев (58 и 76 лет) в нижней трети кроны, откуда собирались образцы ветвей, встречаются не только вегетативные, но и женские побеги (а также мужские), хотя деревья «плодоносят» практически только в верхней, реже и в средней части кроны.

4.5.2. Побеги кедр сибирского в лесных культурах

Образцы ветвей вегетативного и женского типов были собраны на 14 участках лесных культур кедр сибирского в возрасте 44–66 и 110 лет в Башкирском Предурале и на Южном Урале (см. раздел 2.2). Данные, полученные на гораздо больших по объему выборках (см. прил. 5), чем на интродукционных участках в г. Уфе (см. предыдущий раздел), представлены в таблице 19. Рассмотрение этих данных свидетельствует о том, что основные отличительные особенности двух типов побегов, описанные на примере свободно растущих деревьев, имеют место и в условиях насаждений (т.е. при более плотном стоянии деревьев). Более того, статистическое сравнение выявляет достоверность различий даже в тех случаях, в которых мы усматривали лишь тенденцию. Так, выявляются достоверные различия между вегетативными и женскими побегами по числу боковых побегов на ветвях (1,5 и 2,8 шт. соответственно, $t = 8,51^{***}$), диаметру побега (3,4 и 4,3 мм, $t = 10,76^{***}$), продолжительности жизни хвои (3,85 и 4,04 лет, $t = 2,02^*$).

Таблица 19

Биоморфологические показатели побегов кедра сибирского в лесных культурах Башкирского Предуралья и Южного Урала

Признак	Вегетативные побеги		Вегетативно-генеративные побеги женского типа	
	Среднее	CV, %	Среднее	CV, %
Длина годичных приростов боковых ветвей за последние 4-5 лет, см	3,25±0,063***	27,1	5,66±0,096	25,4
Число брахибластов на годичных приростах последних 3 лет, шт.	15,58±0,258***	23,2	22,06±0,404	27,4
Число брахибластов хвои на 1 см годичного прироста последних 3 лет, шт.	5,59±0,110***	27,6	4,57±0,071	23,2
Число боковых побегов на приростах последних 5 лет, шт.	1,49±0,097***	90,9	2,80±0,119	63,4
Длина хвои, мм	115,09±0,999***	12,2	121,42±0,902	11,2
Ширина хвои, мм	0,905±0,0072**	11,2	0,940±0,0059	9,4
Диаметр побега прироста последнего года, мм	3,44±0,047***	19,1	4,32±0,067	23,0
Длина верхушечной почки, мм	9,17±0,167***	20,3	10,91±0,184	22,4
Ширина верхушечной почки, мм	3,39±0,058***	23,4	3,83±0,064	24,5
Продолжительность жизни хвои, лет	3,85±0,068*	24,8	4,04±0,065	24,1

Примечание. Средние арифметические значения признаков вегетативных и вегетативно-генеративных побегов различаются по t-критерию Стьюдента: * на 5%-ном, ** 1%-ном, *** 0,1%-ном уровнях значимости.

В целом можно заключить, что женские побеги, по сравнению с вегетативными, характеризуются большими ежегодными приростами в длину и толщину, повышенным числом брахибластов на годичных приростах и меньшим их количеством в пересчете на 1 см, большим числом отходящих боковых побегов III порядка, более крупными по длине и ширине верхушечными почками и хвоей. Хвоя на женских побегах живет несколько дольше, чем на вегетативных, хотя в общем разница не велика. Уровни изменчивости признаков тех и других побегов в целом сходны (см. табл. 19): в большинстве случаев они соответствуют повышенной вариабельности. Параметры хвои отличаются низкой изменчивостью, число боковых побегов, наоборот, очень высокой.

Сопоставим также биоморфологические параметры побегов кедров сибирского в лесных культурах (см. табл. 19) и при свободном росте (см. табл. 18). Статистически значимые различия обнаруживаются по ряду признаков. Так, в первом случае вегетативные побеги несколько длиннее ($t = 4,60^{***}$), но мало отличаются по абсолютному и относительному числу брахибластов. Диаметр побега двух типов, число побегов III порядка и размеры почек в лесных культурах существенно меньше, зато хвоя – длиннее и шире, чем у отдельно стоящих деревьев. При этом по продолжительности жизни хвои отличия между лесными культурами и городскими интродукционными участками несущественны.

Рассмотрим литературные сведения по морфологическим особенностям побегов разных типов у кедров сибирского (исключая старовозрастные деревья и насаждения). Как мы уже отмечали, информации в этом отношении в источниках мало. На Алтае, в Саянах, Западной Сибири длина годичных женских побегов варьирует от 3 до 25 см, чаще занимая интервал 6–19 см, длина ростовых побегов – 2,5–8,7 см, мужских – 1,5–1,9 см [Некрасова, 1972; Воробьев, 1983; Воробьева, 1989; Воробьев и др., 1989; Новоселова, 2003; Велисевич и др., 2009]. Как видно, женские побеги по своим годичным приростам превосходят вегетативные, что согласуется с нашими результатами. Можно также заключить, что кедр сибирский генеративного возраста в условиях интродукции в Башкирском Предуралье и на Южном Урале по ежегодному приросту побегов вегетативного и женского типов (2,7–5,7 см) несколько уступает кедру из естественных популяций Сибири, а по приросту мужских побегов – отвечает.

В доступной нам литературе нашлись лишь единичные данные о количестве пучков хвои (брахибластов) на побегах кедров сибирского. Так, число пучков хвои на годичном приросте ростовых побегов кедров в Западной Сибири составляет более 19–24 [Некрасова, 1972; Воробьева, 1989] – это больше, чем в нашем случае. Имеются отрывочные сведения о «разной степени» охвоенности побегов [Новоселова, 2003] и о выделении деревьев с «густо охвоенными» ветвями [Гиргидов, 1955]. Практически отсутствует информация о числе побегов на структурных ветвях; сообщается только, что количество ауксипластов на оси вегетативных побегов составляет 0,5–2,1 шт., на женских – 0,8–1,9 шт. [Воробьева, 1989].

По параметрам хвои в литературе имеются данные как общего плана, так и конкретного (по некоторым регионам), однако в большинстве случаев, вне зависимости от морфологического строения побегов. Значения длины хвои в природном ареале кедров сибирского варьируют от 50 до 160 мм (обычно – 90–130 мм), ширины хвои – 0,7–2 мм (обычно 0,8–1,2 мм) [Мамаев, 1973; Орехоплодовые..., 1978; Таланцев,

1981; Крылов и др., 1983; Кедровые леса..., 1985; Крылов, Шмонов, 1985; Коропачинский, Встовская, 2002; Бендер, 2003; Данченко, Бех, 2010; Васильева и др., 2012]. У интродуцированного в европейской части России кедров длина хвои изменяется от 60 до 140 мм [Игнатенко, 1988; Кищенко, 2000].

По длине хвои на побегах разного типа сексуализации у кедров в условиях Сибири и Северного Урала мы находим в литературе следующие показатели: на женских побегах – 101–153 мм, на ростовых – 92–111 мм, мужских – 83–90 мм (данных по ширине хвои на побегах разного типа мы не обнаружили) [Некрасова, 1972; Мамаев, 1973; Воробьев и др., 1989; Новоселова, 2003]. Наши данные в целом согласуются с этими соотношениями. Можно также сделать вывод, что длина хвои у кедров сибирского генеративного возраста в Башкирском Предуралье и на Южном Урале (107–121 мм) в целом соответствует параметрам, характерным для Сибири и всего ареала, тогда как ширина хвои (0,74–0,94 мм) несколько уступает средним значениям признака.

В литературе мы обнаружили только единичные данные о диаметре однолетних побегов: в Сибири он составляет от 4 до 7 мм [Некрасова, 1972; Воробьев, 1983]. Указывается, что женские побеги толще ростовых и мужских [Воробьева, 1989; Матвеева, Щерба, 2002]. Можно в первом приближении заключить, что диаметр формирующихся годовых приростов у кедров в условиях интродукции в нашем регионе несколько меньше (3,4–4,9 мм), чем в природном ареале.

Согласно литературным данным [Шкутко, 1970; Некрасова, 1972; Бех, Таран, 1979; Ларин, Филиппов, 1980; Крылов, Шмонов, 1985; Данченко, Бех, 2010], длина верхушечных почек у кедров сибирского в ареале и в условиях интродукции составляет 5–11 мм (по ширине почек сведений мы не встретили). Можно видеть, что в нашем случае размеры почек (9,2–12,2 мм) соответствуют этим значениям или несколько превышают их.

О различиях ростовых, женских и мужских побегов по времени жизни хвои в доступной нам литературе ничего не говорится. Сравнение с некоторыми источниками [Бех, Таран, 1979; Таланцев, 1981; Крылов и др., 1983; Коропачинский, Встовская, 2002; Данченко, Бех, 2010] показывает, что в нашем случае кедр сибирский по сроку жизни хвои (около 4 лет в среднем) в целом соответствует другим регионам (подробнее о продолжительности жизни хвои см. в разделе 8.3).

Таким образом, в данном разделе нами подробно охарактеризованы отличительные биоморфологические особенности вегетативных, женских и мужских побегов кедров сибирского различного возраста и разного типа посадок (при свободном стоянии деревьев и в условиях лесных культур). При интродукции в Башкирском Предуралье и на Южном Урале некоторые показатели вегетативных органов кедров сибирского (длина хвои, размеры верхушечных почек, продолжительность жизни хвои) более или менее соответствуют типичным характеристикам вида, другие (длина и диаметр годовых приростов, ширина хвои) – уступают.

ГЛАВА 5

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЕДРА СИБИРСКОГО В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

5.1. Сезонный ритм развития

Фенологические наблюдения позволяют определить соответствие сезонного ритма развития интродуцированного вида природно-климатическим условиям нового места произрастания [Зайцев, 1981]. Нами проанализировано фенологическое развитие кедра сибирского в Башкирском Предуралье (г. Уфа и Уфимский район), в т.ч. в сравнении с местной сосной обыкновенной, а также кедром корейским. Для виргинильных и молодых генеративных растений, с одной стороны, и более зрелых деревьев, с другой стороны, фенодаты регистрировались отдельно. Полученные данные по 16 фенофазам за 3-летний период наблюдений приведены в приложении 22, таблице 20 и на рисунке 23 в цв. вкл. (по фазам генеративного развития зрелых деревьев кедра сибирского наблюдения велись 4 года – с 2013 по 2016 гг.).

Визуальное сравнение фенодат показывает, что между кедром сибирским и остальными видами обнаруживаются определенные фенологические различия; имеются расхождения и по срокам наступления фенофаз в разные годы. Для проверки достоверности «фактора вида» (наследственно закрепленных фенологических особенностей видов), «фактора года» (метеоусловий разных лет) и их совместного влияния на прохождение фаз сезонного развития был проведен двухфакторный дисперсионный анализ (прил. 23). Кроме того, тестирован также «фактор возраста» кедра сибирского.

В результате установлено, что три вида в той или иной степени, но статистически значительно отличаются по всем фенофазам (в первую очередь, это относится к видам с крайними фенодатами). Так, например, фазу набухания почек (см. табл. 20 и рис. 23 в цв. вкл.) первой проходит сосна обыкновенная (в среднем 19 апреля), в последнюю очередь кедр корейский (25 апреля), а кедр сибирский занимает промежуточное положение. Таким образом, кедр сибирский в условиях интродукции в районе исследований начинает вегетацию несколько позже местной сосны обыкновенной.

Интересно, что по срокам распускания почек, а также фазам начала обособления хвои и полного «облиствения» картина меняется: кедр сибирский выходит в этом плане на первое место, опережая сосну обыкновенную и кедр корейский.

Наиболее ранние сроки мужского «цветения» (пыления) из года в год наблюдаются у сосны обыкновенной (в среднем с 19 по 28 мая), затем – у кедра сибирского (с 25 мая по 1 июня, т.е. на 4–6 дней позднее), позже всего – у кедра корейского (со 2 по 6 июня). Существенно различается и продолжительность пыления: от 4 дней у кедра корейского и 7 дней у кедра сибирского до 9 дней у сосны обыкновенной.

У кедра сибирского генеративного возраста сразу же после завершения облиствения (охвоения) фиксируются фенофазы окончания роста побегов (в среднем 7 июля)

Сезонный ритм развития кедровых сосен и сосны обыкновенной

Фенодаты по видам (порядковые номера)*			
<i>P. sibirica</i> (g ₂)**	<i>P. sibirica</i> (v, g ₁)**	<i>P. koraiensis</i>	<i>P. sylvestris</i>
Набухание почек и начало роста побегов (начало вегетации; Пб _{1,3})			
23.IV (3)	20.IV (2)	25.IV (4)	19.IV (1)
Распускание почек (Пб ₂)			
19.V (2)	15.V (1)	25.V (4)	21.V (3)
Начало обособления хвои (Л ₁)			
24.V (2)	20.V (1)	31.V (4)	27.V (3)
Начало пыления (Ц ₁)			
25.V (3)	24.V (2)	2.VI (4)	19.V (1)
Окончание пыления (Ц ₂)			
1.VI (3)	31.V (2)	6.VI (4)	28.V (1)
Продолжительность пыления (Ц ₂ – Ц ₁), дней			
7	7	4	9
Полное обособление хвои, или полное «облиственное» (Л ₂)			
6.VII (2)	2.VII (1)	16.VII (3)	17.VII (4)
Окончание роста побегов (Пб ₄)			
7.VII (2)	10.VII (3)	21.VII (4)	3.VII (1)
Начало одревеснения побегов (О ₁)			
8.VII (3)	4.VII (2)	11.VII (4)	2.VII (1)
Продолжительность роста побегов (Пб ₄ – Пб _{1,3}), дней			
75	81	87	75
Образование верхушечной почки (Пч)			
1.VIII (3)	28.VII (2)	8.VIII (4)	27.VII (1)
Начало созревания шишек (Пл ₂)			
8.VIII (2)	27.VII (1)	19.IX (4)	16.IX (3)
Пожелтение хвои (Л ₃)			
11.VIII (2)	4.VIII (1)	7.IX (4)	3.IX (3)
Начало опадания хвои (Л ₄)			
21.VIII (2)	17.VIII (1)	17.IX (4)	15.IX (3)
Полное созревание шишек (Пл ₃)			
21.VIII (2)	11.VIII (1)	27.X (4)	23.X (3)
Начало опадения / раскрытия шишек (Пл ₄)			
30.VIII (2)	17.VIII (1)	8.XI (3)	10.XI (4)
Полное одревеснение побегов (О ₂)			
24.IX (3)	18.IX (2)	28.IX (4)	12.IX (1)
Полное опадание хвои (Л ₅)			
13.X (2)	30.IX (1)	21.X (3)	31.X (4)
Продолжительность вегетации (О ₂ – Пб _{1,3}), дней			
154	151	157	146

Примечание. * В скобках – порядковые номера видов по среднему сроку прохождения фенофазы; фенофазы расположены в порядке их наступления у кедров сибирского зрелого возраста; ** Кедр сибирский двух возрастных состояний: g₂ – генеративного; v, g₁ – виргинильного и молодого генеративного.

и начала их одревеснения (8 июля). Следовательно, у этого вида сроки полного облиствения можно использовать как придержки для фиксации времени окончания роста побегов в длину и начала процесса лигнификации. У других видов указанные фенофазы более разобщены. Что касается порядка прохождения рассматриваемых фаз разными видами, то раньше всего заканчивается рост побегов и начинается их одревеснение опять же у сосны обыкновенной (2–3 июля), позже всего – у кедра корейского (11–21 июля). А вот по продолжительности роста побегов кедр сибирский и сосна обыкновенная оказываются сходными (75 дней) поскольку вегетация, т.е. набухание почек и роста побегов у первого вида начинается раньше, чем у второго (см. выше).

Формирование верхушечной почки завершается в следующей последовательности (аналогичной той, что установлена для двух предыдущих фаз): сосна обыкновенная (27 июля) – кедр сибирский (1 августа) – кедр корейский (8 августа).

Начало созревания шишек у генеративных растений кедра сибирского отмечается в среднем 8 августа – гораздо раньше, чем у сосны обыкновенной (16 сентября) и кедра корейского (19 сентября). Процесс созревания шишек растянут, особенно, у сосны обыкновенной и кедра корейского. У взрослых деревьев кедра сибирского между начальной стадией и полным созреванием шишек фиксируются две фенофазы вегетативного развития – пожелтения хвои (11 августа) и начала ее опадания (21 августа). Отметим, что эти фазы протекают у кедра сибирского намного раньше, чем у двух других видов, у которых они отмечаются только в сентябре (3–17 сентября).

В среднем к 21-му августа шишки у кедра сибирского полностью созревают (индикатором чего является приобретение светло-коричневой окраски всеми семенными чешуями). У сосны обыкновенной и кедра корейского это происходит на два месяца позднее (23–27 октября). Опадение шишек у кедра сибирского начинается в среднем через 9 дней после созревания (30 августа), раскрытие же шишек и опадение семян у сосны обыкновенной и кедра корейского наблюдается только в первой декаде ноября.

В сентябре у всех трех видов завершается одревеснение побегов: к 12 сентября – раньше других видов – у сосны обыкновенной, к 24 сентября у кедра сибирского и к 28 сентября у кедра корейского. Срок полного опадания хвои приходится на октябрь (12 октября у кедра сибирского, 21–31 октября у остальных видов). Продолжительность вегетации, определявшаяся нами от набухания почек до полного одревеснения побегов, составила 145 дней у местной сосны обыкновенной, 150 дней у кедра сибирского и 159 дней у кедра корейского. Как видно, дольше всего вегетация длится у кедра корейского, но и он, и кедр сибирский, а тем более сосна обыкновенная, полностью укладываются в вегетационный период района интродукции, заканчивая основные процессы жизнедеятельности в вегетативной сфере к октябрю-месяцу. Что касается фаз опадания хвои и опадания/раскрытия шишек, то они завершаются, как отмечено выше, в октябре-ноябре, когда деревья уже находятся в состоянии покоя.

Фактор года для многих фенофаз статистически достоверен (см. прил. 23). Совместное влияние факторов вида и года, за редким исключением, также существенно (в т.ч. и для тех фенофаз, для которых фактор года сам по себе оказывается незначимым, например, для начала созревания шишек и пожелтения хвои). Это означает, что сроки наступления и прохождения фенофаз в разные годы меняются либо синхронно у всего комплекса видов, либо в пределах одного и того же вида.

Анализ данных показывает (см. прил. 22), что наиболее ярко в этом плане проявил себя 2016 г., отличавшийся аномально жаркой и сухой погодой с самого начала

вегетационного периода (см. раздел 2.1). Например, у кедров сибирского зрелого генеративного возраста набухание почек в 2016 г. было отмечено на 7–8 дней раньше (18 апреля), чем в 2014 и 2015 гг. (25–26 апреля). То же касается кедров корейского и сосны обыкновенной. Более того, многие другие фенофазы, включая пыление, в 2016 г. также протекали в более ранние сроки, чем в предыдущие годы. Исключение составляет фаза полного опадания хвои, которая в 2016 г. у кедров сибирского и сосны обыкновенной отмечена позже, чем в прохладном и дождливом 2015 г. Следует еще отметить, что фактор года сильнее всего влияет на такие фазы развития (сдвига сроки их наступления в разные годы), как начало вегетации, окончание роста и начало одревеснения побегов и образование верхушечной почки.

Оценка «фактора возраста» у кедров сибирского выявила достоверную его роль только для небольшого количества фенофаз (см. табл. 20, рис. 23 в цв. вкл., прил. 22 и 23). Показано, что молодые и зрелые деревья кедров сибирского со статистической достоверностью отличаются по сроку пожелтения хвои (у первых он наступает на 7 дней раньше), начала опадания шишек (на 13 дней раньше) и полного опадания хвои (на 13 дней раньше). У молодых деревьев отмечен выраженный вторичный прирост центрального побега (по типу «Ивановых побегов»): в 2014 г. у 24% деревьев, в дождливом 2015 г. – у 84%, в засушливом 2016 г. – у 8%.

Для условий интродукции достаточно подробные фенологические данные (с оценкой целого ряда фаз вегетативного и генеративного развития) имеются по Московской, Липецкой, Ленинградской, Архангельской, Мурманской областям, Приморскому краю, Белоруссии, Карелии, Татарии, Башкирии и некоторым другим регионам [Вехов, 1952; Орлов, Тарабрин, 1960; Напалков, Мустафина, 1968; Шкутко, 1970; Игнатенко, 1972, 1988; Рябчинский, Халфина, 1973; Зайцев, 1981; Древесные растения..., 1982; Янгутов, Дроздов, 1989; Казаков, 1993; Кищенко, 2000; Репин, Чернышев, 2000; Древесные растения Главного..., 2005; Дроздов, Дроздов, 2005; Бабич и др., 2008]. В основном, эти результаты получены в ботанических садах и дендрариях.

В исследованиях на территории, соответствующей природному ареалу кедров сибирского, фенологические наблюдения не носят комплексного характера и чаще касаются фаз пыления и «плодоношения». Такие сведения приводятся для Красноярского края, Бурятии, Иркутской, Томской, Свердловской областей, Республики Коми, Приморского края (к востоку от природного ареала) и ряда других регионов Сибири [Соловьев, 1955б; Трофимова, 1955; Иванова, 1962; Ирошников, 1964; Николаева, 1965, 1974; Некрасова, 1972, 1983; Орехоплодовые..., 1978; Воробьев и др., 1979; Ларин, Филиппов, 1980; Крылов и др., 1983; Кедровые леса..., 1985; Третьякова, 1990; Смолоногов, Залесов, 2002; Кузнецова, 2004; Матвеева и др., 2006а; Лоскутов, 2008; Жук, Горошкевич, 2010; Николаева, Панов, 2012; Филимонова, 2014].

По литературным источникам нами составлены пространственные таблицы фенодат по всем рассматриваемым фенофазам, однако, из-за большого объема привести эти таблицы в рамках данной книги не представляется возможным. Анализ обзорного материала показывает, что кедров сибирский, корейский и сосна обыкновенная отличаются друг от друга по срокам прохождения многих фенологических фаз. В пределах каждого вида имеют место фенологические различия как между регионами, так и между разными вегетационными сезонами. Начальные фазы вегетации ранее всего протекают в южных и западных местностях, позднее – в северных и восточных; для

заключительных фенофаз картина меняется на противоположную. Отметим, что разница в сроках наступления фенологических фаз в различных по географическому положению регионах, а также в зависимости от возраста деревьев и метеорологических условий того или иного года отмечается у многих видов хвойных (в т.ч. кедровых сосен) в зарубежных работах [Franklin, Ritchie, 1970; O'Reilly, Parier, 1982; Dougherty et al., 1994; Bradley et al., 1999; De Grandpré, 2011; Royce, Barbour, 2001; Mutke et al., 2003; Zhanga, Cregg, 2005; Takahashi, 2006].

Между сроками прохождения фенофаз у разных видов кедровых сосен и сосны обыкновенной нет строгой корреляции – от фенофазы к фенофазе последовательность видов может меняться. Все же можно заключить, что некоторые начальные фазы вегетации раньше всего протекают у кедра сибирского (причем фенофаза набухания почек практически одновременно с сосной обыкновенной), затем у сосны, потом у кедра корейского. Последовательность заключительных фаз вегетативного развития (исключая полное одревеснение побегов, которое в первую очередь наступает у сосны обыкновенной) обычно следующая: кедр сибирский – кедр корейский – сосна обыкновенная. Полученные нами результаты (см. табл. 20) в этом отношении хорошо согласуются с литературными данными.

Кедр сибирский во всех районах интродукции, в т.ч. в Среднем Поволжье и на Урале, проходит все фазы сезонного развития, побеги успевают одревесневать до конца вегетации, происходит формирование шишек и семян; наибольшее количество сведений имеется по срокам пыления. Последовательность видов по прохождению данной фенофазы в большинстве регионов следующая: сосна обыкновенная – кедр сибирский – кедр корейский. По фазам созревания шишек картина меняется; полное созревание шишек обычно фиксируется в следующем порядке: кедр сибирский – сосна обыкновенная – кедр корейский, опадание шишек (рассеивание семян): кедр сибирский – кедр корейский – сосна обыкновенная. Между тремя видами имеют место различия по общей продолжительности вегетации (у сосны обыкновенной она в среднем меньше). Можно заключить, что наши фенологические данные в этом плане в значительной степени совпадают с литературными. Добавим, что по срокам наступления фенофаз кедр сибирский в районе наших исследований, как правило, занимает промежуточную позицию между западными (и южными) регионами, с одной стороны, северными и восточными (сибирскими), с другой стороны.

В 1954–1967 гг. фенологические наблюдения по многим фазам сезонного развития кедра сибирского, а также кедра корейского и сосны обыкновенной проводились в дендропарке Башкирской лесной опытной станции (г. Уфа) [Рябчинский, Халфина, 1973]. Эти данные интересны для нас в том плане, что дают возможность сравнить сроки наступления фенофаз по прошествии полувекового периода. Начало вегетации всех трех видов в тот период приходилось на 26 апреля – 1 мая (кедра сибирского – на 26 апреля), сегодня (см. табл. 20) – на 19–25 апреля (кедр сибирский генеративного возраста – 23 апреля), следовательно, к настоящему времени оно сдвинулось в сторону более раннего наступления. Сходные изменения претерпели и сроки пыления: полвека назад этот процесс происходил с конца мая по вторую декаду июня (кедр сибирский – 3–15 июня), сейчас – на 5–15 дней раньше (со второй декады мая по начало июня; кедр сибирский – с 25 мая по 1 июня)).

Сроки созревания и опадания шишек (рассеивания семян) всех трех видов в настоящее время, наоборот, растянулись – полвека назад они приходились на 20 авгу-

ста-14 октября, теперь – на период с 21 августа по 23 октября–10 ноября. Отметим, однако, что у кедров сибирского срок созревания шишек тогда (20 августа) и сейчас (21 августа) практически не изменился. Окончание опадания хвои в прошлом наблюдалось со 2 по 10 октября, сейчас – с 13 по 31 октября, т.е. на 12–20 дней позже. Продолжительность вегетации, примерно рассчитанная нами по материалам статьи А.Е. Рябчинского и Л.И. Халфиной [1973], составляла в 1950–1960-х годах приблизительно 141–148 дней, на данный момент времени – 146–157 дней, т.е. увеличилась на 5–11 дней.

Таким образом, за прошедший полувековой период времени в районе исследования наметилась тенденция сдвига начальных фаз сезонного развития (в т.ч. пыления) в сторону более раннего их протекания, заключительных фаз – более позднего. Главной причиной этого явления может быть глобальное потепление климата. Отметим, что в условиях Башкирского Предуралья аналогичная тенденция проявляется и у некоторых других древесных растений-интродуцентов [Полякова и др., 2010; Рязанова, Путенихин, 2012]. Можно предположить, что фенологически кедр сибирский в условиях интродукции является достаточно лабильным видом.

5.2. Пыление и качество пыльцы у кедров сибирского

5.2.1. Уровень пыления

Интенсивность пыления, а также качество пыльцы и уровень плодоношения – важные фенологические (репродуктивные) показатели древесных растений в условиях интродукции [Некрасов, 1973; Смирнов, 1977; Некрасова, 1983]. Трехлетние результаты оценки уровня мужского «цветения» кедров сибирского на интродукционных участках разного возраста в г. Уфе (а также деревьев кедров корейского и сосны обыкновенной) приведены в таблице 21, приложениях 24 и 25.

Выполнен двухфакторный дисперсионный анализ данных по «фактору участка» и «фактору года» (без учета участка молодых растений «Ботанический сад-плантация», где пыление отмечено единично). Результаты показывают, что между интродукционными участками кедров сибирского наблюдаются значительные различия по интенсивности пыления ($F = 16,55^{**}$): наименьшими баллами характеризуются деревья на участке «Ботанический сад-биограмма» (36–38 лет), наибольшими – зрелые генеративные деревья на участке «Санаторий “Зеленая роща”» (56–58 лет; рис. 24, см. цв. вкл.). Достоверной разницы в интенсивности пыления кедров сибирского по годам не установлено ($F = 0,83$ для фактора года, $F = 1,29$ для совместного влияния факторов).

Дисперсионный анализ всего комплекса данных (включая кедр корейский и сосну обыкновенную) свидетельствует о сильных различиях степени пыления как между участками трех разных видов сосен ($F = 39,24^{***}$), так и по годам пыления ($F = 4,07^*$ для фактора года и $F = 2,09^*$ для совместного влияния факторов участка и года). Выраженная погодичная изменчивость интенсивности пыления относится, главным образом, к кедру корейскому и сосне обыкновенной, а не кедру сибирскому (см. выше).

Что касается молодых деревьев кедров сибирского на участке «Ботанический сад-плантация», то здесь, как уже упоминалось (см. раздел 4.2), пыление впервые имело

Пыление на интродукционных участках в г. Уфе в 2014–2016 гг.

Интродукционный участок	Балл пыления*			
	2014	2015	2016	В среднем
Ботанический сад-плантация (21–23 года)	0	0,1 (0–II)*	0,04 (0–I)	0,05 (0–II)
Ботанический сад-биограмма (36–38 лет)	I,0 (0–II)	I,3 (0–III)	I,0 (0–II)	I,1 (0–III)
Санаторий «Зеленая роща» (56–58 лет)	II,8 (II–III)	III,0 (III)	III,2 (II–IV)	III,0 (II–IV)
Ботанический сад-аллея (74–76 лет)	II,7 (II–III)	II,9 (I–IV)	I,9 (I–III)	II,5 (I–IV)
В среднем для кедр сибирского**	II,2 (0–III)	II,4 (0–IV)	II,0 (0–IV)	II,2 (0–IV)
Кедр корейский (34–36 лет)	0,5 (0–I)	II,5 (I–III)	I,3 (0–II)	I,4 (0–III)
Сосна обыкновенная (около 37–39 лет)	IV,8 (IV–V)	IV,6 (IV–V)	IV,0 (III–V)	IV,5 (III–V)

Примечание. * В скобках – минимальный и максимальный баллы пыления деревьев на участке; ** Без участка «Ботанический сад-плантация».

место у 2 экземпляров в 2015 г. (см. рис. 24 в цв. вкл.), в 2016 г. пыльники сформировались только на одном экземпляре. Таким образом, слабый уровень пыления связан с молодостью и недавним вступлением этих растений в возраст мужского «цветения». Несколько лучшее пыление деревьев в биографической посадке по сравнению с деревьями на участке «Ботанический сад-аллея», вероятно, объясняется более редким расположением деревьев в первом случае. По интенсивности пыления кедр сибирский значительно уступает сосне обыкновенной. Пыление кедр корейского (в возрасте 34–36 лет) слабое и в общем соответствует показателям кедр сибирского аналогичного возраста (36–38 лет).

В целом, уровень пыления кедр сибирского оценивается как слабый (II,2 балла) в отличие от сосны обыкновенной, демонстрирующей очень хорошее пыление (IV,5). Однако по отдельным деревьям кедр сибирского в некоторые годы мы имеем гораздо более высокие оценки (до III–IV баллов; см. табл. 21 и прил. 25). Более того, на участках присутствуют деревья (с более развитыми кронами), которые из года в год «пылят» лучше других и, наоборот, встречаются деревья с ежегодно низким уровнем образования пыльцы. С учетом этого, степень пыления кедр сибирского зрелого генеративного возраста, которая за годы наблюдений практически оставалась неизменной, в целом можно охарактеризовать как удовлетворительную.

Литературные сведения по пылению кедр сибирского в условиях интродукции немногочисленны. Так, в Белоруссии показатели пыления деревьев меняются по годам от I до V баллов (в среднем II, 2 балла) [Шкутко, 1970]. Об изменении интенсивности пыления в разные годы, а также об увеличении степени пыления по мере взросления деревьев сообщается применительно к Ленинградской области [Игнатенко, 1988].

Основная информация о пылении кедр сибирского содержится в работах, выполненных в пределах природного ареала вида. В целом ряде работ сообщается о зависимости уровня пыления от погодных условий разных лет [Земляной, 1977; Орехоплодовые..., 1978; Воробьев и др., 1979; Некрасова, 1983; Кедровые леса..., 1985; Третьякова, 1990; Матвеева и др., 2006а; Кузнецова, 2003б, 2004, 2007б; Савельев, 2011; Соколова, Матвеева, 2014; Филимонова, 2014]. В частности, указывается, что

в дождливый вегетационный сезон, после весенних заморозков и в прохладную погоду обилие и интенсивность лёта пыльцы снижается, тогда как сухая погода в начале вегетационного сезона благоприятствует пылению. Имеет место индивидуальная изменчивость по степени пыления. В молодых искусственных посадках (до 40 лет) в некоторые годы «пылит» лишь 3–17% деревьев, в другие годы – большая часть деревьев (с числом собраний микростробилов от нескольких штук до 22–171 шт. на дерево) [Некрасова, 1983; Кузнецова, 2003б, 2004, 2007б; Матвеева и др., 2006а, 2011б; Жук, 2011; Соколова, 2014]. Как видно, информация из литературы подтверждает полученные нами результаты, свидетельствующие о погодичной и индивидуальной изменчивости степени пыления деревьев в интродукционных посадках, а также о слабом пылении растений молодого генеративного возраста.

5.2.2. Жизнеспособность пыльцы

В 2014 г. пыльца была собрана с 5 деревьев кедра сибирского на трех интродукционных участках в г. Уфе (одного дерева 36-летнего возраста, двух 56-летних и двух 74-летних деревьев). Смешанный образец был проанализирован на жизнеспособность пыльцы в 4 вариантах питательной агаровой среды (табл. 22, рис. 25 в цв. вкл.).

Наибольшая жизнеспособность пыльца отмечена в вариантах среды с 5% и 10%-й сахарозой – 58,4 и 65,6% соответственно. По результатам дисперсионного анализа четыре использованных варианта среды на высоком уровне значимости ($F = 20,65^{***}$) различаются по эффективности прорастания пыльцы. Таким образом, при повышении концентрации сахарозы до 15–20% доля прорастающих пыльцевых зерен снижается более чем в 2 раза. Мы оценили также достоверность различий жизнеспособности пыльцы в вариантах с 5%-ной и с 10%-ной сахарозой (по критерию χ^2): они оказались статистически несущественными ($\chi^2 = 2,85$). Тем не менее, для оценки качества пыльцы кедра сибирского в последующие годы нами был выбран вариант с 10%-ной концентрацией сахарозы, где максимальная жизнеспособность пыльцы составила около 66%.

В 2015 и 2016 гг. сбор пыльцы был произведен с деревьев различного возраста на четырех интродукционных участках. Жизнеспособность пыльцы определяли отдельно по каждому участку, подсчитывая число проросших, а также непроросших, слабо проросших и аномально прорастающих (с формированием двух пыльцевых трубок) зерен (прил. 26). По результатам дисперсионного анализа «фактор интродукционного участка» как в 2015 г., так и в 2016 г. статистически значим ($F = 6,53^{**}$

Таблица 22

Жизнеспособность пыльцы кедра сибирского на различных вариантах питательной среды в 2014 г.

Концентрация сахарозы	Жизнеспособность пыльцы в пяти полях зрения, %					Среднее
	1	2	3	4	5	
5%	64,2	65,8	49,4	48,4	64,6	58,4
10%	74,4	52,5	67,6	60,8	72,7	65,6
15%	40,6	46,4	23,1	27,5	20,2	31,6
20%	26,5	36,8	22,7	19,0	31,8	27,4

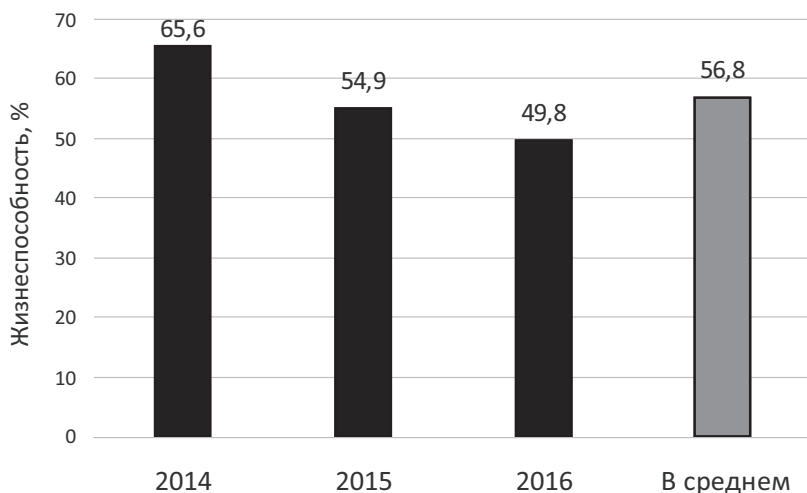


Рис. 26. Усредненные показатели жизнеспособность пыльцы кедра сибирского в разные годы (без молодых генеративных растений)

и 31,6*** соответственно), то есть качество пыльцы деревьев разного возраста различно. Однако это связано с пониженной жизнеспособностью пыльцы молодых генеративных растений на участке «Ботанический сад-плантация». Анализ данных после исключения указанного участка из дисперсионного комплекса дает другой результат: различия между тремя возрастными группами оказываются несущественными ($F = 2,77$ и $0,61$ за тот и другой год соответственно). Следовательно, пыльца генеративных деревьев более зрелого возраста (за 2 года наблюдений) превосходит по качеству пыльцу молодых деревьев.

Дисперсионный анализ жизнеспособности пыльцы трех лет сбора показывает, что фактор года статистически достоверен ($F = 5,17^*$). Это означает, что в период с 2014 по 2016 г. происходило определенное, хотя и не сильное снижение качества пыльцевого материала (рис. 26). Что касается 2016 г., то это может быть связано с неблагоприятным режимом тепла и увлажнения (см. раздел 2.1) – жаркой и сухой погодой, установившейся с самого начала вегетационного периода.

Итак, наивысшая жизнеспособность пыльца зафиксирована в 2014 г. (65,6%, см. выше); в следующие 2 года наибольший показатель отмечен в 2015 г. для деревьев 57–58-летнего возраста на участке «Санаторий “Зеленая роща”» (58,7%). Если посчитать общую долю нормально проросшей и слабо прорастающей пыльцы (в последнем случае пыльцевые трубки не достигают необходимого размера, но во многих случаях приближаются к норме), то она окажется достаточно высокой: 75–95% у деревьев 57–76-летнего возраста, 57–88% – даже у молодых деревьев (см. прил. 26).

Доля атипично проросших зерен, у которых формируются 2 пыльцевые трубки (в одних случаях одна из них может иметь нормальную длину, в других – обе трубки короткие; см. рис. 25 в цв. вкл.), составляет 5,2–8,8% без особой разницы между возрастными группами деревьев. Непроросшей пыльцы было значительно больше в 2016 г., чем в 2015 г. (причем, каждый год ее было больше у молодых деревьев).

Пыльца сбора 2014 г., хранившаяся в течение года и проанализированная в 2015 г., сохранила всхожесть, однако ее жизнеспособность упала почти в 6 раз

(10,9%). По имеющимся данным, жизнеспособность пыльцы при ее хранении в определенной степени может сохраняться в течение года, а затем резко снижается [Кузнецова, 2001, 2007б].

Сведения по качеству пыльцы кедра сибирского в условиях интродукции единичны: в г. Москве жизнеспособность пыльцы изменяется по годам от 46 до 83%, в Липецкой области – от 75 до 92% [Смирнов, 1978]. В естественных насаждениях в оптимуме лесорастительных условий показатель жизнеспособности достигает 78–97% [Некрасова, 1972; Николаева, 1974; Воробьев, 1983; Третьякова, 1990; Новоселова, 2003; Савельев и др., 2008; Васильева, 2011; Савельев, 2011]. В ряде случаев, в т.ч. в неблагоприятные по климатическим условиям годы показатель может снижаться до 25–57% [Некрасова, 1972; Николаева, 1974; Воробьев, 1983; Авров, 1990; Третьякова, 1990; Велисевич, 2016].

В искусственных посадках молодого возраста в пределах природного ареала качество пыльцевого материала также снижено по сравнению с естественными популяциями (особенно в годы слабого пыления): жизнеспособность пыльцы составляет в среднем 25–60% (от 11 до 84% у разных деревьев) [Кузнецова, 2003б, 2004, 2007б; Савельев и др., 2008]. Недостаток пыльцы и ухудшение ее качества приводят к недоразвитию семян и самоопылению, в результате чего снижается полнотернистость семян.

Итак, качество пыльцы кедра сибирского в условиях Башкирского Предуралья (г. Уфа) сравнительно ниже, чем в природных популяциях вида, но в целом соответствует показателям, установленным в других районах интродукции и в искусственных насаждениях в природном ареале. Особенности пыльцевого режима кедра сибирского при интродукции, т.е. количество (см. раздел 5.2.1) и качество формирующейся пыльцы, по нашему мнению, достаточны для обеспечения процессов опыления и оплодотворения в условиях урбосреды. Показатель жизнеспособности пыльцы несколько различается в разные годы (от 50 до 66%); у молодых деревьев он ниже, чем у более зрелых деревьев, которые в этом отношении довольно сходны между собой.

5.3. «Плодоношение» кедра сибирского

5.3.1. Уровень «плодоношения» деревьев на интродукционных участках в г. Уфе

Особенности «плодоношения» деревьев кедра сибирского на интродукционных участках в г. Уфе за 4-летний период наблюдений приведены в таблице 23 и приложениях 27 и 28 (см. также рис. 27 в цв. вкл.).

Основные тенденции различия-сходства участков по уровню «плодоношения» тождественны той ситуации, что имела место по интенсивности пыления (см. раздел 5.2.1). «Фактор участка» статистически достоверен как для всей совокупности участков, включая кедр корейский и сосну обыкновенную ($F = 46,26^{***}$), так и только для участков кедра сибирского без учета плантации, характеризующейся «единичным» плодоношением ($F = 10,32^{***}$). Сравнительно более высоким «плодоношением» отличаются деревья в санатории «Зеленая роща» (здесь в 2016 г. отмечено,

«Плодоношение» на интродукционных участках в 2013–2016 гг.

Интродукционный участок (возраст деревьев)	Балл плодоношения				
	2013	2014	2015	2016	В среднем
Ботанический сад-плантация (20–23 года)	0	0	0,04 (0–I)	0,04 (0–I)	0,02 (0–I)
Ботанический сад-био группа (35–38 лет)	0	0,3 (0–I)	0,7 (0–I)	0,3 (0–I)	0,3 (0–I)
Санаторий «Зеленая роща» (55–58 лет)	0,8 (0–I)	1,0 (I–I)	1,2 (I–II)	II,0 (I–III)	1,3 (0–III)
Ботанический сад-аллея (73–76 лет)	0,3 (0–I)	0,7 (0–I)	0,7 (0–I)	1,7 (0–II)	0,9 (0–II)
В среднем для кедра сибирского*	0,4 (0–I)	0,7 (0–I)	0,9 (0–II)	1,3 (0–III)	0,8 (0–III)
Кедр корейский (33–36 лет)	0	0	0,3 (0–I)	1,5 (I–II)	0,5 (0–II)
Сосна обыкновенная (около 36–39 лет)	II,2 (I–III)	III,0 (II–IV)	II,4 (II–III)	III,0 (II–IV)	II,7 (I–IV)

Примечание. * В среднем без участка «Ботанический сад-плантация».

например, дерево с баллом III). Участки «Ботанический сад-аллея» и «Ботанический сад-био группа» «плодоносят» (так же, как и «пылят») сравнительно хуже.

У деревьев молодого возраста нами регистрировались также количество и баллы ози́ми (см. прил. 27, а также рис. 27 в цв. вкл.). Полученные данные показывают, что в 2015 г. и особенно 2016 г. деревья несли достаточно большое количество ози́мых шишечек, развившихся из макростробилов предыдущего года (до III баллов у некоторых экземпляров). Однако, уже в первой половине лета большая их часть, еще в незрелом состоянии, оказалась уничтоженной белками и птицами. До стадии зрелых шишек на данном участке за указанные 2 года в среднем «дотянуло» всего лишь 1,9% ози́ми. Следовательно, так называемый фактор «беспокойства» (или «зоологический» фактор в данном случае) может играть существенную роль в формировании урожая шишек у ке́дра сибирского в молодом возрасте. На участках более старшего возраста отпад молодых шишечек и ози́ми по мере их развития также имеет место, что обусловлено как «фактором беспокойства» (хотя он выражен намного слабее, особенно, в санатории «Зеленая роща»), так и, вероятно, негативным влиянием урбосреды и погодных условий.

Имеются публикации, которые характеризуют особенности «плодоношения» ке́дра сибирского в молодом возрасте и по мере взросления, дают оценки опада (отпада) или сохранности молодых женских шишечек в течение вегетации, после перезимовки и ко времени созревания урожая. Так, для условий интродукции сообщается, что при неблагоприятных погодных условиях отпад макростробилов может достигать 40% и более того [Соколов, 1972; Храмова, 2009б]. В природном ареале вида в лесных культурах и на плантациях молодого генеративного возраста (20–40 лет), как правило, «плодоносит» только часть деревьев (от единичных особей до 4–60%, иногда больше) [Кузнецова, 2003б, 2007б; Братилова, Пастухова, 2004б; Матвеева и др., 2006аб, 2011б; Ревин, 2010; Жук, 2011; Матвеева, Буторова, 2014;

Соколова, 2014]. Количество шишек на «плодоносящих» молодых деревьях варьирует от 1–4 до 26 (иногда 87 и более) шт. Семеношение в целом слабое и нерегулярное; деревья, формирующие повышенное количество шишек, единичны. Цифровых данных по проценту отпада молодых шишечек у кедра сибирского в искусственных посадках мы не нашли. По мере взросления уровень плодоношения закономерно возрастает, а суммарный отпад репродуктивных органов снижается. Следовательно, в нашем случае имеем место аналогичная ситуация с сохранностью формирующихся женских репродуктивных структур.

Кстати, в естественных популяциях «зачатки» женских шишек также не сохраняются полностью – к осени в среднем может погибнуть до 25–40% молодых шишечек, из числа однолетних шишечек (озими) к следующему году и к моменту созревания опадает в среднем 11–19% (до 38–71%); суммарные потери урожая в области оптимума ареала могут составлять в среднем 40–53% и более [Соловьев, 19556; Зубов, 1960; Ирошников, 1963; Некрасова, 1972; Непомилуева, 1974; Земляной, 1977; Кедровые леса..., 1985; Авров, 1990; Горошкевич, Хуторной, 1996; Горошкевич, 2010; Велисевич, 2013; Филимонова, 2014]. Причинами отпада являются разнообразные факторы: поздние весенние заморозки, холодная дождливая погода или засуха в период опыления (и связанное с этим недоопыление женских «цветков»), высокие летние температуры, неустойчивая погода в зимний период, расхищение животными.

В целом, кедр сибирский в условиях г. Уфы «плодоносит» намного слабее, чем местная сосна обыкновенная (см. табл. 23), но лучше кедра корейского, уровень «плодоношения» которого сопоставим с таковым у кедра сибирского на участке «Ботанический сад-биограмма».

«Фактор года» достоверно влияет на уровень «плодоношения» ($F = 7,52^{***}$ по всему дисперсионному комплексу, т.е. с учетом кедра корейского и сосны обыкновенной, $F = 3,08^*$ по кедру сибирскому; взаимное влияние факторов незначимо – $F = 1,29$ и $1,15$ соответственно), чего мы не наблюдали в отношении пыления. Следовательно, различие метеоусловий разных лет существенно влияет на формирование урожая шишек на изучаемых объектах в те или иные годы. Относительно большее количество шишек сформировалось в 2016 г., меньшее – в 2013 г., причем это наблюдалось как у кедра сибирского, так и у двух других видов (см. табл. 23). Отметим, что различия в уровне «плодоношения» могут быть обусловлены особенностями метеоусловий двух смежных лет, на протяжении которых происходит формирование женских генеративных органов у представителей рода *Pinus*. В пределах интродукционных участков можно встретить деревья, которые ежегодно выделяются более высокими баллами плодоношения, и наоборот (в т.ч. вовсе не образующие шишек; см. прил. 28).

В литературе сведений об уровне «плодоношения» кедра сибирского, представленного группами или одиночными деревьями, для условий интродукции очень мало. Например, в Белоруссии баллы урожайности за 10-летний период наблюдений варьировали по годам от 0 до II, средний балл составил I,3 [Шкутко, 1970]. Обычно лишь сообщается о наличии «плодоношения», иногда в общих чертах характеризуется обилие урожая (урожай слабый, удовлетворительный, хороший, нерегулярный и пр.) [Андреев, 1967, 1977; Лукин, 1970; Сахарова, 1971; Игнатенко, 1972; 1988; Соколов, 1972; Меркер, 1999; Древесные растения Главного..., 2005;

Ипатов, 2005; по кедру корейскому – Kang, Lindgren, 1999]. Согласно этим данным, свободно растущие деревья кедра сибирского способны в той или иной степени «плодоносить» практически во всех интродукционных районах, однако, «плодоношение» нестабильно по годам (удовлетворительные урожаи повторяются через 3–5 лет, у отдельных деревьев – через 1–2 года), урожаи шишек в целом невысокие; деревьями нередко различаются по числу формируемых шишек (от 12 до 311 шишек на одно взрослое дерево). Полученные нами данные, как видно, вполне согласуются с литературными сведениями.

Таким образом, изученные интродукционные участки кедра сибирского разного возраста отличаются по уровню «плодоношения» в условиях урбосреды (наименьшими показателями выделяются молодые деревья). Проявляется индивидуальная изменчивость по характеру «плодоношения». По урожаю шишек кедр сибирский в этих условиях значительно уступает местной сосне обыкновенной; урожай неравнозначен в разные годы и в целом характеризуется как слабый.

5.3.2. Уровень «плодоношения» лесных культур кедра сибирского

Результаты оценки уровня «плодоношения» кедра сибирского в лесных культурах представлены в таблице 24, иллюстрируют их также рисунки 27 (см. цв. вкл.) и 28, приложение 29; на рис. 29 приведены обобщенные данные по годам наблюдений. Участки лесных культур в районе исследований достоверно различаются по уровню «плодоношения» (при проведении дисперсионного анализа по всему комплексу участков $F = 2,83^{**}$). То же касается совокупности участков Южного Урала ($F = 18,75^{***}$) и Башкирского Предуралья ($F = 2,67^*$).

На территории Башкирского Предуралья разные по географическому положению культуры кедра сибирского отличаются по урожайности не очень сильно; более высокой интенсивностью плодоношения выделяются Уфимский-1 и Караидельский участки. На Южном Урале различия выражены сильнее: культуры «плодоносят» в разной степени, причем выделяются участки (старовозрастный Белорецкий-2, «привитой» Белорецкий-4) с довольно высокими баллами «плодоношения», соответствующими средней степени урожайности по шкале Каппера. Более того, здесь встречаются высокоурожайные деревья с баллом IV. Бурзянский участок в этом районе, напротив, выделяется крайне низким формированием шишек на единичных деревьях за все время исследований.

Сравнение показателей «плодоношения» лесных культур в разные годы свидетельствует об отсутствии достоверных погодичных различий в урожае шишек как в целом по региону ($F = 1,24$), так и в отдельности по Башкирскому Предуралью ($F = 1,98$) и Южному Уралу ($F = 0,88$).

Что касается Башкирского Предуралья, то здесь визуальное сравнение показывает, что в 2013 г. (без двух участков, на которых оценка в указанном году не проводилась) урожайность все-таки были сравнительно низкой по сравнению с тремя последующими годами. Но поскольку статистически разница не доказана, мы можем говорить только о возможной тенденции изменения урожайности кедра сибирского в отдельные годы за период наблюдений. Некоторое увеличение урожая шишек (статистически незначимое, как показано выше) можно заметить и для культур

«Плодоношение» кедров сибирского в лесных культурах в 2013–2016 гг.

Участок лесных культур	Год посадки	Балл «плодоношения» по годам**				В среднем
		2013	2014	2015	2016	
<i>Башкирское Предуралье</i>						
Аскинский	1965	–*	–	I (0–I)	I (0–II)	I,0 (0–II)
Бакалинский	1957	0	I (0–I)	I (0–I)	I (0–I)	0,8 (0–I)
Бирский	1967	0	II (0–II)	I (0–I)	I (0–II)	I,0 (0–II)
Караидельский	1963	I (0–II)	II (0–II)	II (I–IV)	II (I–IV)	1,8 (0–IV)
Мишкинский	1965	0	I (0–I)	II (0–II)	II (I–IV)	1,3 (0–III)
Стерлитамакский	1963	I (0–I)	II (0–II)	I (0–II)	I (0–II)	1,3 (0–II)
Татышлинский	1963	0	I (0–I)	I (0–I)	II (0–III)	1,0 (0–III)
Туймазинский	1949	0	I (0–I)	I (0–I)	I (0–II)	0,8 (0–II)
Уфимский-1	1961	II (I–IV)	II (0–II)	II (0–III)	II (I–III)	II,0 (0–IV)
Уфимский-2	1955	–	–	I (0–I)	I (I–II)	I,0 (0–II)
Янаульский	1972	0	I (0–I)	I (0–I)	I (0–II)	0,8 (0–II)
В среднем	–	0,4 (0–IV)	1,4 (0–II)	1,3 (0–III)	1,4 (0–IV)	1,2 (0–IV)
<i>Южный Урал</i>						
Белорецкий-1	1959	–	I (0–I)	I (0–I)	II (0–II)	1,3 (0–II)
Белорецкий-2	1907	–	II (0–II)	III (I–IV)	III (I–IV)	II,7 (0–IV)
Белорецкий-3	1964	–	II (0–II)	II (I–III)	II (I–III)	II,0 (0–III)
Белорецкий-4	1962	–	–	III (I–IV)	II (I–III)	II,5 (I–IV)
Бурзянский	1965	–	I (0–I)	0 (0)	I (0–I)	0,7 (0–I)
Салаватский	1963	I (0–I)	I (0–I)	I (0–I)	II (0–II)	1,3 (0–II)
Учалинский	1960	–	II (0–III)	II (0–IV)	II (I–III)	II,0 (0–IV)
В среднем	–	I (0–I)	1,5 (0–III)	1,7 (0–IV)	II,0 (0–IV)	1,8*** (0–IV)
В среднем для всего региона	–	0,2 (0–IV)	1,4 (0–III)	1,5 (0–IV)	1,6 (0–IV)	1,4 (0–IV)

Примечание. * Уровень «плодоношения» не определялся; ** первая римская цифра – балл плодоношения насаждения, цифры в скобках – минимальный и максимальный баллы плодоношения отдельных деревьев; *** (данные за 2013 г. в расчет не принимались).

Южного Урала – с 2014 по 2016 года средний балл плодоношения увеличился с I,5 до II.

Корреляционный анализ с расчетом коэффициентов ранговой корреляции Спирмена ($r_{\text{сп}}$) между «плодоношением» лесных культур и комплексом их таксационно-лесоводственных показателей (см. разделы 6.1.2 и 8.5.2) показал статистически значимую прямую, среднюю по силе зависимость уровня «плодоношения» от среднего диаметра ствола ($r_{\text{сп}} = 0,593^*$), высоты деревьев ($r_{\text{сп}} = 0,552^*$), запаса древесины ($r_{\text{сп}} = 0,480^*$), относительного жизненного состояния ($r_{\text{сп}} = 0,481^*$) и возраста насаждений ($r_{\text{сп}} = 0,474^*$). Это означает, что в районе исследований в высокопродуктивных лесных культурах, на участках с более «толстыми» и высокими деревьями кедр сибирский «плодоносит» интенсивнее. Кроме того, чем лучше жизненное состояние лесных культур, тем более урожайными они являются.

Согласно литературным данным [Кучеров, Федорако, 1968; Лукин, 1970; Крестьяшин, 1971; Соколов, 1972; Янгутов, Дроздов, 1989; Брынцев, 1990; Подгорбунских,

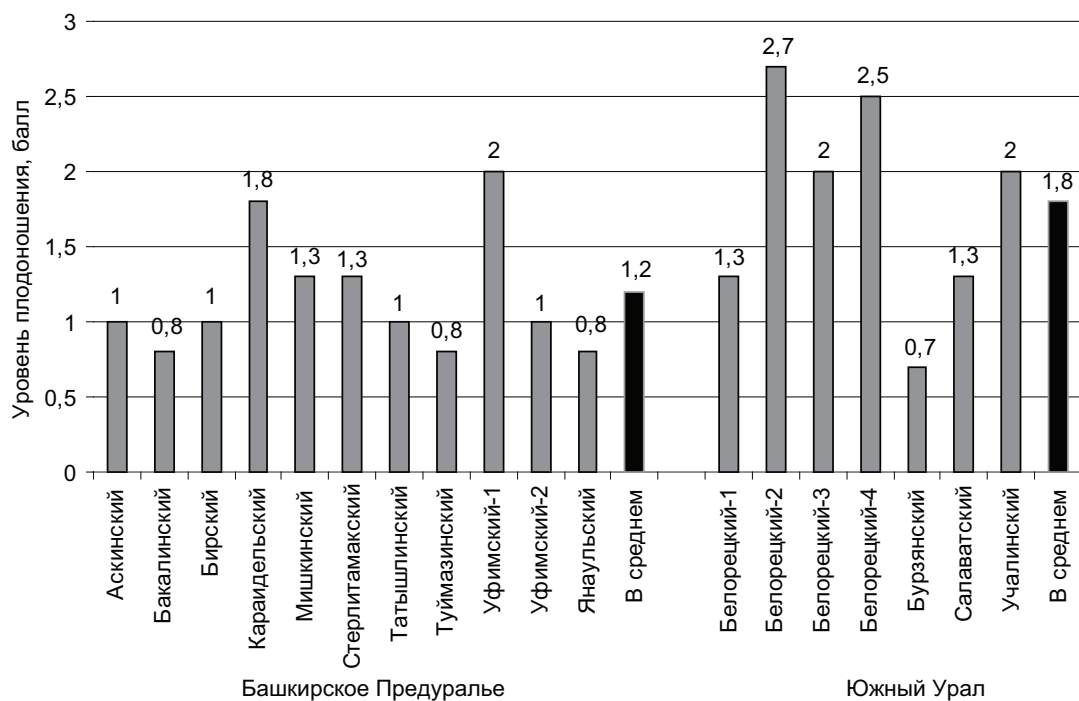


Рис. 28. «Плодоношение» лесных культур кедра сибирского в Башкирском Предуралье и на Южном Урале (в среднем за 2013–2016 гг.)

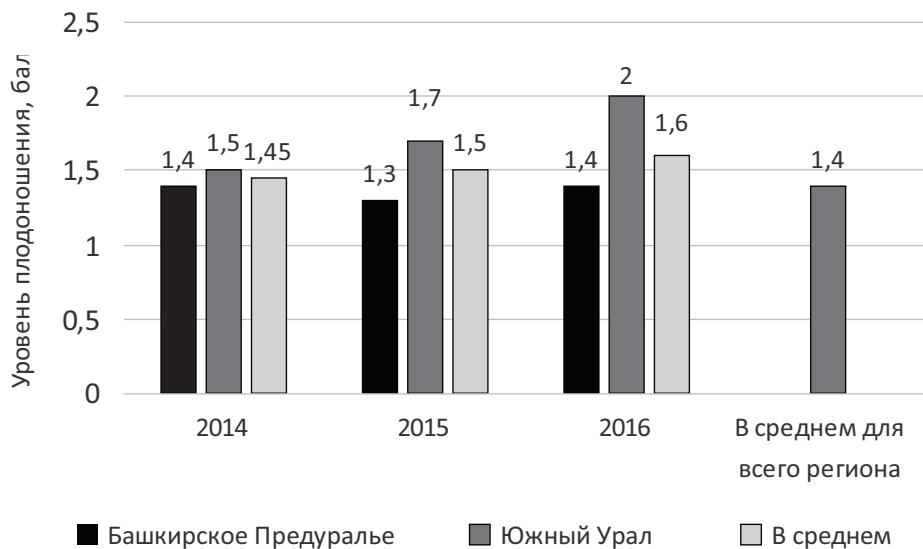


Рис. 29. «Плодоношение» лесных культур кедра сибирского по годам (с 2014 по 2016 гг.)

Кожевников, 1992; Чернов, Митрофанов, 2008; Меркер, 2009; Храмова, 2009б; Еремин и др., 2010; Хамитов, 2015], в интродукционных лесных культурах кедра сибирского, достигших 40–50-летнего и более возраста, как и в случае со свободно растущими деревьями (см. выше), «плодоношение» наблюдается в самых разных регионах; урожайность опять же варьирует по годам, по отдельным участкам (типам леса) и деревьям. Средняя урожайность колеблется в разных интродукционных пунктах от 5 до 90 кг/га (в годы лучшего урожая до 75–300 кг/га и от 50 до 520 шишек на 1 дерево). Сравнительно урожайные годы повторяются через 3–5 лет, в северо-таежной зоне европейской части России – через 8–9 лет; число созревающих шишек больше в чистых культурах кедра и при средней полноте насаждений, в культурах обычно «плодоносит» до 80% деревьев [Брынцев, 1990; Еремин и др., 2014; Чернов, Митрофанов, 2008]. В целом, степень плодоношения оценивается как невысокая (обычно на уровне балла II, иногда III).

Исследования по оценке «плодоношения» кедра сибирского в естественных и искусственных насаждениях в природном ареале многочисленны [Соловьев, 1955б; Петров, 1961; Луганский, 1962; Ирошников, 1963, Ирошников и др., 1963; Некрасова, 1972; Непомилуева, 1974; Воробьев и др., 1979; Ларин, Филиппов, 1980; Кирсанов, 1981; Таланцев, 1981; Крылов и др., 1983; Кедровые леса..., 1985; Крылов, Шмонов, 1985; Титов, 1999; Смолоногов, Залесов, 2002; Кузнецова, 2003б; Братилова, Пастухова, 2004а; Матвеева и др., 2006а; Данченко, Бех, 2010; Горошкевич, 2011; Михайлов, 2012; Татаринцева и др., 2012; Дебков, 2014; Нагимов и др., 2014; Горошкевич, 2017]. Приводимые в работах данные показывают, что урожайность в этих условиях выше, чем при интродукции.

Так, в Западной Сибири в оптимальных экологических условиях при хорошем урожае созревает от 400 до 650 кг/га семян (в припоселковых кедровниках Томской области до 1000 кг/га, в рекордных случаях до 1500–2000 кг/га), при отличном – более 500 кг/га, при хорошем 251–500 кг/га, при среднем урожае – 81–250 кг/га, при слабом – 51–80 кг/га, при плохом – до 50 кг/га. Отметим, что при оценке характера «плодоношения» кедра сибирского в естественных насаждениях балльные и количественные (в кг/га и шт. шишек на дереве) показатели используются довольно часто [Соловьев, 1955б; Петров, 1961; Хохрин и др., 1977; Ларин, Филиппов, 1980; Воробьев, 1983; Кузнецова, 2003б; Дебков, 2014; Филимонова, 2014].

Как следует из проведенного обзора, уровень «плодоношения» определяется многими факторами, в первую очередь, погодными условиями в годы формирования и развития репродуктивных структур. Урожайность шишек неодинакова в различных типах леса, при разной высоте местности над уровнем моря, в древостоях разного породного состава, бонитета и полноты, у разных деревьев; она закономерно увеличивается по мере взросления (до возраста 200–250 лет). Отчетливо выражена сезонная цикличность (периодичность) урожаев шишек, причем длительность и частота семенных циклов неравномерны. Хорошие урожаи на севере лесной зоны в Западной Сибири повторяются через каждые 8–10 лет, на юге – через 5–6 лет, в подпоясе черневой тайги Алтая и Саян – через 3–4 года, в высокогорьях – через 9–10 лет; полностью неурожайных лет практически не бывает. В естественных насаждениях Урала семенные годы повторяются через 3–6 (9) лет [Соловьев, 1955б; Хохрин и др., 1977; Ларин, Филиппов, 1980; Смолоногов, Залесов, 2002; Дебков, 2014]. По мнению С.Н. Горошкевича [2017], динамика «плодоношения» кедра сибирского в природных

популяциях носит случайный (ациклический) характер с чередованием очень низких и очень высоких урожаев на протяжении коротких периодов времени (2–3 лет).

В районе наших исследований урожайность шишек кедра сибирского в разные годы наблюдений (за 4-летний период с 2013 по 2016 гг.) оказалась довольно сходной (однако, при большей продолжительности периода наблюдений годовые различия, вероятно, обнаружатся). Все же можно говорить о тенденции увеличения уровня «плодоношения», например, в 2016 г., что согласуется с данными по «плодоношению» деревьев на интродукционных участках в г. Уфе (см. выше). Изученные культуры продуцируют неодинаковое количество шишек, причем особенно это выражено в горной части региона. В некоторых случаях «плодоношение» культур соответствует средним показателям урожайности, а «плодоношение» отдельных деревьев оценивается как «хорошее». В лесных культурах (особенно, в более урожайные годы) возможен промышленный сбор шишек для получения семян с целью выращивания посадочного материала местной репродукции. Уровень «плодоношения» выше в лесных культурах с повышенными таксационными показателями, на участках более старшего возраста и лучшего жизненного состояния. Наличие «плодоношения» кедра сибирского – важный индикатор интродукционной устойчивости вида в регионе.

Остается добавить, что на Караидельском участке лесных культур в Башкирском Предуралье нами предварительно выделена «высокоурожайная крупношишечная» форма кедра сибирского (см. рис. 27 в цв. вкл.) – дерево здорового жизненного состояния, высотой 12,4 м при диаметре ствола в 29 см с густой низкоопущенной, широкояйцевидной кроной. Средняя длина шишек с этого экземпляра составляет $85,3 \pm 1,17$ мм, максимальная 91 мм (для сравнения см. раздел 3.1.1); за годы наблюдений балл плодоношения составил III–IV при балле плодоношении большинства деревьев в насаждении 0–II (см. табл. 24).

ГЛАВА 6

ЛЕСОВОДСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ КЕДРА СИБИРСКОГО В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ И НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

6.1. Таксационная структура лесных культур кедров сибирского

6.1.1. Общая характеристика лесных культур

Таксационные описания на пробных площадях выполнены нами в 2013–2016 гг. на 18 участках лесных культур кедров сибирского в Башкирском Предуралье (11 участков) и на Южном Урале (7 участков). Географическое положение участков, годы посадки (1949–1972 гг.; 1 участок – 1907 г.) и размеры заложенных пробных площадей приведены в разделе 2.2 (см. табл. 2).

Возраст большинства культур на момент таксационного описания составил 44–66 лет (II класс возраста), одного участка (Белорецкий-2 на Южном Урале) – 109 лет (III класс возраста). Все участки создавались посадкой семян и саженцев (в основном, под меч Колесова), поскольку опыты по закладке культур посевом были неудачными [Хусаинов, 1967]. Если принять основной возраст посадочного материала за трехлетний, то в большинстве случаев биологический возраст кедров сибирского в исследуемых нами культурах на год таксационного описания составит 47–68 лет, старовозрастного Белорецкого участка – 112 лет.

Краткая характеристика лесорастительных условий и нижних ярусов растительности в лесных культурах дана в приложениях 30 и 31. В большинстве случаев культуры заложены на плодородных, средних по мощности, почвах. Преобладающий тип почвы – темно-серые и серые лесные (горнолесные), иногда, черноземовидные, средне- и легкосуглинистые, свежие. Наиболее распространенный тип условий местопроизрастания (ТУМ) – С₂, характерный для свежих сугрудков (сураменей) с достаточно богатыми почвами [Редько и др., 1985].

Большинство культур заложены (см. прил. 30) на выровненных местах или слабо пологих склонах с крутизной не более 5° (при разных экспозициях склона). Исключение составляют Туймазинский участок (крутизна 7–10°, экспозиция ЮЗ) и Бирский участок (5–10°, З и ЮЗ) в Башкирском Предуралье, Белорецкий-1 (7–10°, СВ) и Белорецкий-3 (6–7°, СЗ) участки на Южном Урале. Травяной ярус в рассматриваемых культурах кедров сибирского выражен неоднозначно (см. прил. 31): имеются участки как с редким травяным покровом (проективное покрытие до 15%), так и более густым (до 50–90% – Аскинский и Бакалинский в Башкирском Предуралье, Белорецкий-1, Белорецкий-4 и Учалинский на Южном Урале). Проективное покрытие трав больше при сравнительно низкой густоте культур или при «групповом»

размещении деревьев, как на Аскинском и Учалинском участках (о способах закладки культур см. далее).

В лесотипологическом отношении культуры кедра сибирского в Башкирском Предуралье характеризуются в большинстве своем как редкотравные (редкотравно-кустарниковые) и разнотравные, на Южном Урале – снытьево-разнотравные (в их числе снытьево-кисличниковый), злаково-разнотравные и костяничниковые. Под пологом леса в составе травяного и кустарникового ярусов в целом ряде случаев представлен самосев (в возрасте 1–5 лет), иногда подрост (старше 5 лет) хвойных пород – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и кедра сибирского (см. раздел 6.2).

В приложении 32 представлен материал по характеру размещения и рассчитанной нами первоначальной густоте посадки исследуемых культур. Как видно, лесоводами использовались 3 основных способа производства лесных культур: с рядовым размещением посадочного материала (этот способ преобладает), случайным (старовозрастный участок Белорецкий-2) и групповым. Групповая, или биогрупповая посадка представлена 2 вариантами: гнездовой посадкой (Аскинский участок в Башкирском Предуралье и Бурзянский на Южном Урале) и закладкой площадками (Учалинский участок на Южном Урале). В двух случаях (участки Уфимский-2 в г. Уфе и Белорецкий-4 на Южном Урале) культуры заложены растениями кедра сибирского, привитого на сосну обыкновенную.

В культурах с рядовым размещением расстояние между рядами (ширина между рядий) варьирует от 1,5 до 3,2 м, исходное расстояние в ряду (которое определялось нами по близко стоящим деревьям) – от 0,5 до 1 м. Вычисленная нами исходная густота посадки в рядовых культурах составила от 1,7 до 9 тыс. шт./га (см. прил. 32).

Обратившись к имеющимся в литературе нормативам [Новосельцева, Родин, 1984; Редько и др., 1985], можно заключить, что культуры кедра сибирского в Башкирии создавались преимущественно со средней (3–4 тыс. шт./га) и стандартной (5–7 тыс. шт./га) густотой посадки, реже – путем густой (более 7 тыс. шт./га) и редкой (до 3 тыс. шт./га) посадки.

6.1.2. Таксационные показатели лесных культур

Подробные материалы таксационного описания лесных культур кедра сибирского в Башкирском Предуралье и на Южном Урале приведены в приложениях 33 и 34. В таблицах 25 и 26 результаты представлены в сжатом виде. Большинство древостоев в изученных культурах – простые (одноярусные); исключение составляет Туймазинский участок в Башкирском Предуралье, в котором, за счет резкой дифференциации в росте деревьев сосны и березы, с одной стороны, и кедра сибирского, с другой стороны, сформировался двухъярусный древостой (С и Б в первом ярусе, К – во втором). Интересно, что на данном участке значительное опережение по росту в высоту сосны обыкновенной над кедром сибирским (в 2,5 раза) было отмечено уже в 18-летнем возрасте [Хусаинов, 1967]. По видовому составу культуры представлены как чистыми насаждениями (10К – участки Уфимский-1, Уфимский-2 и Стерлитамакский в Башкирском Предуралье, Белорецкий-2 на Южном Урале), так и смешанными (с сосной, елью, пихтой и лиственными породами в Башкирском Предуралье, с сосной и лиственными породами на Южном Урале).

Таксационные показатели кедра сибирского в лесных культурах в Башкирском Предуралье

Участок лесных культур	Год посадки / возраст ¹	Таксационные показатели ²					
		Состав древостоя	Средняя высота / средний прирост, м	Средний диаметр / средний прирост, см	Класс бонитета	Полнота	Запас древесины / средний прирост, м ³ /га
Аскинский	1965 / 51	4К3Е1С1П1Лп+Б	15,9 / 0,31	21,0 / 0,41	II	0,71	181 / 3,55
Бакалинский	1957 / 59	8К2Е+Б	13,2 / 0,23	18,6 / 0,32	IV	0,86	174 / 2,95
Бирский	1967 / 50	7К3С ед. БКл	12,2 / 0,24	14,9 / 0,30	III	0,81	155 / 3,10
Карандельский	1963 / 53	9К1Б+С	13,5 / 0,25	19,4 / 0,37	III	1,23	239 / 4,51
Мишкинский	1965 / 51	6К4С ед. Вз	14,6 / 0,29	18,9 / 0,37	II	1,16	268 / 5,25
Стерлитамакский	1963 / 53	10К	16,9 / 0,32	15,4 / 0,29	II	1,13	291 / 5,49
Татышлинский	1963 / 53	6К4Е+ПБИВ ед. ЛпОс	15,2 / 0,29	20,6 / 0,39	II	1,14	281 / 5,30
Туймазинский	1949 / 66	5С5Б; 7К3Кл+Лп ед. Д ³	15,9 / 0,24	18,7 / 0,28	III	0,83	204 / 3,09
Уфимский-1	1961 / 53	10К	15,3 / 0,29	20,1 / 0,38	II	0,97	218 / 4,11
Уфимский-2	1955 / 62	10К+С ед. Бх ⁴	14,5 / 0,23	24,4 / 0,39	III	0,88	188 / 3,03
Янаульский	1972 / 44	9К1С+Е ед. Б	14,3 / 0,32	19,5 / 0,44	II	0,82	180 / 4,09

Примечание. ¹ Возраст на момент таксационного описания (с учетом года описания; таксационные описания выполнены преимущественно в 2015 г., участок Уфимский-1 в 2013 г., Туймазинский – в 2014 г., Бирский и Уфимский-2 – в 2016 г.); ² Средняя высота / среднемноголетний прирост по высоте, средний диаметр / средний прирост по диаметру и класс бонитета приведены для кедра сибирского, полнота и запас древесины / средний прирост по запасу – для всего насаждения; ³ Состав первого и второго ярусов; ⁴ Бх – бархат амурский.

Таблица 26

Таксационные показатели кедровых культур на Южном Урале

Участок лесных культур	Год посадки / возраст ¹	Таксационные показатели ²						Полнота	Запас древесины / средний прирост, м ³ /га
		Состав древостоя	Средняя высота / средний прирост, м	Средний диаметр / средний прирост, см	Класс бонитета	Класс бонитета	Средний прирост, см		
Белорецкий-1	1959 / 57	8К2С ед. Б	15,8 / 0,28	24,8 / 0,44	III	III	0,69	185 / 3,25	
Белорецкий-2	1907 / 109	10К	23,8 / 0,22	33,6 / 0,31	III	III	1,15	435 / 3,99	
Белорецкий-3	1964 / 52	8К2С+Б	15,3 / 0,29	18,8 / 0,36	II	II	1,14	273 / 5,25	
Белорецкий 4	1962 / 54	8К2С+Б	14,9 / 0,27	28,9 / 0,54	III	III	1,04	244 / 4,52	
Бурзянский	1965 / 51	4К3С1Б1Ос1Лп+Д ед. Кл	13,3 / 0,26	13,2 / 0,26	III	III	1,19	246 / 4,82	
Салаватский	1963 / 53	7К2С1Б	15,8 / 0,30	17,7 / 0,33	II	II	1,15	286 / 5,40	
Учалинский	1960 / 56	6К2С2Б ед. Ос	14,7 / 0,26	16,6 / 0,30	III	III	0,88	188 / 3,36	

Примечание. ¹ Возраст на момент таксационного описания (с учетом года описания; таксационные описания выполнены в 2015 г.); ² См. примечания к табл. 25.

В смешанных культурах кедр в большинстве случаев значительно доминирует в составе древостоя (6–9 единиц кедра по запасу древесины), на двух участках (Аскинском в Башкирском Предуралье и Бурзянском на Южном Урале) преобладает незначительно (4К). Лиственные породы (в т.ч. береза), очевидно, вошли в состав насаждений самопроизвольно в процессе роста культур. Интересно, что наименьшее преобладание кедра и, соответственно, наибольшее внедрение лиственных пород в состав насаждений характерно для культур с групповым способом посадки (Аскинский, Бурзянский и Учалинский участки), которые отличаются значительными «бескедровыми» пространствами между биогруппами.

Рассмотрим участки (см. табл. 25 и 26), выделяющиеся наилучшими таксационными показателями (исключая пока что южноуральский участок Белорецкий-2, который трудно сравнивать с остальными из-за его возраста). По росту в высоту (рис. 30 в цв. вкл., рис. 31 и 32) особо выделяются Стерлитамакский, Янаульский и Аскинский участки в Башкирском Предуралье, Салаватский участок на Южном Урале со среднемноголетним приростом в 30–32 см в год и средней высотой деревьев до 16–17 м. Максимальная высота деревьев в Стерлитамакском участке (возраст – 53 года) составляет 18,5 м, в Салаватском (53 года) и Аскинском (51 год) – 17,5 м, Янаульском (44 года) – 16 м.

По диаметру ствола (см. рис. 30 в цв. вкл., рис. 32 и 33) в первую очередь выделяются Янаульский и Аскинский участки в Башкирском Предуралье (среднемноголетний радиальный прирост – 4,1–4,4 мм в год, средний диаметр ствола – 19,5–21 см), Белорецкий-1 и Белорецкий-4 на Южном Урале (прирост 4,4–5,4 мм в год, диаметр –



Рис. 31. Янаульский участок лесных культур в Башкирском Предуралье (слева) и Салаватский на Южном Урале (справа) с наиболее интенсивным ростом в высоту, наряду со Стерлитамакским (см. рис. 30 в цв. вкл.) и Аскинским (см. ниже рис. 33) участками

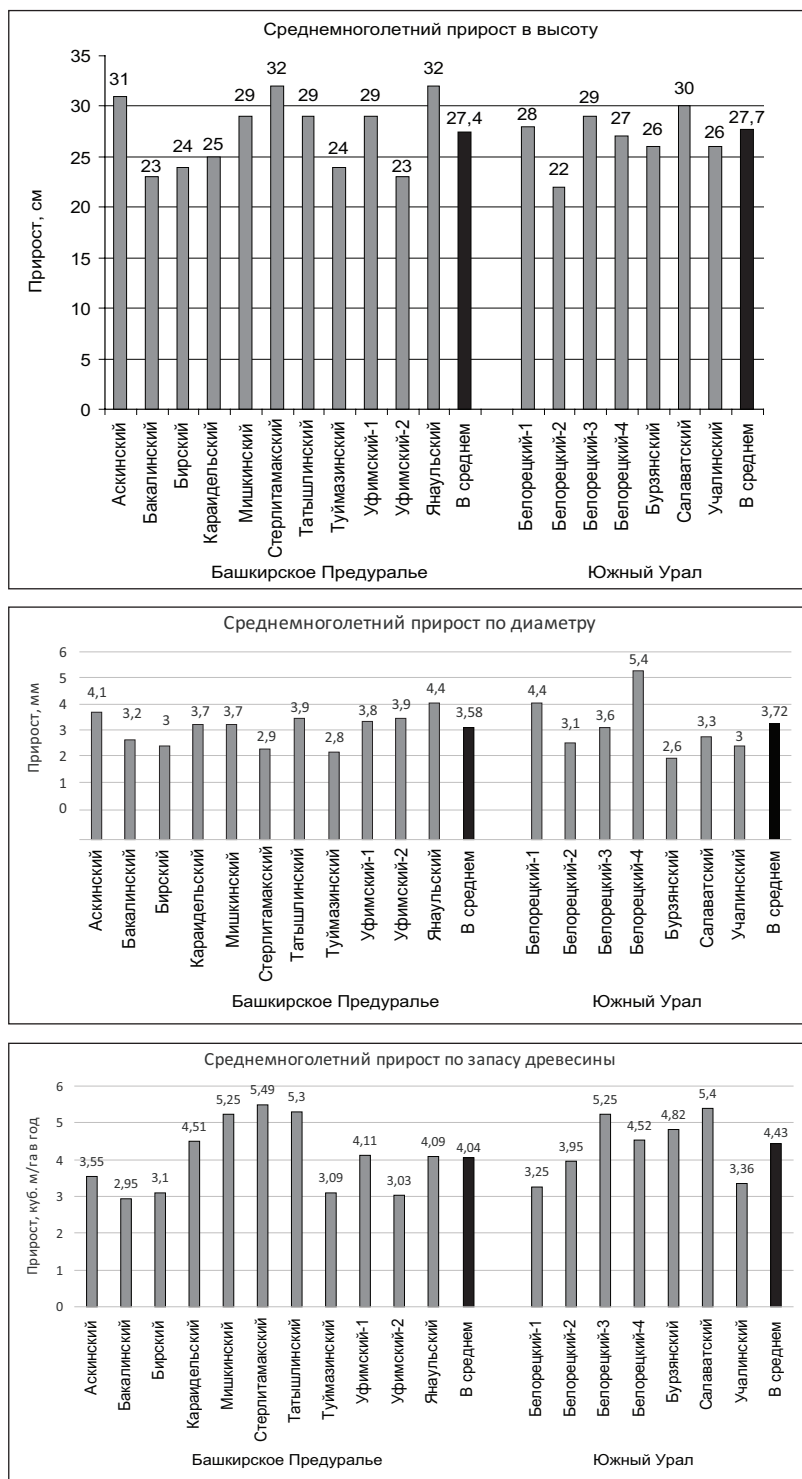


Рис. 32. Показатели среднегодового прироста лесных культур кедра сибирского по основным таксационным характеристикам



Рис. 33. Аскинский (вверху) и Янаульский (внизу) участки лесных культур в Башкирском Предуралье с наибольшим диаметром ствола, наряду с участками Белорецкий-1 (см. рис. 30 в цв. вкл.) и Белорецкий-4 (см. рис. 6) на Южном Урале

24,8–28,9 см). Наиболее толстые деревья на этих участках имеют следующие диаметры: на Янаульском (44 года) – 35 см, Аскинском (51 год) – 41 см, Белорецком-1 (57 лет) – 36 см, на «привитом» Белорецком-4 (54 года) – 43 см.

Большинство участков лесных культур являются высокополнотными (полнота >0,8). Около половины участков (8 из 18) характеризуются как высокобонитетные (II класс бонитета), что свидетельствует об их высокой продуктивности в условиях региона. Один участок (Бакалинский в Башкирском Предуралье) низкобонитетный (IV класс), остальные – среднебонитетные (III класс).

В Башкирском Предуралье по запасу древесины (см. рис. 30 в цв. вкл., рис. 32 и 34) особо выделяются высокобонитетные участки Стерлитамакский, Татышлинский и Мишкинский (они характеризуются и наибольшей полнотой древостоя), запас древесины в которых составляет 268–291 куб. м/га со среднемноголетним приростом запаса 5,25–5,49 куб. м/га в год. На Южном Урале наиболее производительные участки – Белорецкий-3 и Салаватский, также имеющие бонитет II и полноту больше 1,0: запас древесины в них составляет 273–286 куб. м/га, средний прирост по запасу – 5,25–5,40 куб. м/га в год.

Для удобства проведения литературного обзора мы выделили несколько возрастных групп соответственно возрасту изученных лесных культур: около 45 лет (этой группе соответствует Янаульский участок), 50–60 лет (большая часть изученных участков), 61–70 лет (Уфимский-2 и Туймазинский участки). В условиях интродукции культуры кедр сибирского в возрасте около 45 лет (плюс-минус 2–3 года) в обобщенном виде характеризуются следующими таксационными показателями (Московская, Ленинградская, Архангельская, Вологодская, Ярославская, Липецкая, Калужская, Челябинская области, Чувашия, Башкирия, Марий Эл) [Гиргидов, 1955; Кучеров, Федорако, 1968; Игнатенко, 1988; Дроздов, Дроздов, 2005; Ипатов, 2005; Семаев, 2008; Чернов, Митрофанов, 2008; Карасев, Карасева, 2013; Еремин и др., 2014; Хамитов, 2015; Хамитов, Андронова, 2016]: высота обычно составляет 8,5–15 м (средний прирост 21–33 см в год), диаметр ствола 9,2–17 см (2,1–4,3 мм в год), бонитет II–III (I), запас древесины – 110–190 куб. м/га (2,56–4,22 куб. м/га в год).

Обобщенные данные по таксационным показателям интродукционных культур кедр сибирского в возрасте 50–60 лет следующие (Ленинградская, Московская, Псковская, Калининская, Липецкая, Челябинская области, Карелия, Башкирия, Чувашия, Марий Эл) [Гиргидов, 1955; Андреев, 1967; Кучеров, Федорако, 1968; Лукин, 1970; Неверов, 1972; Игнатенко, 1986, 1988; Подгорбунских, Кожевников, 1992; Брынцев и др., 2012; Карасев, Карасева, 2013; Еремин и др., 2014]: высота культур составляет 10–17 (22) м (22–28 см в год), диаметр – 14–32 см (2,8–5,3 мм в год), бонитет – II–III, запас – 110–290 (2,20–4,83 куб. м/га в год). Указывается в ряде случаев, что по таксационным показателям в смешанных культурах кедр сибирский в этом возрасте уступает сосне и ели [Зайков, 1981; Еремин и др., 2010].

Культуры 61–70-летнего возраста. Для этой возрастной группы по имеющимся источникам можно привести следующие данные (Ленинградская, Архангельская, Московская, Псковская, Калужская, Челябинская области, Белоруссия, Марий Эл) [Шкутко, 1970; Неверов, 1972; Игнатенко, 1986, 1988; Дроздов, 1987; Янгутов, Дроздов, 1989; Дроздов, 1992; Дроздов, Дроздов, 2005; Ипатов, 2006; Чернов, Митрофанов, 2008; Еремин и др., 2014; Бродников, Лазарева, 2016]: высота древостоя – 12–20 (22) м (20–29 см в год), диаметр – 18–33 (44) см (2,9–4,7 мм в год), бонитет – II–III, запас – 180–300 куб. м/га (2,95–4,29 куб. м/га в год).



Рис. 34. Участки лесных культур Татышлинский в Башкирском Предуралье (слева) и Белорецкий-3 на Южном Урале (справа) с наибольшим запасом древесины, наряду со Стерлитамакским, Мишкинским (см. рис. 30 в цв. вкл.) и Салаватским (см. рис. 31) участками

Информации по лесным культурам кедра сибирского в пределах природного ареала по рассматриваемым возрастным группам мы обнаружили немного (Новосибирская, Омская области, Красноярский край, Хакассия) [Габеев, 1965; Бех, Таран, 1979; Зайков, 1981; Николаева и др., 2006; Братилова, Власов, 2013]. В возрасте 50–60 лет высота культур составляет 13–18 м (26–30 см в год), диаметр – 13–20 см (2,6–3,3 мм в год), бонитет III, запас – 230–380 куб. м/га (около 5,5 куб. м/га в год). В возрасте 61–70 лет высота насаждений лежит в пределах 16–22 м (27–31 см в год), диаметр – 28–46 см (4,7–6,6 мм в год). В целом, эти показатели несколько выше, чем в условиях интродукции.

Сопоставление полученных нами материалов (см. табл. 25 и 26) с приведенными данными показывает, что по своим таксационным показателям, в т.ч. по производительности лесные культуры кедра сибирского в Башкирском Предуралье и на Южном Урале не уступают, а в целом ряде случаев (особенно по запасу древесины) превосходят искусственные насаждения вида в других интродукционных регионах. Таксационные характеристики в районе наших исследований ненамного меньше, чем в лесных культурах кедра сибирского в природном ареале вида. Сравнение с таблицами хода роста естественных насаждений кедра сибирского в различных географических районах [Третьяков и др., 1965; Козловский, Павлов, 1967; Лесотаксационный справочник, 1980; Нагимов и др., 2003; Семечкин и др., 2005] свидетельствует также о том, что установленные нами таксационные показатели культур не только соответствуют, но иногда и превышают показатели роста естественных древостоев соответствующего

возраста, приближаясь в этом отношении к насаждениям I–II классов бонитета [Семечкин и др., 2005].

Установлена также густота исследуемых лесных культур по числу деревьев в пересчете на гектар (прил. 35). Показатель варьирует от 609 до 2320 шт./га в Башкирском Предуралье, от 625 до 2119 шт./га на Южном Урале (без старовозрастного участка). По соотношению «частной» густоты культур (без учета лиственных пород, внедрившихся в состав насаждений в процессе роста) и рассчитанной ранее густоты посадки (см. прил. 32) вычислен процент сохранности/отпада деревьев на участках со времени закладки культур до настоящего времени (см. прил. 35). Отпад деревьев, являющийся результатом многих причин, в т.ч. естественного самоизреживания культур и, в ряде случаев, ослабления жизненного состояния, составил в Башкирском Предуралье 67–84%, на Южном Урале – 65–85%.

6.1.3. Таксационная структура старовозрастного кедровника

Таксационная структура 109-летнего кедровника Белорецкий-2 (возраст на момент таксационного описания) пока оставалась вне поля нашего рассмотрения. Участок, как мы полагаем (см. раздел 2.2), заложен в 1907 г., предположительно 3-летними сеянцами от посева семян 1904 г.; в 1906 г., возможно, осуществлялась сплошная подготовка почвы. Имеются сведения, что до закладки земля под участком находилась в сельскохозяйственном использовании [Кучеров, Федорако, 1968]. Первоначальная площадь культур составляла 2,1 га [Рябчинская, 1961], в настоящее время – 1,4 га.

Культуры созданы на выровненном участке северо-западной экспозиции с крутизной склона 1–3° (см. прил. 30). Почва на участке – горнолесная темно-серая черноземовидная, среднелесная, среднесуглинистая, свежая; тип условий местопрорастания C₂, степень задернения почвы – слабая. Проективное покрытие травяного яруса с преобладанием костяники (*Rubus saxatilis*) не превышает 5–15%; кустарниковый ярус редкий с проективным покрытием в 5%; тип леса – кедровник редкотравно-костяничный (см. прил. 31).

Создатели этого участка (под руководством лесничего Ф.К. Кёрбера, см. раздел 1.2) использовали, предположительно, случайный способ посадки культур (см. прил. 32). Нам не удалось проследить ни рядовую, ни групповую схему закладки: деревья распределены «случайно-хаотическим» образом. Минимальные интервалы в некоторых точках составляют 1–5 м, поэтому за первоначальную схему посадки нами была принята формула 1×5 м. Исходя из этого, густота посадки составила 2000 шт./га. Ранее высказывалось мнение не о посадке, а о посеве данных культур в плужные борозды [Кучеров, Федорако, 1968]. Однако, наши наблюдения этого не подтверждают: при посевном способе хотя бы в некоторых местах деревья должны были оставаться сближенными, однако таких «посевных рядов», даже коротких, мы не нашли. Исходя из густоты древостоя на нынешнее время (611 шт./га), отпад деревьев за 109-летний период существования культур составил 69,4% (см. прил. 35) – это один из наименьших показателей для всего района исследований (при том, что по возрасту насаждение примерно в 2 раза старше других участков).

Древостой одноярусный, чистый (10К), однако, около полувека назад в составе древостоя отмечалась сосна [Рябчинская, 1961; Хусаинов, 1967]. Нами установлены

следующие таксационные показатели (см. табл. 26, рис. 35, прил. 34): средняя высота насаждения 23,8 м (средний прирост 22 см в год), средний диаметр ствола – 33,6 см (прирост 3,1 мм в год), класс бонитета – III, полнота – 1,15, запас древесины – 435 куб. м/га (прирост 3,99 куб. м/га в год). Максимальная высота деревьев – 25,5 м, наибольший диаметр ствола – 51 см.

В возрасте 43 лет (т.е. около 1950 г.) высота культур составляла 10,2–11,7 м, диаметр ствола – 11,4–13,3 см, запас древесины – до 164 куб. м/га, средний прирост древесины до 4 куб. м/га в год [Кучеров, Федорако, 1968]. К 1960–1963 гг. (в возрасте около 53–56 лет) белорецкие культуры имели следующие таксационные показатели: высота 13–17 м, полнота 0,7–0,8, средний диаметр ствола 16–17 см, бонитет II–III, запас древесины – около 200 куб. м/га, средний прирост древесины – около 3,7 куб. м/га в год [Рябчинская, 1961; Хусаинов, 1967; Кучеров, Федорако, 1968]. Таким образом, за последние 60 лет высота деревьев увеличилась примерно в 1,5 раза, диаметр ствола – в 2 раза, полнота – в 1,4 раза (за счет существенного увеличения диаметра ствола), продуктивность по запасу древесины – в 2,2 раза (запас древесины за это время возрос на 235 куб. м/га). Интересно, что среднемноголетний прирост по запасу на 1950 г., на 1960–1963 г. и на сегодняшнее время примерно одинаков (около 4 куб. м/га в год). Если же сравнивать таксационные показатели рассматриваемого нами участка с более молодыми культурами (см. табл. 26), то можно констатировать



Рис. 35. Участок старовозрастных лесных культур Белорецкой-2 – ботанический памятник природы

следующее. В условиях интродукции на Южном Урале темпы прироста кедра сибирского на этапе от 50–60 до 110 лет заметно снижаются по высоте (с 28 до 22 см в год), в меньшей степени – по диаметру ствола (с 3,7 мм до 3,1 мм в год) и в наименьшей степени – по запасу древесины (с 4,4 до 4,0 куб. м/га в год).

Имеются немногочисленные литературные сведения по таксационным показателям культур кедра сибирского в возрасте около 110 лет (плюс-минус 10 лет) в условиях интродукции (Ленинградская, Ярославская, Калужская, Владимирская, Ивановская, Орловская, Нижегородская области, Марий Эл) [Игнатенко, 1986, 1988, Янгутов, Дроздов, 1989; Храмова, Смирнова, 2007; Брынцев и др., 2012; Еремин и др., 2014]. Высота таких насаждений составляет 15–26 м (средний прирост 15–24 см в год), диаметр – 20–40 (до 46–54) см (2,0–3,6 мм в год), бонитет III, запас – 300–320 (3,0 куб. м/га в год). Наши данные (см. табл. 26), как и в случае с культурами меньшего возраста (см. выше), вполне соответствуют средним (типичным) показателям высоты и диаметра ствола, а по запасу даже превышают интродукционные культуры в других регионах. Более того, сопоставление с таблицами хода роста природных насаждений кедра сибирского показывает [Третьяков и др., 1965; Козловский, Павлов, 1967; Лесотаксационный справочник, 1980; Семечкин и др., 2005; Усольцев, 2013], что участок Белорецкий-2 характеризуется таксационными показателями, типичными для естественных древостоев II–III бонитета того же возраста (исключая запас древесины, который в нашем случае меньше).

Несмотря на относительно невысокие значения среднееголетнего прироста по высоте, диаметру и запасу древесины по сравнению с другими участками (см. табл. 25 и 26), старовозрастные Белорецкие культуры по абсолютным значениям таксационных показателей являются лучшими в Башкирском Предуралье и на Южном Урале (см. рис. 30 в цв. вкл.). Вероятно, этот участок можно отнести к числу наиболее производительных среди всех кедровых насаждений за пределами естественного ареала вида.

6.1.4. Таксационные особенности культур, созданных био группами

Три участка из 18 обследованных заложены путем групповой посадки деревьев (см. прил. 32). На участках, созданных гнездовым способом – Аскинском в Башкирском Предуралье и Бурзянском на Южном Урале, размеры гнезд, представлявших собой при посадке, вероятно, круги или прямоугольники, составляли 1,5×1,5 м и 1,5×2 м соответственно, количество растений в гнезде – 5–6 и 10 шт. соответственно. На первом участке расстояние между гнездами по двум взаимно перпендикулярным направлениям равнялось 3,5×5,5 м, на втором – 3,2×4,2 м. Исходя из этого, густота посадки в Аскинском участке составила примерно 2,4 тыс. шт./га, в Бурзянском – 7,4 тыс. шт./га. На Учалинском участке на Южном Урале, заложенном прямоугольными площадками, их размеры составляли в среднем 2,5×4 м, расстояния между площадками 5×8,3 м. Внутри площадок, каждая из которых была образована 2–3 короткими рядами, размещалось 10–15 растений. Расчетная густота посадки оказалась равной 2,9 тыс. шт./га. Таким образом, в двух случаях густота посадки в культурах с групповым способом закладки была одной из наименьших в районе исследований (2,4–2,9 тыс. шт./га), в третьем случае (7,4 тыс. шт./га) – большой.

Характеристика условий местопроизрастания культур с групповой посадкой дана в приложениях 30 и 31, таксационные показатели в подробном виде приведены в приложениях 32, 33–35, таблицах 25 и 26. Все 3 участка занимают выровненные или слегка покатые местоположения (рис. 36 в цв. вкл. и рис. 37; см. также рис. 3 в цв. вкл). Аскинский участок заложен в достаточно богатых почвенных условиях (темно-серая лесная почва, среднесуглинистая, среднемошная, влажная, тип условий местопроизрастания – С₃). Учалинский участок занимает менее богатую и менее мощную почву, тип которой точно не определен (горнолесная «бурая» – с необычной буро-коричневой окраской верхних горизонтов, легкосуглинистая, свежая, ТУМ – С₂). Наконец, Бурзянский участок характеризуется относительно бедной почвой (светло-серая, переходная между легкосуглинистой и супесчаной, свежая, ТУМ – В₂).

В таблице 27 таксационные показатели по рассматриваемым участкам представлены отдельно. Для всех участков (особенно, Аскинского и Бурзянского) характерен многовидовый состав древостоя и наименьшая доля участия в нем кедра (4–6 единиц по запасу древесины) по сравнению с большинством остальных культур кедра сибирского в районе исследований. Очевидно, это связано с более интенсивным внедрением лиственных древесных пород в «пустые» пространства между биогруппами (гнездами, площадками). Интересно, что суммарное проективное покрытие трав и кустарников на участках (исключая Бурзянский, заложенный с гораздо более плотным размещением гнезд) – одно из самых больших в регионе (75–95%; см. прил. 31). На Учалинском участке проективное покрытие травяного и кустарникового ярусов



Рис. 37. Аскинский участок в Башкирском Предуралье, заложенный гнездовой посадкой деревьев (см. также рис. 33)

**Таксационные показатели кедра сибирского в лесных культурах,
созданных биогруппами**

Таксационные показатели	Участки лесных культур		
	Аскинский	Бурзянский	Учалинский
Возраст, лет	51	51	56
Состав древостоя	4К3Е1С1П1Лп +Б	4К3С1Б1Ос1Лп +Д ед. Кл	6К2С2Б ед. Ос
Средняя высота, м	15,9	13,3	14,7
Средний прирост в высоту, см/год	31,2	25,9	26,3
Средний диаметр ствола, см	21,0	13,2	16,6
Средний прирост по диаметру ствола, мм/год	4,1	2,6	3,0
Класс бонитета	II	III	III
Полнота	0,71	1,19	0,88
Запас древесины, куб. м/га	181	246	188
Средний прирост по запасу, куб. м/га в год	3,55	4,82	3,36
Густота посадки, шт./га	2378	7440	2850
Общая густота культур, шт./га)	609	2119	1092
Частная густота культур, шт./га	441	1587	1009
Сохранность / отпад, %	18,5 / 81,5	21,3 / 78,7	35,4 / 64,6

внутри площадок и между площадками (разделенными пространством в 5–8 м; см. прил. 32), резко различается: 3–5% и 70–95% соответственно.

По средней высоте, диаметру ствола и их среднегодовалым приростам, а также классу бонитета лидерство принадлежит Аскинскому участку: как уже отмечалось в разделе 6.1.2, эти показатели входят в число наивысших в регионе. Вместе с тем, в связи с невысокой исходной густотой посадки (см. табл. 27, прил. 32 и 35), сравнительно низкой фактической густотой культур и значительным отпадом деревьев (81,5%), полнота насаждения (0,71) и запас накопленной древесины (181 куб. м/га) в Аскинском участке – одни из наименьших в регионе, прирост по запасу (3,6 куб. м/га в год) – в числе средних показателей. Все-же, при столь низкой полноте (в возрасте около 50 лет), за счет высоких значений высоты и диаметра, а также их среднегодовых приростов, продуктивность насаждения, если сравнивать ее с насаждениями той же полноты, но меньшей высоты и диаметра [Лесотаксационный справочник, 1980], оказывается достаточно высокой.

Бурзянский участок отличается значительной густотой посадки, а также фактической густотой и полнотой насаждения (см. табл. 27). Одновременно с этим, показатели высоты, диаметра ствола и их приростов относятся к числу наименьших во всем регионе. Тем не менее, благодаря высокой полноте, насаждение формирует сравнительно большой запас древесины (246 куб. м/га). Пониженный диаметр ствола в густо посаженных лесных культурах – обычное явление [Редько и др., 1985]. Одной из причин слабого роста в высоту (и, в какой-то мере, по диаметру

ствола) являются, возможно, менее благоприятные лесорастительные условия на Бурзянском участке (см. выше). Другой немаловажной причиной может быть значительная затененность культур, которые со всех сторон окружены массивом лиственного леса.

Учалинский участок характеризуется средними показателями высоты и диаметра ствола (и их среднемноголетних приростов), густоты деревьев и полноты (см. табл. 27, прил. 32 и 35). Сохранность культур с момента посадки (при сравнительно малой густоте посадки) является одной из наиболее высоких в районе исследований (35,4%), а отпад, соответственно, – один из самых низких (64,6%). Значения запаса древесины и среднего прироста по запасу близки к таковым в низкополнотном Аскинском участке (см. выше) и в целом снижены по сравнению со многими другими участками (см. табл. 25 и 26) и усредненными показателями для всего региона (см. раздел 6.1.6).

Таким образом, лесные культуры, созданные биогруппами, характеризуются многовидовым составом древостоя и наименьшей долей участия в нем кедров. Кроме того, эти участки выделяются сравнительно невысокими таксационными показателями (исключая Аскинский участок, однако и здесь запас древесины небольшой).

6.1.5. Таксационные особенности культур кедров сибирского, привитого на сосну обыкновенную

Участки Уфимский-2 в Башкирском Предуралье и Белорецкий-4 на Южном Урале представляют собой рядовые посадки привитых деревьев кедров сибирского (см. прил. 32, рис. 38 в цв. вкл, а также рис. 6), подвоями для которых служила сосна обыкновенная [Рябчинская, Рябчинский, 1958; Putenikhin, 2011]. Наличие достаточно крупных «площадных» культур привитого кедров в Башкирии в возрасте 54–62 лет (с размером участков до 0,5 га), а не отдельных деревьев или групп, как это имеет место в некоторых других районах интродукции [Алимбек, 1972; Игнатенко, 1988], – достаточно редкое явление (Московская, Свердловская, Челябинская области) [Хохрин, 1966; Дроздов, 1989; Янгутов, Дроздов, 1989; Петров и др., 1992; Дроздов, Дроздов, 2005; Чернов, Митрофанов, 2008; Мерзленко и др., 2017].

На Уфимском участке кедр прививался в 1956–1958 гг. на 3–5-летние культуры сосны (т.е. участок создавался прививкой «на месте») [Рябчинская, Рябчинский, 1958]. Культуры были заложены с шириной междурядий в 1,5 м и с шагом посадки в 0,7 м. Наши промеры, однако, выявили схему 1,5–2×1,75 м: вероятно, спустя недолгое время после посадки и прививки культуры были прорежены в 2 с лишним раза. Расчетная густота посадки (с учетом прореживания) составила 3,2 тыс. шт./га (см. прил. 32).

Белорецкий-4 участок был заложен, вероятно, уже привитым посадочным материалом, выращенным в питомнике. Об этом свидетельствует сообщение В.В. Рябчинской [1961] о том, что в 1959 г. в Белорецком лесхозе проводились работы по прививке кедров на сосну. Участок был создан в 1962 г., следовательно, для посадки использовали 3-летние привитые саженцы. Биологический возраст посадочного материала, вероятно, составлял около 6 лет, поскольку прививку кедров в то время рекомендовали производить на сеянцы сосны 3–4-летнего возраста [Рябчинская, Рябчинский, 1958]. Размещение растений при посадке соответствует схеме 2,5×1 м, из чего следует, что густота посадки на привитом Белорецком участке составляла 4 тыс. шт./га (см. прил. 32).

Условия местопроизрастания «привитых» культур охарактеризованы в приложениях 30 и 31. В обоих случаях культуры заложены на слегка покатых участках с достаточно богатыми темно-серыми лесными среднемошными свежими почвами. Таксационные показатели представлены в приложениях 32–34, а также отдельно в таблице 28. Оба участка, если сравнивать их с другими культурами, а также с усредненными данными по всему региону (см. раздел 6.1.6), характеризуются промежуточными показателями высоты и прироста по высоте. В согласии с этим, рост в высоту соответствует III классу бонитета. По диаметру ствола картина иная: толщина ствола на привитых участках – наибольшая среди всех культур (не считая старовозрастного кедровника); радиальный прирост также в числе наивысших. У отдельных деревьев максимальная толщина ствола на Белорецком участке достигает 43 см (средний радиальный прирост около 7 мм в год), на Уфимском – 32 см (5 мм в год).

Наряду с культурами, посаженными биогруппами (см. раздел. 6.1.4), «привитые» культуры имеют меньшую, сравнительно с другими участками, густоту посадки, а также современную густоту размещения деревьев (см. табл. 28, прил. 32 и 35). Величина отпада на Уфимском-2 участке составляет 79%, на Белорецком-4 – 85%. Таким образом, в связи со значительным изреживанием культур со времени посадки прирост деревьев по диаметру ствола происходил быстрее, чем в высоту. Возможно, увеличение диаметра ствола привоя (кедра) в какой-то степени стимулировалось и подвоем (сосной).

На Белорецком-4 участке за счет высоких значений диаметра (при довольно низкой фактической густоте; см. табл. 28 и прил. 35) полнота насаждений оказывается достаточно большой; запас сформированной древесины и прирост по запасу несколько превышают усредненные показатели для всего региона (см. раздел 6.1.6). При столь же низкой густоте Уфимского-2 участка, из-за меньших значений диаметра и высоты деревьев, полнота его снизилась, запас древесины «упал» ниже среднего по региону, а среднегодовалый годичный прирост запаса оказался одним из наименьших (участок Уфимский-2 по возрасту превосходит многие другие участки, поэтому в пересчете на возраст средние приросты в нем оказываются меньшими при более или менее равных значениях высот, диаметров и запасов).

В «привитых» культурах нами измерены также следующие показатели: высота подвоя-сосны от поверхности земли до места срастания с привоем-кедром, диаметр кедра в 10–15 см выше места срастания прививки, диаметр сосны в 10–15 см ниже места срастания. На двух рассматриваемых участках высота подвоя резко различается: в Уфимских культурах место срастания прививочных компонентов располагается в среднем на высоте 19 см от земли (максимум 59 см), в Белорецких – 50 см (максимум 91 см). Диаметр кедра-привоя выше места прививки в обоих случаях в среднем больше (на 2–2,5 см), чем диаметр сосны-подвоя. Следовательно, кедр сибирский, привитый на сосну обыкновенную, растет по диаметру несколько интенсивнее, чем сосна. По литературным данным [Кузнецова, 2001, 2003а; Петров и др., 1992; Дарикова, 2013; Pravdin, Iroshnikov, 1982], у отдельно стоящих привитых деревьев подобная «несовместимость» межвидовых прививок по диаметру нередко приводит к гибели в результате обламывания ствола под действием сильных ветров. Однако, в относительно плотных культурах, как можно убедиться в нашем случае, привитые деревья гораздо более устойчивы к ветровалу и могут сохраняться десятилетиями, формируя древостой, более или менее тождественные обычным культурам.

**Таксационные показатели культур кедра сибирского, привитого
на сосну обыкновенную**

Таксационные показатели	Участки лесных культур	
	Уфимский-2	Белорецкий-4
Возраст, лет	62	54
Состав древостоя	10К+С ед. Бх ¹	8К2С+Б
Средняя высота, м	14,5	14,9
Средний прирост в высоту, см/год	23,4	27,6
Средний диаметр ствола, см	24,4	28,9
Средний прирост по диаметру ствола, мм/год	3,9	5,4
Класс бонитета	III	III
Полнота	0,88	1,04
Запас древесины, куб. м/га	188	244
Средний прирост по запасу, куб. м/га в год	3,03	4,52
Густота посадки, шт./га	3249	3978
Общая густота культур, шт./га	696	625
Частная густота культур, шт./га	671	606
Сохранность / отпад, %	20,7 / 79,3	15,2 / 84,8
Высота подвоя (сосны) / пределы, см	18,5±2,57* ² / 5-59	49,9±1,98* / 20-91
Средний диаметр кедр выше места прививки / пределы, см	27,3±0,80* / 20-36	30,7±0,89* / 13-44
Средний диаметр сосны ниже места прививки / пределы, см.	25,3±0,95* / 15-35	28,4±0,69* / 12-39

Примечание. ¹ Бх – бархат амурский; ² * Различия между высотой подвоя на двух участках, а также между диаметрами привоя (кедра) и подвоя (сосны) в пределах каждого участка статистически достоверны хотя бы на 5%-ном уровне значимости.

Поскольку оба участка были изначально представлены только привитыми растениями кедр (10К), то имеющиеся на сегодня в составе насаждений деревья сосны представляют собой, вероятно, неприжившиеся прививки (кедр-привой отпал, а подвойная сосна сохранилась) [Putenikhin, 2011]. Доля неприжившихся прививок, т.е. доля деревьев сосны на Уфимском-2 участке составляет 3,7%, на Белорецком-4 – 12,9% (см. прил. 35). Эти цифры, в отличие от сохранности/отпада деревьев с момента посадки культур (см. выше), в какой-то степени могут отражать приживаемость/отпад черенков кедр сибирского (прививаемых на сосну) после закладки культур.

В литературе сведений о «привитом» на сосну кедре сибирском мы находим немного; большей частью речь идет об отдельных «привитых» деревьях, о плантациях вегетативного (прививочного) происхождения [Храмова, 1969, 1974; Алимбек, 1972; Игнатенко, 1988; Кузнецова, 2001, 2003а, 2007б; Ревин, 2010; Дарикова, 2013]. Так сообщается, что в Татарии в группе привитых кедров 36-летнего возраста у 63,9% экземпляров диаметры привоя и подвоя были одинаковыми, у 19,4% деревьев привой (кедр) сформировал более толстый ствол, у 16,7% более толстым оказался подвой (сосна) [Алимбек, 1972]. Только в некоторых источниках приводится краткая информация по таксационным показателям привитых культур кедр [Хохрин, 1966; Дроздов, 1989; Петров и др., 1992; Дроздов, Дроздов, 2005; Чернов, Митрофанов, 2008]. Например, в Челябинской области на участке в возрасте 45 лет средняя высота деревьев

достигает 13,5 м (30 см в год), диаметра ствола 30,5 см (6,8 мм в год) при диаметре подвоя (сосны) – 26,5 см [Чернов, Митрофанов, 2008]. В Московской области высота 32-летних привитых культур равняется 7,3–9,5 м, привой, как правило, опережает по диаметру подвой (сосну), высота расположения места прививки находится на уровне 0,6–1 м [Дроздов, Дроздов, 2005]. В Московской же области в культурах 66-летнего кедра, привитого на сосну обыкновенную, за последние 13 лет зафиксирован 80%-ный отпад деревьев [Мерзленко и др., 2017].

В нашем случае показатели роста в высоту (в т.ч. среднегодовой прирост) сравнительно ниже при одновременно близких показателях диаметра ствола (см. табл. 28); при этом имеет место то же соотношение диаметра привоя и подвоя, что и в рассмотренных источниках. Таким образом, в Башкирском Предуралье и на Южном Урале культуры кедр сибирского, созданные прививками на сосну обыкновенную, характеризуются сравнительно небольшой высотой деревьев и одновременно выделяются значительным диаметром ствола. Сохранность привитых деревьев составляет 15–21% (довольно высокий показатель для прививок кедр на сосну). Место прививки на деревьях располагается в среднем на высоте 19–50 см от земли; по диаметру ствола кедр-привой превышает сосну-подвой.

Уникальный «площадной» участок лесных культур кедр сибирского, привитого на сосну обыкновенную, в Белорецком районе, по нашему мнению, заслуживает статуса ботанического (лесоводственного) памятника природы республиканского значения.

6.1.6. Сравнительная таксационная характеристика кедр сибирского в Башкирском Предуралье и на Южном Урале

Представляется важным сопоставить между собой таксационные показатели культур кедр сибирского в Башкирском Предуралье, с одной стороны, и на Южном Урале, с другой стороны, а также кедр сибирского и других хвойных пород, входящих в состав смешанных насаждений (табл. 29; см. также табл. 25 и 26, прил. 32–35). Усредненный возраст культур в том и другом регионе (без старовозрастного кедровника Белорецкий-2 на Южном Урале) оказался практически одинаковым – около 54 лет. Это обстоятельство дополнительно обеспечило корректность сравнений. По обобщенному составу насаждений некоторые различия заключаются в следующем: в Башкирском Предуралье кедр сибирский представлен в древостоях 8-ю единицами состава (по запасу древесины), на Южном Урале – 7-ю. В состав ряда участков в Предуралье входит сосна и ель, на Южном Урале – сосна и береза (остальные древесные породы, в т.ч. пихта сибирская в Предуралье, представлены как примеси).

Статистическое сравнение таксационных показателей показывает, что кедр сибирский в двух природно-климатических районах растет практически одинаково как в высоту, так и по диаметру ствола (достоверных различий не обнаружено ни по абсолютным значениям высот и диаметров, ни по среднемуголетним). Во всех случаях можно только отметить некоторую тенденцию увеличения рассматриваемых показателей в условиях Южного Урала. Средний класс бонитета также оказывается близким. Некоторая разница выявляется в полноте насаждений (в Предуралье она ниже стандартной полноты, равной 1,0, а на Южном Урале – выше). Соответственно этому имеет место некоторое превышение южноуральских культур над предуральскими по

**Средние таксационные показатели лесных культур кедр сибирского
в Башкирском Предуралье и на Южном Урале**

Таксационные показатели		Башкирское Предуралье	Южный Урал (без участка Белорецкий-2)
Усредненный возраст насаждений, лет		54,1	53,8
Обобщенный состав древостоя		8К1С1Е+ПБЛпКл ед. ВздОсБх	7К2С1Б ед. ЛпДКлОс
Средняя высота, м	К	14,68±0,410	15,01±0,381
	С	17,23±0,675*	17,00±0,375*
	Е	16,60±0,651*	–
Средний прирост в высоту, см/год	К	27,4±1,13	27,7±0,67
	С	31,9±0,58**	31,6±0,87*
	Е	30,8±3,22	–
Средний диаметр ствола, см	К	19,26±0,804	20,01±2,358
	С	30,60±1,880***	23,20±1,206
	Е	29,10±3,200**	–
Средний прирост по диаметру ствола, мм/год	К	3,58±0,153	3,72±0,418
	С	5,68±0,229***	4,31±0,226
	Е	5,40±0,669*	–
Средний класс бонитета	К	II,6	II,5
	С	I,8	II,0
	Е	II,0	–
Средняя полнота		0,96	1,02
Средний запас древесины, куб. м/га		216,3	237,0
Средний прирост по запасу, куб. м/га в год		4,04±0,291	4,43±0,379
Средняя густота посадки, шт./га		5592	4830
Усредненная общая густота культур, шт./га		1237	1236
Усредненная частная густота культур, шт./га		1175	1110
Средняя сохранность / отпад, %		21,0 / 79,0	23,0 / 77,0

Примечание. * Различия между показателями К и показателями С и Е достоверны на 5%-ном уровне значимости, ** на 1%-ном уровне значимости, *** на 0,1%-ном уровне значимости.

запасу древесины – на 21 куб. м/га. В усредненном виде общая и частная густота культур в этих районах на сегодняшнее время практически одинакова – 1,1–1,2 тыс. шт./га при определенной разнице в густоте посадки – 5,6 тыс. шт./га в Башкирском Предуралье против 4,8 тыс. шт./га на Южном Урале (см. табл. 29 и прил. 35). Это, в свою очередь, обуславливает некоторое несущественное различие в проценте отпада деревьев в культурах того и другого района – 79% и 77% соответственно.

В таблице 29 приведены также некоторые усредненные таксационные показатели для других хвойных пород, входящих в состав смешанных насаждений (см. прил. 33 и 34). В обоих районах сосна обыкновенная по росту существенно обгоняет кедр сибирский того же возраста (в среднем на 2,5 м в высоту и на 11 см по диаметру ствола в Башкирском Предуралье, на 2 м в высоту на Южном Урале). Эта разница значима также и по среднегодовым приростам. Ель сибирская в смешанных культурах Башкирского Предуралья также растет быстрее: ее средняя высота на 2 м, а диаметр ствола – на 10 см больше, чем у кедр. В литературе имеются аналогичные сообщения о том, что в условиях интродукции кедр сибирский в смешанных культурах уступает

по таксационным показателям сосне и ели [Хусаинов, 1967; Зайков, 1981; Еремин и др., 2010].

Таким образом, можно заключить, что культуры кедра сибирского в Башкирском Предуралье и на Южном Урале в целом характеризуются сходством по высоте, диаметру ствола, полноте и густоте насаждений, бонитету и запасу древесины (с незначительной тенденцией увеличения показателей в горнолесной зоне). В смешанных насаждениях кедр сибирский уступает сосне обыкновенной и ели сибирской по росту в высоту и по диаметру ствола.

6.1.7. Товарные и селекционные качества кедра сибирского в лесных культурах

Товарная структура насаждений по соотношению сортиментов древесины (деловой, полуделовой и дровяной) характеризует лесохозяйственную, или коммерческую ценность лесных культур по такому биоморфологическому показателю как степень «прямоствольности/искривленности» деревьев. Оценка селекционного состава позволяет выделить еще более дробные категории, например, плюсовые и нормальные лучшие деревья из числа деловых [Анучин, 1982; Вересин и др., 1985; Путенихин, 2008].

Таблица 30

Товарная структура лесных культур кедра сибирского

Участок лесных культур	Категории товарности по запасу древесины, %			Класс товарности
	Деловая	Полуделовая	Дровяная	
<i>Башкирское Предуралье</i>				
Аскинский	43,2	52,7	4,1	III
Бакалинский	26,1	52,5	21,4	III
Бирский	51,6	35,7	12,7	III
Караидельский	52,6	38,5	8,9	III
Мишкинский	50,3	44,0	5,7	III
Стерлитамакский	71,5	26,6	1,9	II
Татышлинский	76,2	21,3	2,5	II
Туймазинский	73,3	23,3	3,4	II
Уфимский-1	60,2	35,1	4,7	II
Уфимский-2	20,9	54,3	24,8	III
Янаульский	70,7	23,9	5,4	II
В среднем	54,2	37,1	8,7	III
<i>Южный Урал</i>				
Белорецкий-1	78,5	18,3	3,2	II
Белорецкий-2	82,2	15,6	2,2	I
Белорецкий-3	63,5	31,0	5,5	II
Белорецкий-4	49,0	41,6	9,4	III
Бурзянский	56,4	27,6	16,0	III
Салаватский	65,4	26,0	8,6	II
Учалинский	60,4	35,1	4,5	II
В среднем	65,1	27,9	7,0	II
В среднем для всего региона	58,4	33,5	8,1	III

Нами определена товарная структура лесных культур на 18 участках в Башкирском Предуралье и на Южном Урале (табл. 30). Наиболее высоким классом товарности (I) характеризуется старовозрастный участок Белорецкий-2 на Южном Урале (рис. 39) – здесь на долю деловой древесины приходится 82% суммарного запаса насаждения.

На Южном Урале четыре участка оцениваются классом товарности II (Белорецкий-1, Белорецкий-3, Салаватский, Учалинский), два участка – классом III (Белорецкий-4 и Бурзянский). Среди двух последних наименьшим запасом деловой древесины обладает привитой Белорецкий-4 участок (49%), наибольшей долей некачественной «дровяной» древесины – Бурзянский (16%).

В Башкирском Предуралье из 11 участков пять имеют II-й класс товарности, остальные – III-й. На лучших участках II-го класса товарности запас деловой древесины достигает 71–76% (Стерлитамакский, Татышлинский, Туймазинский, Янаульский). Среди культур III-го класса товарности худшими показателями выделяются Бакалинский, Бирский и Уфимский-2 участки, в которых запас деловой древесины не превышает 21–52%, а запас «дровяной» древесины достигает 13–25% (см. рис. 39).

В среднем по соотношению сортиментов древесины предуральские культуры кедр сибирского практически не отличаются от южноуральских (доля деловой древесины составляет 54% и 58% соответственно). Однако по относительному количеству участков с высоким классом товарности Южный Урал «превосходит» Башкирское Предуралье. Наличие культур II-го и I-го классов товарности говорит о том, что кедр сибирский в условиях интродукции в регионе может иметь значительную промышленную ценность.

По селекционному составу большинство участков лесных культур определяются как нормальные насаждения, Бакалинский участок в Башкирском Предуралье – минусовое насаждение (табл. 31, см. также рис. 39). На 8 участках из 18 выявлены нормальные лучшие деревья: это Аскинский, Мишкинский, Стерлитамакский и Туймазинский участки в Башкирском Предуралье, Белорецкий-2, Белорецкий-3 и Салаватский участки на Южном Урале. На участке Белорецкий-2 представлены плюсовые деревья, и в целом доля деревьев наилучших селекционных категорий здесь выше, чем где-либо в другом месте. В Башкирском Предуралье в селекционном отношении выделяется Туймазинский участок, в составе которого представлено 6,4% нормальных лучших деревьев. Разницы между двумя природными районами по селекционной ценности лесных культур кедр сибирского обнаружить нам не удалось.

Сведений по товарной структуре и селекционному составу лесных культур кедр сибирского в условиях интродукции, т.е. по инвентаризации деревьев по габитуальным показателям роста и качества ствола практически нет (отбор деревьев по признакам семеношения и урожайности мы не рассматриваем). Исключение составляют некоторые работы (в т.ч. выполненные в природном ареале), в которых сообщается о формировании постоянных и временных лесосеменных участков путем изреживания культур с использованием селекционного подхода (удаления худших деревьев с оставлением деревьев нормального роста и развития) [Дроздов, Брынцев, 1989; Титов, 1999, 2004, 2015; Луганский и др., 2008; Читоркин, 2008; Уфимцева, 2010; Матвеева и др., 2011а; Брынцев и др., 2012; Соколова, 2014; Царев и др., 2014; Сташкевич, 2015; Хамитов, 2015].

В нашем случае, мы, во-первых, можем говорить о достаточно высоких товарных качествах кедр сибирского в условиях интродукции и о наличии деревьев



Рис. 39. Лесные культуры кедра сибирского разных классов товарности и селекционных категорий (вверху слева – участок Бело-рецкий-2 на Южном Урале, I класс товарности, плюсовое насаждение, в центре – плюсовое дерево; вверху справа – участок Уфимский-1, II класс товарности, нормальное насаждение; внизу – Бакалинский участок, III класс товарности, минусовое насаждение; два последних участка в Башкирском Предуралье)

Селекционный состав лесных культур кедров сибирского

Участок лесных культур	Селекционные категории деревьев				Селекционная категория насаждения
	Плюсовые	Нормальные лучшие	Нормальные средние	Минусовые	
<i>Башкирское Предуралье</i>					
Аскинский	0	2,7	62,4	34,9	Нормальное
Бакалинский	0	0	24,5	75,5	Минусовое
Бирский	0	0	48,6	51,4	Нормальное
Караидельский	0	0	59,2	40,8	Нормальное
Мишкинский	0	0,6	63,2	36,2	Нормальное
Стерлитамакский	0	0,8	76,5	22,7	Нормальное
Татышлинский	0	0	79,3	20,7	Нормальное
Туймазинский	0	6,4	45,4	48,2	Нормальное
Уфимский-1	0	0	74,5	25,5	Нормальное
Уфимский-2	0	0	21,2	78,8	Минусовое
Янаульский	0	0	80,1	19,9	Нормальное
В среднем	0	1,0	57,7	41,3	Нормальное
<i>Южный Урал</i>					
Белорецкий-1	0	1,1	77,1	21,8	Нормальное
Белорецкий-2	2,7	4,9	75,7	16,7	Плюсовое
Белорецкий-3	0	1,1	68,1	30,8	Нормальное
Белорецкий-4	0	0	47,7	52,3	Нормальное
Бурзянский	0	0	50,3	49,7	Нормальное
Салаватский	0	1,0	46,4	52,6	Нормальное
Учалинский	0	0	55,4	44,6	Нормальное
В среднем	0,4	1,1	60,1	38,4	Нормальное
В среднем для всего региона	0,2	1,0	58,6	40,2	Нормальное

высших селекционных категорий в составе насаждений, во-вторых, о возможности и необходимости рубок ухода в существующих лесных культурах с целью улучшения их состояния, продуктивности и урожайности (см. раздел 8.6 и «Заключение»).

6.2. Естественное возобновление кедров сибирского в лесных культурах

Способность древесных растений к семенному самовозобновлению при интродукции является важным показателем адаптации видов в новых условиях произрастания [Лапин, Сиднева, 1973; Лапин и др., 1979; Трулевич, 1991]. Возобновления кедров сибирского под пологом зрелых деревьев на интродукционных участках в г. Уфе нами не обнаружено. Однако, в лесных культурах Башкирского Предуралья и Южного Урала в целом ряде случаев естественное возобновление было отмечено (рис. 40, а также рис. 41 и 42 в цв. вкл.); суммарные показатели численности возобновления (самосева в возрасте 1–5 лет и подростов старше 5 лет) по участкам лесных культур приведены в таблице 32.



Рис. 40. Всходы кедра сибирского на Мишкинском участке лесных культур в Башкирском Предуралье (вверху) и на привитом участке Белорецкий-4 на Южном Урале (внизу)

**Количество самосева и подроста кедра сибирского в лесных культурах
в Башкирском Предуралье и на Южном Урале**

Участок лесных культур	Количество растений возобновления по годам, шт./га			В среднем за годы с возобновлением
	2014	2015	2016	
<i>Башкирское Предуралье</i>				
Аскинский	–*	0	9	9
Бакалинский	0	0	0	0
Бирский	0	0	0	0
Караидельский	516	100	6359	2325
Мишкинский	0	0	285	285
Стерлитамакский	18	0	0	18
Татышлинский	0	0	0	0
Туймазинский	0	0	0	0
Уфимский-1	0	0	354	354
Уфимский-2	–	0	0	0
Янаульский	0	0	12	12
В среднем**	267	100	1404	501
<i>Южный Урал</i>				
Белорецкий-1	0	59	137	98
Белорецкий-2	122	221	7598	2647
Белорецкий-3	0	236	402	319
Белорецкий-4	–	0	78	78
Бурзянский	0	0	0	0
Салаватский	0	0	0	0
Учалинский	128	183	395	235
В среднем**	125	175	1722	675
В среднем для всего региона	196	160	1563	580

* Учет не проводился; ** В среднем на участках с наличием возобновления.

В целом, за период с 2014 по 2016 гг. самосев и подрост зафиксирован на 11 участках из 18, что составляет 61,1% участков, в т.ч. в Башкирском Предуралье на 7 участках из 11 (54,5%), на Южном Урале – на 5 участках из 7 (71,4%). Количество самосева на участках в разные годы резко различается; подрост представлен единичными растениями в возрасте 6–8 лет (прил. 36). Среднее количество возобновления на участках варьирует от 9 до 2647 шт./га; см. табл. 32) – по имеющейся шкале для естественных насаждений [Аношин, 1976] оно оценивается как единичное (менее 1 тыс. шт./га) и плохое (1–3 тыс. шт./га). Вместе с тем, в отдельные годы на Караидельском и Белорецком-2 участках успешность возобновления характеризуется как удовлетворительная (в пределах 5–10 тыс. шт./га). В период наблюдений возобновление отсутствовало на Бакалинском, Бирском, Туймазинском и Уфимском-2 участках в Башкирском Предуралье, Салаватском и Бурзянском участках на Южном Урале.

В 2016 г. зарегистрирован всплеск появления самосева: на лучших по возобновлению участках – Караидельском и старовозрастном Белорецком-2 – отмечено 6,3 и 7,5 тыс. шт./га всходов соответственно (см. табл. 32, рис. 41 в цв. вкл., прил. 37). В небольшом количестве (9–354 шт./га) «свежие» всходы отмечены и на ряде других

участков, в т.ч. там, где их раньше не было. Отметим, что на Белорецком-2 участке наличие возобновления (в т.ч. редкого подроста) фиксировалось и ранее [Ситди-ков, 1997]. Однолетние всходы в большинстве случаев «рассеяны» под пологом лесных культур поодиночке либо встречаются скоплениями («гнездами») по 3–9 шт.; в 2016 г. на Караидельском и Белорецком-2 участках, где был отмечен обильный самосев, а также на Мишкинском участке в некоторых гнездах число всходов достигало 11–17 шт.

Информация о способности кедр сибирского давать самосев в условиях интродукции (в групповых посадках и лесных культурах) имеется для ряда интродукционных пунктов, однако, сообщается только о наличии самосева, а иногда и подроста, без каких-либо подробных характеристик возобновления. Так, в Карелии обнаружены несколько экземпляров самосева в рядовой посадке кедр сибирского 56-летнего возраста, выявлен достаточно многочисленный 1–5-летний самосев под пологом старых деревьев на острове Валаам, разновозрастный подрост в биогруппе 100–150-летних деревьев [Гиргидов, 1955; Андреев, 1967, 1977; Петров, 1972; Игнатенко, 1988]. В любом случае наличие естественного возобновления (даже слабого) в искусственных насаждениях кедр сибирского рассматривается в качестве важного индикатора успешной акклиматизации вида [Игнатенко, 1988].

Естественное возобновление обнаружено также в посадках кедр сибирского на Соловецких островах и в других пунктах Архангельской области [Некрасов, 1970; Петров, 1972; Игнатенко, 1988; Ипатов, 2006]. В Ленинградской области на некоторых участках лесных культур самосев варьирует от редкого до «хорошего» (но неравномерного по плотности размещения) [Гиргидов, 1955; Игнатенко, 1988]. Единичный самосев отмечен в культурах в Нижегородской области [Храмова, 2007] и Республике Марий Эл (в т.ч. единичный подрост 6–7-летнего возраста) [Еремин и др., 2010, 2014]. Отмечается, что плотный травянистый покров препятствует возобновлению кедр сибирского в условиях интродукции [Игнатенко, 1988]. Интересно, что в посадках кедр в 48 парках Подмосковья не зафиксировано ни одного случая возобновления [Полякова, 1992].

Имеется обширная литература по естественному возобновлению кедр сибирского в природных популяциях; с другой стороны, в доступных нам источниках мы не обнаружили сведений такого рода применительно к искусственным насаждениям, располагающимся в пределах природного ареала вида. Исключение составляет сообщение о возобновлении кедр сибирского на объектах лесомелиорации в Республике Коми (0,1–1,8 тыс. шт./га) [Пахучая, 2014]. Используя некоторые публикации, приведем обобщенные показатели возобновления в естественных насаждениях [Непомилуева, 1974; Бех, Таран, 1979; Ларин, Филиппов, 1980; Таланцев, 1981; Кедровые леса..., 1985; Крылов, Шмонов, 1985; Смолоногов, Залесов, 2002; Данченко, Бех, 2010; Сташкевич и др., 2013]. Численность самосева и подроста варьирует в широких пределах – от 0,3–1,0 до 16 (54) тыс. шт./га – в зависимости от географического района, типа леса, уровня семеношения в те или иные годы, возраста, полноты и состава древостоя, проективного покрытия травяного яруса. Подавляющая часть в общей массе возобновления приходится на самосев в возрасте 1–5 лет, меньшая часть – на подрост старше 5–10-летнего возраста.

В Западной Сибири возобновление в группе мшистых типов леса составляет 2,6–25,5 тыс. шт./га, в разнотравных – 0,5–4,8, долгомошниковых – 3,8–54,3, сфагно-

вых – 1,5–3,5 (6,5); хуже идет возобновление в крупнотравной и широколиственной, а также папоротниковой группах (до 1,5 тыс. шт./га) [Бех, Таран, 1979; Крылов и др., 1983; Данченко, Бех, 2010]. В различных лесорастительных условиях Среднего и Северного Урала численность разновозрастного возобновления, в т.ч. благонадежного подростка изменяется от 0,4 до 10,0 (30,0) тыс. шт./га [Соловьев, 1955а; Горчаковский, 1956; Петров, 1961; Зубов, 1971; Алейников, Ефименко, 2012; Залесов, Секерин, 2015; Санников, Танцырев, 2015; Секерин, 2015].

Молодые растения возобновления обычно представлены гнездами (по 2–10 и более всходов в гнезде), что связано с имплантацией семян кедровкой (*Nucifraga caryocatactes* L.) и другими животными [Соловьев, 1955а; Бех, Таран, 1979; Смолоногов, Залесов, 2002; Санников, Танцырев, 2015; Hutchins et al., 1996; Lanner, 1998]. Всходы кедров сибирского появляются при любой полноте древостоя, но в высокополнотных насаждениях самосев постепенно элиминируется и может почти полностью погибнуть к возрасту 20 лет, когда потребность в свете увеличивается; оптимальная полнота для сохранения самосева составляет 0,6–0,7, подростка – 0,4–0,5 [Зубов, 1971; Ларин, Филиппов, 1980; Крылов и др., 1983; Данченко, Бех, 2010; Сташкевич и др., 2013; Залесов, Секерин, 2015]. Так, в Северном Предуралье в сомкнутых древостоях до начального виргинильного состояния доживают единичные растения, растущие на пнях, выровненных местах и приствольных повышениях, некоторые же, получив дополнительное освещение, постепенно входят в состав древостоя [Алейников, Ефименко, 2012].

В условиях Северного Урала и Западной Сибири численность генерации всходов в тот или иной год тесно связана с урожаем семян, имевшим место двумя годами ранее [Танцырев, Санников, 2011]. Из числа 1-летнего самосева до 2-летнего возраста доживают 52–79% растений, 3-летнего – 36–51%, 4-летнего – 15–39%, 8-летнего – 12–36% в зависимости от типа леса [Санников, Танцырев, 2015]. На Среднем Урале в древостоях с полнотой 0,7–0,9 в результате интенсивного отпада в первые 5–10 лет до стадии подростка доживают около 7% растений возобновления [Басуев, 1962; Зубов, 1971]. Все же в оптимальных условиях произрастания в пределах ареала кедров сибирского изначальная численность самосева (см. выше) вполне достаточна для обеспечения смены поколений [Бех, Таран, 1979; Ларин, Филиппов, 1980; Таланцев, 1981; Кедровые леса..., 1985; Крылов, Шмонов, 1985; Данченко, Бех, 2010].

Полученные нами результаты указывают на повышенную способность кедров сибирского к семенному самовозобновлению в районе наших исследований по сравнению с другими районами интродукции (исключая, вероятно, северные). Выявленные показатели естественного возобновления (9–2647 шт./га в среднем) в некоторой степени сопоставимы даже с показателями, указываемыми для природных популяций (в т.ч. естественных насаждений Среднего и Северного Урала).

В приложении 36 представлены расчетные данные по численности и доле растений возобновления разных возрастов. Как видно, в общей массе возобновления подавляющую часть составляет 1-летний самосев – 72–100% (в среднем 84,7%). Доля растений других возрастов закономерно снижается. На основе этих соотношений рассчитана сохранность растений возобновления; например, из общего количества 1-летних всходов 2-летками становятся в среднем 10,3%, 3-летками – 4,9%, 4-летками – 1,8%, 5-летками – 1,1%, 6–8-летками – не более 0,2% (см. рис. 42 в цв. вкл.).

На Южном Урале сохранность самосева выше, чем в Башкирском Предуралье, где растения старше 2-летнего возраста не сохраняются.

В ходе наблюдений было замечено, что значительное число всходов, появившихся весной, погибает уже к середине лета-осени того же года (см. рис. 42 в вкл.). Некоторые всходы усыхают, возможно, из-за слишком «приподнятого» положения в подстилке и, как следствие, – недостатка влаги и питательных веществ, другие погибают от обламывания верхушки (вероятно, из-за склевывания выносимой наверх скорлупы птицами либо откусывания грызунами).

В 2016 г., отличавшемся сухим и жарким вегетационным сезоном, нами было проведено два полных учета всходов первого года жизни: в июле и октябре (см. прил. 37). На том же Караидельском участке, где в текущем году наблюдался массовый самосев (см. выше), отпад всходов к осени достиг 89,4% (сохранилось только 10,6%). На Белорецком-2 участке со столь же обильным возобновлением в 2016 г. общий отпад всходов на октябрь-месяц составил 70,3% (сохранность 29,7%). В целом по региону к осени сохранилось 22% всходов. Выше мы показали, что средняя сохранность всходов-однолеток после перезимовки равняется 10,3%, следовательно, еще около 12% растений погибает в период с осени до следующей весны.

В 2016 г. за период с лета до осени был определен также отпад самосева других возрастов (см. прил. 37). Поскольку растений в возрасте старше одного года на участках мало, отпад их в процентном отношении происходит в меньшей степени: к осени сохранилось 51% двухлеток (хотя на некоторых участках 2-летки погибли полностью), 74–90% трех-четырёхлеток; растения 5–6-летнего возраста (представленные единичными экземплярами) сохранились полностью.

Установленная закономерность уменьшения числа растений под пологом культур от стадии всходов до стадии подроста согласуется с литературными данными по естественному возобновлению кедра в природных насаждениях (см. выше). Как и в нашем случае, подавляющую часть в общей массе возобновления составляет самосев в возрасте 1–5 лет, гораздо меньшую – подрост. Как уже упоминалось, в высокополотных насаждениях самосев из-за недостатка света со временем выпадает. Приведенные на предыдущей странице показатели сохранности самосева (по мере его взросления) в природных популяциях, в т.ч. на Среднем и Северном Урале [Басуев, 1962; Зубов, 1971; Санников, Танцырев, 2015] значительно выше, чем в нашем случае, они свидетельствуют о большей сохранности растений возобновления в природных условиях, чем при интродукции.

В целом, согласно рассмотренным выше источникам, причины закономерного отпада самосева и подроста, а также малой численности возобновления в отдельных насаждениях и в разные годы, весьма разнообразны: наличие густого травяного яруса (т.е. высокие показатели проективного покрытия), сильная задернелость почвы, иссушение и уплотнение почвенного покрова, общий недостаток света под пологом леса, неблагоприятные климатические условия года, низкий уровень плодоношения, ослабленное жизненное состояние насаждений, сильное антропогенное воздействие (вытаптывание, выкопка подроста) и др.

Многие из этих факторов, вероятно, действуют и в нашем случае. В частности, в 2015 и 2016 гг. мы не смогли обнаружить некоторые найденные ранее экземпляры подроста шести-, семи- и восьмилетнего возраста на Белорецком-2 и Учалинском, а также на Татышлинском участках (на последнем участке экземпляр подроста был

зафиксирован лесником в 2013 г.): очевидно, они были изъяты (выкопаны) людьми. На Бакалинском участке препятствиями к возобновлению могут служить (см. прил. 30 и 31) высокое суммарное проективное покрытие кустарников и трав, повышенная задернение почвы, «затемненность» подпологового пространства (недостаточное освещение), ежегодное слабое «плодоношение», на Уфимском-2 участке – «затемненность» и переуплотнение почвы (вследствие рекреационной нагрузки), на Бурзянском – «затемненность» и почти полное отсутствие «плодоношения».

Чтобы попытаться выявить важнейшие факторы, способствующие либо препятствующие возобновлению, нами проанализированы возможные корреляции общей численности возобновления на участках за 2014–2016 гг. с некоторыми таксационными и лесоводственными показателями (с расчетом коэффициентов ранговой корреляции по Спирмену) [Зайцев, 1984]. В результате показано, что численность возобновления статистически достоверно связана с уровнем «плодоношения» ($r_{\text{сп}} = 0,817^*$) и относительным жизненным состоянием насаждений ($r_{\text{сп}} = 0,703^*$; материал по жизненному состоянию представлен в разделе 8.5.2). На связь возобновления с уровнем «плодоношения» указывают и литературные источники (см. выше). Так, на Северном Урале и в Западной Сибири, как уже указывалось, «вспышки возобновления» в тот или иной год тесно связаны с урожаем семян двухлетней давности [Танцырев, Санников, 2011].

Согласно нашим расчетам, сравнительно высокой (хотя и статистически незначимой) корреляция оказалась также между численностью возобновления, с одной стороны, и проективным покрытием трав ($r_{\text{сп}} = -0,383$), а также суммарным проективным покрытием трав и кустарников ($r_{\text{сп}} = -0,465$), с другой стороны. Отрицательная связь указывает на возможную интенсификацию возобновления в насаждениях с малым проективным покрытием нижних ярусов растительности (и наоборот). Среди всех объектов можно выделить участки, характеризующиеся незначительным проективным покрытием, но полным отсутствием возобновления, при этом последнее явно объясняется другими причинами. Во-первых, это Бурзянский участок, на котором в течение ряда лет практически отсутствовало «плодоношение» – самосев здесь не появляется, в первую очередь, по этой причине. Во-вторых, это Бирский и Туймазинский участки, характеризующиеся ослабленным жизненным состоянием (см. раздел.8.5.2), что, как показано выше, существенно уменьшает возможности возобновления. Если исключить из матрицы данных эти три участка, то коэффициент корреляции становится статистически значимым как с проективным покрытием трав ($r_{\text{сп}} = -0,530^*$), так и трав и кустарников совместно ($r_{\text{сп}} = -0,722^*$). Это означает, что в условиях интродукции в достаточно стабильно плодоносящих и здоровых по жизненному состоянию лесных культурах кедров сибирского самосева формируется больше на участках с меньшей плотностью живого напочвенного покрова.

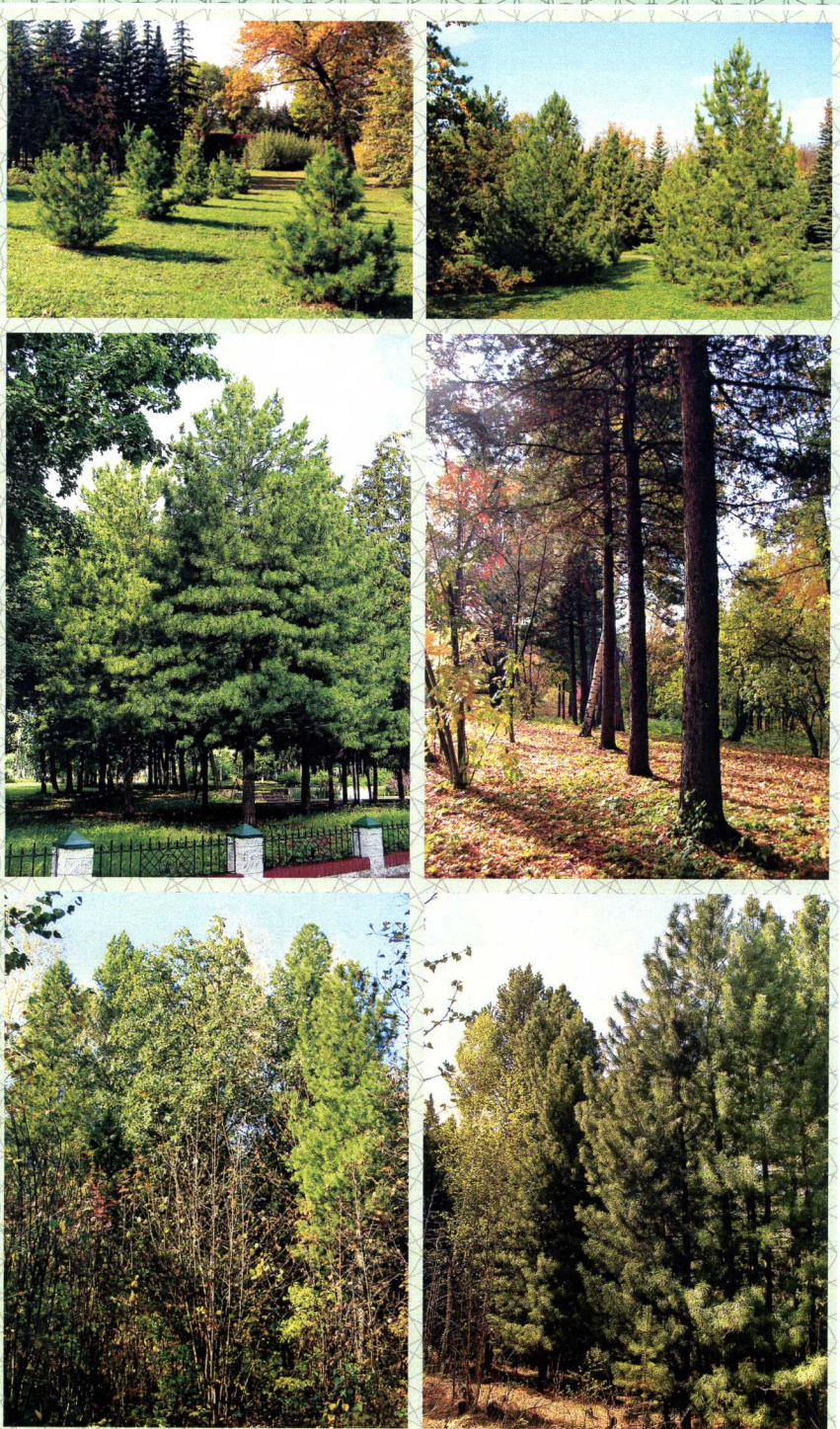


Рис. 3. Объекты исследования: вверху слева – «Ботанический сад-плантация», вверху справа – «Ботанический сад-био группа», в центре слева – санаторий «Зеленая роща», в центре справа – «Ботанический сад-аллея»; внизу слева – Туймазинский участок лесных культур (Башкирское Предуралье), внизу справа – Учалинский участок (Южный Урал)



Рис. 13. Лабораторный посев после 4-месячной стратификации семян (слева) и подзимний грунтовый посев (справа) (повторности 1–4)



Рис. 16. Трехлетние сеянцы в питомнике: сеянцы лабораторного посева (слева) и грунтового посева (справа)

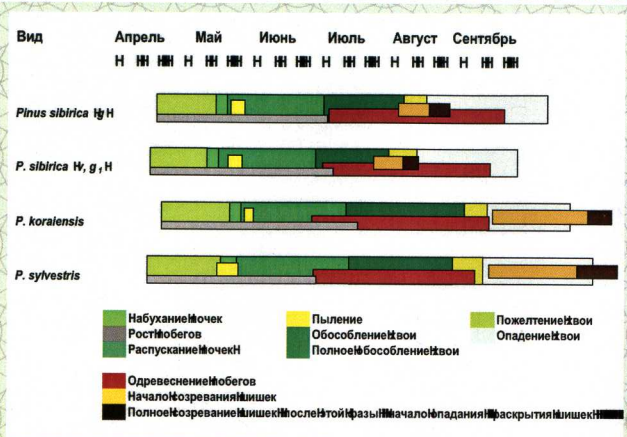


Рис. 23. Феноспектры кедров сибирского, кедров корейского и сосны обыкновенной

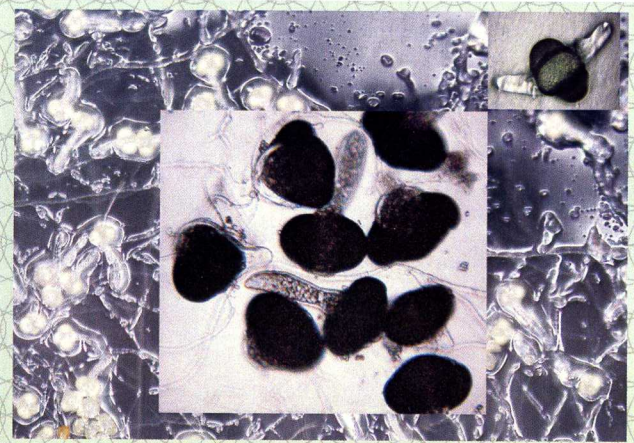


Рис. 25. Прорастание пыльцы кедров сибирского (в правом верхнем углу – пыльцевое зерно с 2-мя пыльцевыми трубками)

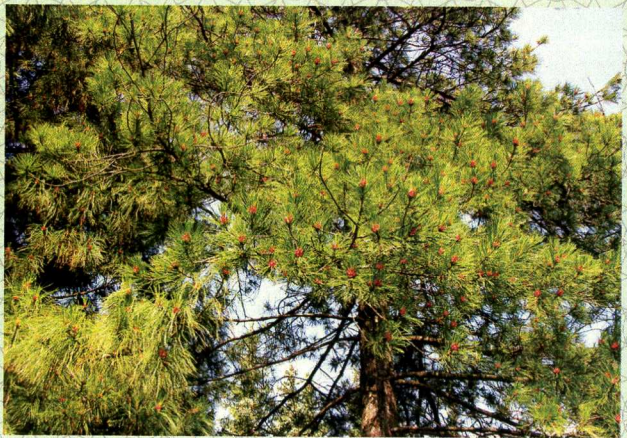


Рис. 24. Пыление кедров сибирского (слева – массовое пыление зрелых деревьев на интродукционном участке «Санаторий “Зеленая роща”», справа – единичные собрания микростробиллов у молодых деревьев на плантации)



Рис. 27. «Плодоношение» на интродукционных участках в г. Уфе (вверху – Ботанический сад-плантация: макростробилы, растущая озимь, созревающие шишки; внизу слева – санаторий «Зеленая роща») и в лесных культурах (внизу в центре – Караидельский участок в Башкирском Предуралье, крупно-пищечное, высокоурожайное дерево; внизу справа – участок Белорецкий-3 на Южном Урале)

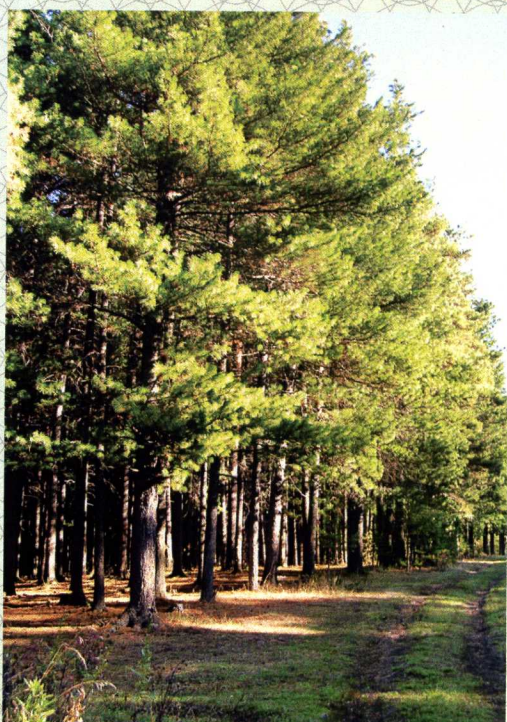


Рис. 30. Лучшие участки лесных культур по росту в высоту (Стерлитамакский в Башкирском Предуралье – вверху слева), диаметру ствола (Белорецкий-1 на Южном Урале – вверху справа), запасу древесины (Мишкинский в Башкирском Предуралье – внизу слева) и по общей производительности (Белорецкий-2 на Южном Урале – внизу справа)



Рис. 36. Культуры кедров сибирского, заложенные групповой посадкой деревьев (слева – Бурзянский участок, посадка гнездами; справа – Учалинский участок, посадка площадками; оба участка на Южном Урале)



Рис. 38. Культуры кедров сибирского, созданные прививками на сосну обыкновенную (слева – Уфимский-2 в Непейцевском дендропарке в г. Уфе; справа – Белорецкий-4 на Южном Урале)



Рис. 41. Массовый самосев кедров сибирского в 2016 г. на Караидельском участке в Башкирском Предуралье (слева) и на участке Белорецкий-2 на Южном Урале (справа)



Рис. 42. Самосев и подрост кедр сибирского различного возраста в лесных культурах (вверху слева – 1-летки на участке Уфимский-1, вверху справа – частичное усыхание 2-летнего самосева летом 2016 г. на Караидельском участке; внизу слева – 5-летка с заражением хермесом сибирским, участок Белорецкий-2; внизу в центре – 6-летний подрост на участке Белорецкий-2; внизу справа – экземпляр 8-летнего подростка на Учалинском участке)



Рис. 45. Кедр сибирский зимой: «Ботанический сад-плантация» (слева) и «Ботанический сад-аллея» (справа)



Рис. 46. Насекомые-вредители кедр сибирского: слева – сибирский хермес на участке «Ботанический сад-плантация», справа – шишки, поврежденные шишковой огневкой на участке лесных культур Уфимский-1 (повреждены нижние чешуи в левой шишке)



Рис. 52. Сильно ослабленное дерево в санатории «Зеленая роща» в г. Уфе (слева); Туймазинский участок лесных культур в Башкирском Предуралье с ослабленным жизненным состоянием (справа)



Рис. 56. Кедр сибирский – перспективный хвойный интродуцент для озеленения и промышленного лесоводства в Башкирском Предуралье и на Южном Урале (слева – группа деревьев в ландшафтном озеленении санатория «Зеленая роща»; справа – старовозрастный участок лесных культур Белорецкий-2)

Глава 7

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КЕДРА СИБИРСКОГО В ЛЕСНЫХ КУЛЬТУРАХ

7.1. Генетические изоферментные локусы и аллели

Уровень генетического разнообразия – важный показатель адаптационной устойчивости естественных и искусственных насаждений древесных растений [Великов, Потенко, 2006; Падутов и др., 2008; Adams, 1983, Bush, Smouse, 1992]. Лесные культуры и интродукционные посадки кедра сибирского, широко представленные в России и ближних странах как в пределах естественного ареала вида, так и вне его, мало задействованы в качестве объектов генетических исследований [Подогас и др., 1991б; Шурхал и др., 1991; Петрова и др., 2014б].

В то же время генетическое разнообразие и дифференциация природных популяций кедра сибирского и других кедровых сосен на основе оценки полиморфизма аллозимов изучены достаточно подробно [Крутовский и др., 1987, 1988, 1989; Гончаренко и др., 1988, 1991, 1992; Подогас и др., 1991а; Политов и др., 1992; Великов, Потенко, 2006; Велисевич и др., 2008; Петрова и др., 2010, 2014а; Васильева и др., 2012; Szmidt, 1982; Goncharenko et al., 1993; Kim, 1994; Bergmann, Hattemer, 1995; Tani et al., 1996; Politov et al., 2011; Heinze, Holzer, 2013]. При этом для сосны кедровой сибирской по совокупности аллозимных локусов установлен высокий уровень внутривидового генетического разнообразия (в среднем ожидаемая гетерозиготность H_e находится в пределах 0,134–0,176, в целом – от 0,071 до 0,195; наблюдаемая гетерозиготность H_o составляет 0,132–0,197 с размахом 0,079–0,240, тогда как степень дифференциации вида в ареале довольно низкая (F_{ST} – от 1,6 до 8%). В целом это характерно для многих видов хвойных, имеющих обширные непрерывные ареалы и высокую численность популяций.

Несмотря на появление и широкое применение в последние десятилетия методов прямого молекулярно-генетического анализа растений на основе ДНК-маркеров, в том числе в работах с кедром сибирским и другими кедровыми соснами [Крутовский и др., 2014; Орешкова и др., 2014; Шилкина и др., 2014; Gugerli et al., 2001; Petrova et al., 2011; Höhn, 2009; Mosca et al., 2012], традиционный подход с использованием изоферментного анализа по-прежнему остается действенным средством популяционно-генетических исследований.

Генетический анализ искусственных насаждений, особенно в условиях интродукции, позволяет оценить, в какой степени природный генофонд вида сохраняется в лесных культурах. Поскольку основные работы генетического плана в ареале кедра сибирского выполнены с использованием изоферментного анализа (см. выше), использование данного подхода применительно к лесокультурным объектам представляется высоко актуальным, позволяя эффективно сопоставлять популяционно-генетические показатели в природе и при интродукции. Результаты генетических

исследований в сочетании с лесоводственной оценкой насаждений дают возможность охарактеризовать биологический потенциал вида и определить высокопродуктивные лесокультурные участки с наибольшим уровнем генетического разнообразия [Политов и др., 2008]. Такие участки в первую очередь могут использоваться в качестве объектов лесосеменной базы для более широкого введения вида-интродуцента в культуру.

Для оценки генетического разнообразия кедров сибирского использованы 7 ферментных систем (см. раздел 2.3). Электрофореграммы ферментов, выделенных из экстрактов хвои, представлены в приложении 38. Аспаратаминотрансфераза проявляется на геле в виде четырех неизменяемых полос. По нашим данным и литературным источникам известно о кодировании этого фермента у большинства видов хвойных тремя полиморфными локусами [Крутовский и др., 1987; Шигапов и др., 1995, Шигапов, 2005]. Соответственно, в данном случае локусы Aat-1 и Aat-2 контролируют две более быстрые зоны активности, представленные на геле одиночными полосами, Aat-3 отвечает за третью зону, которая выявляется в виде двойной полосы.

Глутаматдегидрогеназа у кедров сибирского представлена одной инвариантной зоной ферментативной активности. Электрофоретический спектр малатдегидрогеназы кедров сибирского проявляется в виде нескольких, достаточно сложных для идентификации зон ферментативной активности разной стабильности и качества проявления. Малатдегидрогеназа представлена четырьмя независимыми локусами [Крутовский и др., 1987]. Нами в расчетах использован полиморфный локус Mdh-2 с двумя аллелями, который устойчиво выявлялся во всех образцах. Преобладающий аллель 1 в локусе Mdh-2 был общим для всех выборок с частотой от 0,700 до 0,859.

6-фосфоглюконатдегидрогеназа представлена одним полиморфным локусом. В большинстве выборок локус 6-Pgd-1 имеет 2 аллеля с частотой преобладающего аллеля от 0,813 до 0,938. Исключение составляет одна из выборок (Учалинский участок лесных культур), где выявлен третий аллель с частотой 0,047. Кислая фосфатаза контролируется несколькими изменяемыми локусами. Однако четкое и стабильное электрофоретическое разделение достигнуто для наиболее подвижного полиморфного локуса Asp-1, в котором идентифицировано по 3 аллеля в каждой выборке, за исключением Бакалинской выборки, где выявлено два аллеля. При этом частота доминирующего аллеля 2, который был общим для всех выборок, изменялась от 0,857 до 0,906.

На электрофореграмме лейцинаминопептидазы наблюдаются три зоны активности. В двух более подвижных зонах изменчивость не обнаружена. С учетом литературных данных сделан вывод об их контроле двумя локусами Lar-1 и Lar-2 [Крутовский и др., 1987]. Третья зона активности лейцинаминопептидазы изменчива и кодируется независимым локусом Lar-3. Преобладающий аллель 1 был общим для всех выборок кедров сибирского, частота его встречаемости изменялась от 0,828 до 0,969.

У шикиматдегидрогеназы кедров сибирского выявлены две изменяемые зоны активности, контролируемые двумя независимыми локусами Skdh-1 и Skdh-2. В локусе Skdh-2 в большинстве выборок установлены два аллеля с частотой доминирующего аллеля в пределах от 0,641 до 0,978, и лишь в трёх случаях (Бирская, Караидельская и Стерлитамакская выборки) выявлен третий аллель с небольшой частотой (0,016–0,036). Локус Skdh-1 был высоко полиморфным, в большинстве

Состав и частота встречаемости аллелей аллозимных локусов в отдележных выборках (лесных культурах) кедрового сибирского

Локус	Ал- лель	Участки лесных культур													
		Бак	Бел-1	Бел-2	Бир	Бур	Кар	Сал	Миш	Стр	Тат	Туй	Учл	Уфм	Янл
Skdh-1	1	0,000	0,000	0,063	0,031	0,063	0,000	0,033	0,117	0,000	0,063	0,017	0,016	0,052	0,000
	2	0,906	0,781	0,813	0,922	0,797	0,703	0,900	0,667	0,929	0,813	0,933	0,828	0,759	0,839
	3	0,094	0,219	0,125	0,047	0,141	0,297	0,067	0,217	0,071	0,125	0,050	0,156	0,190	0,161
Skdh-2	1	0,078	0,063	0,125	0,141	0,359	0,109	0,100	0,117	0,125	0,125	0,133	0,125	0,103	0,089
	2	0,978	0,938	0,875	0,844	0,641	0,875	0,900	0,883	0,839	0,875	0,867	0,875	0,97	0,911
	3	0,000	0,000	0,000	0,016	0,000	0,016	0,000	0,000	0,036	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
6-Pgd-1	1	0,109	0,172	0,172	0,094	0,063	0,156	0,100	0,117	0,125	0,188	0,117	0,047	0,121	0,107
	2	0,891	0,828	0,828	0,906	0,938	0,844	0,900	0,883	0,875	0,813	0,883	0,906	0,879	0,893
	3	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,047	0,000	0,000
Gdh-1	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	1	0,000	0,016	0,016	0,016	0,047	0,047	0,017	0,017	0,018	0,016	0,017	0,016	0,034	0,018
	2	0,875	0,875	0,859	0,906	0,891	0,906	0,883	0,883	0,875	0,859	0,883	0,906	0,879	0,857
Lap-1	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	1	0,891	0,906	0,828	0,969	0,859	0,922	0,850	0,883	0,893	0,938	0,867	0,828	0,862	0,857
Lap-3	1	0,109	0,094	0,172	0,031	0,141	0,078	0,150	0,117	0,107	0,063	0,133	0,141	0,138	0,143
	2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,031	0,000	0,000
	3	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Mdh-2	1	0,828	0,844	0,859	0,859	0,828	0,797	0,700	0,783	0,821	0,859	0,850	0,813	0,776	0,821
	2	0,172	0,156	0,141	0,141	0,172	0,203	0,300	0,217	0,179	0,141	0,150	0,188	0,224	0,179
Aat-1	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Aat-3	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000

Примечание. Бак – Бакалинский участок лесных культур, Бел-1 – Белоречий-1, Бел-2 – Белоречий-2, Бир – Бирский, Бур – Бурзянский, Кар – Карандельский, Сал – Салаватский, Миш – Мишкинский, Стр – Стерлитамакский, Тат – Татышлинский, Туй – Туймазинский, Учл – Учалинский, Уфм – Уфимский-1, Янл – Янаульский.

Гетерогенность аллельного состава полиморфных аллозимных локусов

Локус	Число аллелей	χ^2 -критерий	Число степеней свободы	Уровень значимости
Skdh-1	3	67,36***	26	0,0000
Skdh-2	3	54,49***	26	0,0009
6-Pgd-1	3	49,88**	26	0,0032
Асп-1	3	12,01	26	0,9911
Лар-3	3	36,98	26	0,0750
Mdh-2	2	9,99	13	0,6948
Итого	17	230,72***	143	0,0000

Примечание. ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

выборки выявлено три аллеля. Преобладающий аллель 2 был общим с частотой встречаемости от 0,667 до 0,933.

Таким образом, при исследовании 7 ферментных систем кедров сибирского стабильное выявление зон ферментативной активности и удовлетворительная генетическая интерпретация полученных электрофоретических спектров достигнута для 12 аллозимных локусов. Для оценки аллозимного полиморфизма выборки использованы по три локуса у аспаратаминотрансферазы и лейцинаминопептидазы, два – у шикиматдегидрогеназы, по одному – у глутаматдегидрогеназы, малатдегидрогеназы, 6-фосфоглюконатдегидрогеназы и кислой фосфатазы. При этом 6 локусов (Skdh-1, Skdh-2, 6-Pgd-1, Асп-1, Лар-3, Mdh-2) оказались полиморфными во всех выборках, в них обнаружено по 2–3 аллеля, 6 локусов (Аат-3, Аат-2, Аат-1, Gdh-1, Лар-2, Лар-1) были инварианты.

Число выявленных для каждого фермента локусов, состав аллелей, обнаруженных в локусах и их частота в каждой выборке кедров сибирского приведены в таблице 33. Во всех выборках по исследованным 12 аллозимным локусам выявлено в общей сложности 23 аллеля. Анализ аллельного состава и частоты их встречаемости показывает, что основные аллели по всем локусам на исследованных участках лесных культур являются общими.

В целом частота доминирующих аллелей варьирует незначительно (см. табл. 33). Исключение составляют локусы Skdh-1 и Skdh-2, в которых выявлена высокая аллельная гетерогенность деревьев в выборках, что приводит к формированию общей достоверной гетерогенности аллелей (табл. 34).

7.2. Генетическое разнообразие лесных культур кедров сибирского

Показатели генетического разнообразия кедров сибирского в лесных культурах на Южном Урале и в Башкирском Предуралье, вычисленные на основе изменчивости аллозимных локусов, в среднем составляют: $A = 1,69$, $P_{99} = 50,0\%$, $H_c = 0,121$, $H_o = 0,127$; $F = -0,050$ (табл. 35). В генетических исследованиях растений, проводимых на основе изоферментного анализа, число и состав аллозимных локусов, как правило, у разных авторов не совпадают: см., например, обзор работ по хвойным в ряде публикаций [Подогас и др., 1991а; Гончаренко и др., 1992; Политов и др.,

Таблица 35
Генетическое разнообразие кедра сибирского в лесных культурах

Участок лесных культур	Число деревьев (N)	Среднее число аллелей на локус (A)	Доля полиморфных локусов (P ₉₉)	Наблюдаемая гетерозиготность (H _о)	Ожидаемая гетерозиготность (H _э)	Коэффициент инбридинга (F)
<i>Башкирское Предуралье</i>						
Бакалинский	32	1,5±0,2	50,0	0,115±0,037	0,102±0,032	-0,127
Бирский	32	1,8±0,3	50,0	0,089±0,031	0,090±0,031	0,011
Карандельский	32	1,7±0,2	50,0	0,117±0,042	0,131±0,044	0,107
Мишкинский	30	1,7±0,2	50,0	0,142±0,046	0,141±0,049	-0,007
Стерлитамакский	28	1,7±0,2	50,0	0,122±0,039	0,113±0,036	-0,080
Татышлинский	32	1,7±0,2	50,0	0,128±0,041	0,123±0,040	-0,041
Туймазинский	30	1,7±0,2	50,0	0,108±0,034	0,107±0,033	-0,009
Уфямский-1	29	1,7±0,2	50,0	0,147±0,047	0,135±0,044	-0,089
Янаульский	28	1,6±0,2	50,0	0,137±0,043	0,120±0,037	-0,050
Итого	273	1,68	50,0	0,123	0,118	-0,042
<i>Южный Урал</i>						
Белорецкий-1	32	1,6±0,2	50,0	0,128±0,042	0,118±0,039	-0,085
Белорецкий-2	32	1,7±0,2	50,0	0,156±0,048	0,135±0,041	-0,156
Бурзянский	32	1,7±0,2	50,0	0,125±0,042	0,139±0,048	0,101
Салаватский	30	1,7±0,2	50,0	0,139±0,052	0,121±0,041	-0,149
Учалинский	32	1,8±0,3	50,0	0,120±0,039	0,123±0,039	0,024
Итого	158	1,70	50,0	0,134	0,127	-0,055
Итого для всего региона	431	1,69±0,08	50,0	0,127	0,121±0,015	-0,050

1992; Путенихин и др., 2004; Шигапов, 2005]. Использование более 10 локусов с общей полиморфностью не менее 50% в выборке позволяет получить адекватные средние показатели генетического полиморфизма, которые могут быть задействованы для сравнительных оценок.

В нашем случае такое сравнение показывает, что уровень генетической изменчивости искусственных насаждений кедров сибирского в целом несколько уступает имеющимся показателям аллозимного полиморфизма природных популяций лесобразующих видов хвойных, в том числе сосны кедровой сибирской [Крутовский и др., 1989; Подогас и др., 1991а; Гончаренко и др., 1992; Политов и др., 1992; Янбаев и др., 1997; Шигапов и др., 1998; Путенихин и др., 2004; Шигапов, 2005]. Так, по результатам исследования 9 природных популяций кедров сибирского из районов Западного Саяна, Горного Алтая и Западной Сибири на основе 19 аллозимных локусов получены следующие показатели [Крутовский и др., 1989]: $A = 1,58 \pm 0,03$ (варьирование по популяциям от 1,47 до 1,68); $P_{99} = 64,3\%$ (57,9–68,4%); $H_e = 0,156 \pm 0,003$ (0,139–0,173); $H_o = 0,163 \pm 0,004$ (0,137–0,197). В другой работе при изучении 8 популяций кедров сибирского на Алтае, в Бурятии, Томской и Тюменской областях с использованием 20 аллозимных локусов были получены следующие параметры генетического полиморфизма [Гончаренко и др., 1992]: $A = 1,55$ (1,40–1,70); $P_{99} = 45,0\%$ (35,0–50,0%); $H_e = 0,176 \pm 0,008$ (0,134–0,195); $H_o = 0,176 \pm 0,007$ (0,132–0,240). На юге Западной Сибири вдоль лесоболотного и высотного профилей генетическая изменчивость характеризуется несколько меньшим уровнем: ожидаемая гетерозиготность варьирует от 0,071 до 0,135, наблюдаемая – от 0,079 до 0,125 [Велисевич и др., 2008; Петрова и др., 2010].

Некоторые источники также сообщают о снижении уровня генетической изменчивости и обеднении генофонда в искусственных насаждениях лесных древесных растений по сравнению с природными популяциями [Падутов и др., 2008; Петрова и др., 2014а; Adams, 1983; Moran, Bell, 1987]. Так, в клоновом архиве географических экотипов в Томской области на основе исследования 26 локусов 16 ферментных систем получены следующие показатели генетической изменчивости: $A = 1,45$, $P_{99} = 39,5\%$, $H_e = 0,104$, $H_o = 0,110$ [Петрова и др., 2014б].

Сравнение с литературными данными [Гончаренко и др., 1988, 1992; Крутовский и др., 1989] показывает, что определенное снижение генетической изменчивости у кедров сибирского в районе наших исследований объясняется уменьшением полиморфизма и гетерозиготности лишь по некоторым локусам. Вместе с тем, по числу аллелей на локус, как в среднем для района интродукции, так и по отдельным участкам лесных культур, мы имеем даже некоторое превышение над приведенными выше показателями. Более того, уровень наблюдаемой гетерозиготности в отдельных насаждениях (участки Белорецкий-2, Салаватский, Уфимский, Янаульский) лежит в пределах значений, установленных для разных частей ареала кедров сибирского (см. табл. 35 и рис. 43).

Полученные результаты, по нашему мнению, свидетельствуют о сохранении существенной части генетического полиморфизма вида в условиях интродукции; в отдельных участках лесных культур уровень генетического разнообразия близок к природным популяциям. Отсутствие резких различий с естественными популяциями, по всей видимости, объясняется использованием большого объема исходного материала при создании лесных культур в регионе и достаточно жестким отбором,

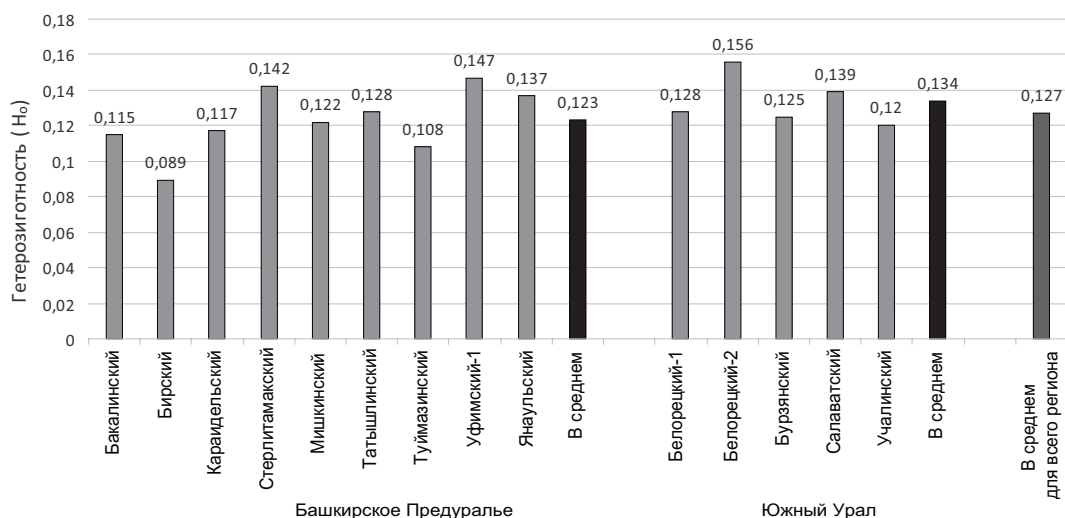


Рис. 43. Уровень наблюдаемой гетерозиготности в выборках (лесных культурах) кедра сибирского

Таблица 36

Генетическая подразделенность лесных культур кедра сибирского на основе F-статистики Райта

Локус	Показатели*		
	F _{IS}	F _{IT}	F _{ST}
Skdh-1	0,118	0,156	0,043
Skdh-2	0,070	0,108	0,040
6-Pgd-1	-0,111	-0,096	0,013
Acp-1	-0,118	-0,113	0,005
Lap-3	-0,079	-0,063	0,014
Mdh-2	-0,238	-0,224	0,012
Среднее	-0,060	-0,037	0,022

Примечание. * F_{IS} – коэффициент инбридинга особи относительно популяции; F_{IT} – коэффициент инбридинга особи относительно вида; F_{ST} – коэффициент инбридинга популяции относительно вида.

протекающим в изначально загущенных насаждениях. Следствием естественного отбора и большого отпада нежизнеспособных особей стало формирование достаточно устойчивых и генетически сбалансированных «искусственных популяций» кедра сибирского.

По отдельным участкам лесных культур лишь в единичных случаях выявлен незначимый недостаток гетерозиготных особей, в целом же дефицита гетерозигот не наблюдается (см. табл. 35 и 36): среднее по всем локусам значение коэффициента инбридинга особи относительно популяции F_{IS} = -0,060, коэффициента инбридинга особи относительно вида F_{IT} = -0,037.

Анализ уровня генетического разнообразия по отдельным участкам лесных культур показывает варьирование значений средней наблюдаемой гетерозиготности

(см. табл. 35). Наиболее высокая гетерозиготность генотипов и существенный эксцесс гетерозигот (15,6%) по использованным аллозимным локусам выявлены в высокопродуктивных старовозрастных культурах на Южном Урале (участок Белорецкий-2), прошедших более длительный период роста и отбора. Сравнительно высокими показателями генетического разнообразия выделяются также Уфимский-1 и Мишкинский участки в Башкирском Предуралье, которые обладают достаточно высокими таксационными характеристиками и репродуктивными качествами (см. разделы 3.2, 5.3.2 и 6.1.2).

Самые низкие значения гетерозиготности установлены в Бирском и Туймазинском участках лесных культур. Интересно, что именно эти культуры кедров сибирского, как уже упоминалось (см. также раздел 8.5.2), выделяются среди всех остальных ослабленным жизненным состоянием особей и значительным отпадом деревьев (рис. 44).

7.3. Генетическая дифференциация культур кедров сибирского

Анализ подразделенности интродукционного генофонда кедров сибирского в регионе указывает на генетическую близость изученных «искусственных популяций» (см. табл. 36): лишь 2,2% всей генетической изменчивости приходится на межвыборочную составляющую ($F_{ST} = 0,022$). Расчет степени дифференциации насаждений на основе генетических дистанций Нея также демонстрирует их тесное сходство (прил. 39). Среднее генетическое расстояние D для всех пар исследованных выборок составляет $0,0033 \pm 0,00023$; значения генетической дистанции между выборками также изменяются незначительно (D от 0 до 0,010).

Сопоставление с литературными данными показывает, что уровень генетических различий изученных насаждений кедров сибирского в Башкирском Предуралье и на Южном Урале соответствует степени генетической подразделенности отдельных выборок внутри одной природной популяции. Полученные оценки, свидетельствующие о низкой генетической подразделенности искусственных насаждений кедров сибирского в районе исследований, в целом характерны для естественных популяций *Pinus sibirica* по всему ареалу вида. Так, при исследовании внутривидовой дифференциации кедров сибирского по совокупности аллозимных локусов в девяти природных популяциях было установлено, что свыше 98% общего генетического разнообразия приходится на внутривидовую составляющую и всего лишь около 1,6% – на межпопуляционную; генетическое расстояние Нея также было низким и равнялось в среднем 0,0054 [Крутовский и др., 1989]. В других работах, посвященных изучению кедров сибирского, показатель межпопуляционной подразделенности (F_{ST}) составил от 2 до 8% [Гончаренко и др., 1992; Велисевич и др., 2008; Петрова и др., 2014а; Politov et al., 2011].

Таким образом, установлено, что по среднему уровню аллозимного полиморфизма искусственные насаждения кедров сибирского несколько уступают природным популяциям вида. На некоторых участках лесных культур выявлен незначительный недостаток гетерозиготных генотипов, но в целом дефицит гетерозигот отсутствует. В отдельных случаях уровень генетического разнообразия вполне сопоставим с таковым в естественных популяциях. Наиболее высокая гетерозиготность генотипов



Рис. 44. Участки лесных культур в Башкирском Предуралье с низким уровнем генетического разнообразия и ослабленным жизненным состоянием: Бирский (вверху) и Туймазинский (внизу); участки с высоким уровнем генетической изменчивости (Белорецкий-2 на Южном Урале, Уфимский-2 и Мишкинский в Башкирском Предуралье) представлены на рисунках 8, 35 и 39, а также на рис. 30 в цв. вкл.

и значимый избыток гетерозигот установлены в высокопродуктивных старовозрастных лесных культурах на Южном Урале. Самые низкие значения гетерозиготности выявлены в Бирском и Туймазинском участках лесных культур в Башкирском Предуралье, характеризующихся ослабленным жизненным состоянием особей.

В целом, полученные данные позволяют говорить о сохранении существенной части генетического полиморфизма вида при интродукции, особенно, в отдельных участках лесных культур. Генетическая подразделенность искусственных насаждений кедра сибирского в регионе низкая, однако, это характерно и для естественных популяций кедра сибирского по всему ареалу вида. Результаты оценки генетического разнообразия кедра сибирского в дополнение к лесоводственным данным (см. раздел 6.1) в целом свидетельствуют об успешности интродукции вида в регионе и необходимости возобновления работ по созданию лесных культур кедра на Южном Урале и в Башкирском Предуралье в промышленных масштабах. На основе генетического анализа можно выделить участок Белорецкий-2 на Южном Урале, Уфимский-1 и Мишкинский в Башкирском Предуралье, уровень генетического полиморфизма в которых (наблюдаемая гетерозиготность более 0,140) соответствует таковому в природных популяциях кедра сибирского.

Глава 8

ИНТРОДУКЦИОННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ КЕДРА СИБИРСКОГО

8.1. Зимостойкость

Оценка зимостойкости кедр сибирского, выполненная в 2014–2016 гг. на 4 интродукционных участках в г. Уфе, а также в лесных культурах, показала, что у деревьев отсутствуют зимние повреждения, выражающиеся в подмерзании побегов. Во всех случаях зимостойкость характеризуется баллом I. Подмерзания побегов не зафиксировано даже у деревьев с ослабленным жизненным состоянием (см. раздел 8.5).

Кроме того, кедр сибирский успешно противостоит «снеголому»: случаев обламывания ветвей в сильные снегопады, в том числе под воздействием тяжелого мокрого снега не зафиксировано. Полученные данные свидетельствуют о высокой интродукционной адаптивности кедр сибирского как в молодом, так и зрелом возрасте к зимним условиям (включая сильные морозы, снегопады и оттепели) в условиях Башкирского Предуралья и Южного Урала (рис. 45 в цв. вкл.).

Обзор литературы показывает, что практически во всех интродукционных работах, как и в нашем случае, констатируется высокая зимостойкость кедр сибирского в новых условиях произрастания, в т.ч. в северных регионах, таких как Карелия, Архангельская и Мурманская области (балл зимостойкости I) [Вехов, 1952; Орлов, Тарабрин, 1960; Сахарова, 1961; Лукин, 1970; Андреев, 1977; Лапин и др., 1979; Едранов, 1982; Игнатенко, 1988; Покровская, Семенова, 1997; Репин, Чернышев, 2000; Древесные растения Главного..., 2005; Розно, Кавеленова, 2007; Поляков, Сусллова, 2009; Каталог коллекции..., 2011; Еремин и др., 2014]. Иногда (как при интродукции, так и в природном ареале, особенно в крайне северных районах) отмечают повреждения побегов молодых растений, а также развивающихся макростробилов поздними весенними заморозками [Соловьев, 1955б; Некрасова, 1972; Непомилуева, 1974; Орехоплодовые..., 1978; Кедровые леса..., 1985; Казаков, 1993; Бабич и др., 2008]. В целом же, по зимостойкости и морозоустойчивости кедр сибирский уступает лишь лиственнице и выдерживает температуру до $-50...-60^{\circ}\text{C}$ [Крылов и др., 1983]. По результатам наших исследований значительная зимостойкость кедр сибирского в Башкирском Предуралье и на Южном Урале сопровождается столь же высокой заморозкоустойчивостью.

8.2. Устойчивость к насекомым-вредителям

При оценке интродукционной устойчивости важное внимание уделяют взаимоотношениям вида с насекомыми-вредителями в новых условиях произрастания [Трейвас, 2014]. В процессе изучения биологических особенностей кедр сибирского

го нами были выявлены два представителя класса насекомых (рис. 46, см. цв. вкл.), повреждающих вегетативные и генеративные органы деревьев в районе исследований: хермес сибирский (*Pineus cembrae* Chol.) из семейства хермесов (*Adelgidae*) и огневка шишковая (*Dioryctria abietella* Schiff.) из семейства огневковых (*Pyralidae*).

Сибирский хермес известен как вредитель подроста в естественных лесах и молодых кедров в искусственных посадках, созданных как внутри, так и за пределами ареала вида [Коломиец, 1960; Крылов и др., 1983; Голосова, Дроздов, 2002; Кривец, Коровинская, 2009; Steffan, 1970]. Основным признаком поражения деревьев сибирским хермесом (относящимся к хоботным сосущим насекомым – тлям), служит наличие на молодых побегах, хвое и шишках белого густого пуха, выделяемого самками и окутывающего отложенные яйца [Наставление по защите..., 1984; Кривец, Коровинская, 2009]. В течение вегетационного сезона могут развиваться до четырех поколений хермеса. Самки сидят группами под чешуйками и в трещинах коры, особенно на верхушках побегов. После отрождения личинки расползаются по побегам от мест сосания и кладок яиц, способствуя расселению вредителя (личинки последнего поколения зимуют на побегах).

В обычных условиях обитания (Сибирь, северная часть Урала и Предуралья) сибирский хермес имеет два основных растения-хозяина – ель и сосну кедровую сибирскую. В европейской части России хермес может размножаться с неполным циклом на кедре, становясь опасным вредителем растений в питомниках и молодых посадках (в т.ч. привитых кедров). При сильном заражении наблюдается ослабление побегов и деревьев в целом, нарушается рост и плодоношение деревьев, снижаются их декоративные качества [Наставление по защите..., 1984; Кривец, Коровинская, 2009].

Шишковая огневка – вид бабочки, повреждающий шишки и семена хвойных пород, в том числе кедр сибирский [Коломиец, 1960; Трейвас, 2014]. Огневка широко распространена в лесной зоне Сибири и европейской части России. Самки откладывают яйца в основания шишек; гусеницы вгрызаются в семенные чешуи и объедают семена. Поврежденные места на шишках превращаются в «труху» из деструктурированной ткани и красно-коричневых скоплений экскрементов. Осенью гусеницы покидают шишки и уходят под землю, где зимуют в шелковистых коконах. Шишковую огневку относят к числу наиболее опасных вредителей шишек, способных существенно снизить урожай семян и их качество.

Результаты оценки заселенности и степени поражения деревьев кедр сибирского сибирским хермесом на интродукционных участках в г. Уфе за 3-летний период приведены в таблице 37. На основе однофакторного дисперсионного анализа установлено, что между участками существуют достоверные различия по относительной заселенности деревьев ($F = 6,50^*$), тогда как по степени поражения они не выражены ($F = 3,69$).

В большей степени подвержены инвазии молодые деревья на участке «Ботанический сад-плантация» (см. рис. 46 в цв. вкл.), в меньшей – деревья зрелого возраста на участке «Санаторий “Зеленая роща”» (рис. 47). В большинстве случаев признаки поражения характеризуются как очень слабые (класс 1). Вместе с тем, на участке молодых растений в 2016 г. не только заселенность (88%), но и средний класс поражения (1,36) были несколько повышены (при этом повреждались не только вегетативные органы, но и растущие озимые шишки). Дисперсионный анализ подтверждает влияние «фактора года» на заселенность ($F = 6,75^*$) и отсутствие достоверного

влияния на степень поражения ($F = 3,43$). Следовательно, в разные годы сибирский хермес заселяет различное количество деревьев, и за годы наблюдений худшее положение в этом плане имело место в 2016 г., о чем уже упоминалось. При этом степень поражения особей (исключая молодые) в целом практически не увеличивается. Более того, как уже отмечалось, с возрастом устойчивость деревьев к сибирскому хермесу значительно усиливается (см. рис. 47).

На участке молодых деревьев «Ботанический сад-плантация» наиболее негативное влияние сибирский хермес оказывает на состояние верхушечных побегов, вызывая их ослабление и усыхание. Вследствие такого усыхания происходит смена «лидерного» осевого побега боковой ветвью из верхней мутовки, что обычно называют «переве́ршиниванием». На протяжении 3-летних наблюдений мы пришли к выводу, что причиной «переве́ршинивания» (во всяком случае, в подавляющем большинстве случаев) служит именно поражение хермесом. Иногда поражается и погибает уже новый лидерный побег, сменивший осевой побег некоторое время тому назад.

Оценка степени повреждения верхушек молодых деревьев в 2016 г. показала (прил. 40), что 64% растений имеют здоровую верхушку кроны, 12% – усохшую, остальная часть приходится на ослабленные и отмирающие верхушки (по 12%). По характеру годичных приростов ствола в высоту нами было подсчитано также число «переве́ршиниваний», произошедших на каждом дереве на плантации за последние 10 лет. Оказалось, только у одного экземпляра «смены лидера» за это время не происходило; в остальных случаях имело место одно-, двух- и даже трехкратное «переве́ршинивание».

Таблица 37

**Степень поражения деревьев сибирским хермесом
на интродукционных участках в г. Уфе**

Интродукционный участок (возраст)	Год учета	Поражение (класс)					Относительная заселенность, %	Средний класс поражения
		Нет (0)	Очень слабое (1)	Слабое (2)	Среднее (3)	Сильное (4)		
Ботанический сад-плантация (21–23 года) <i>В среднем</i>	2014	72,0	24,0	4,0	0	0	28,0	0,32
	2015	76,0	16,0	4,0	4,0	0	24,0	0,36
	2016	12,0	52,0	28,0	8,0	0	88,0	1,32
	–	53,3	30,7	12,0	4,0	0	46,7	0,67
Ботанический сад-биограмма (36–38 лет) <i>В среднем</i>	2014	66,7	33,3	0	0	0	33,3	0,33
	2015	66,7	33,3	0	0	0	33,3	0,33
	2016	33,3	66,7	0	0	0	66,7	0,67
	–	55,6	44,4	0	0	0	44,0	0,44
Санаторий «Зеленая роща» (56–58 лет) <i>В среднем</i>	2014	95,5	4,5	0	0	0	4,5	0,05
	2015	97,7	2,3	0	0	0	2,3	0,02
	2016	90,9	9,1	0	0	0	9,1	0,09
	–	94,7	5,3	0	0	0	5,3	0,05
Ботанический сад-аллея (74–76 лет) <i>В среднем</i>	2014	88,9	11,1	0	0	0	11,1	0,11
	2015	88,9	0	11,1	0	0	11,1	0,22
	2016	66,7	33,3	0	0	0	33,3	0,33
	–	85,2	11,1	3,7	0	0	14,8	0,22

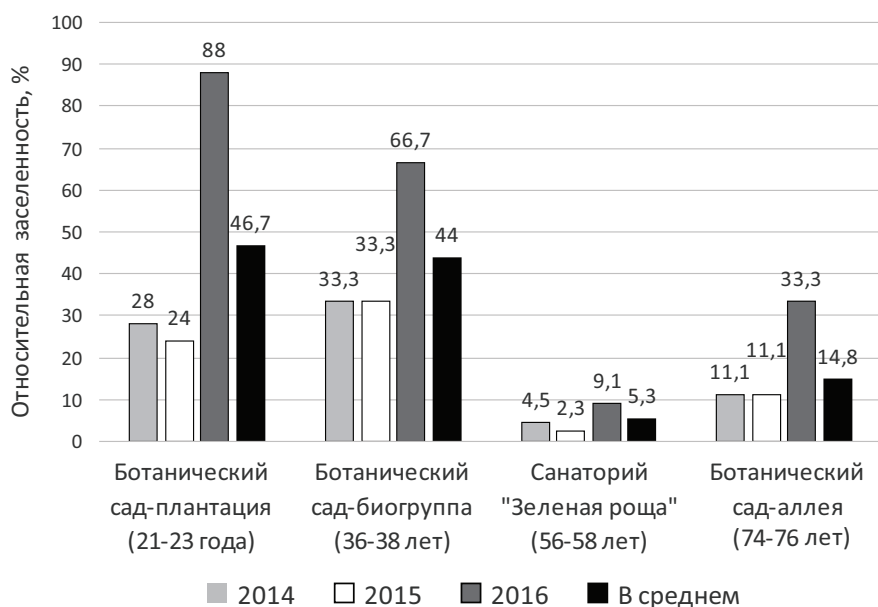


Рис. 47. Относительная заселенность деревьев сибирским хермесом на интродукционных участках в г. Уфе

Следует отметить, забегая вперед (см. раздел. 8.5.1), что общее жизненное состояние деревьев при этом почти не ухудшается. Более того, неоднократное «перевеивание» приводит к увеличению густоты кроны и даже несколько повышает декоративность молодых деревьев. Однако при более сильном поражении хермесом декоративность все равно начинает падать как из-за усыхания (пожелтения, побурения) верхушки дерева, так и вследствие «расползания» белого налета по ветвям, хвое и растущим шишкам (см. рис. 46 в цв. вкл.). Хермес, очевидно, вызывает и задержку роста деревьев. Слабый прирост деревьев на участке «Ботанический сад-плантация (см. раздел 4.3) – следствие не только медленного роста кедров сибирского в молодом возрасте и переуплотнения почвы на участке, но и результат повреждения растущих осевых побегов насекомым-вредителем.

Согласно нашим наблюдениям, хермес сибирский не поражает деревья кедров корейского и сосны обыкновенной (на последней единично нами отмечены признаки поражения, предположительно, хермесом сосновым – *Pineus pini* Koch.). Сибирский хермес нередко встречается на молодых экземплярах кедров сибирского на приусадебных участках в окрестностях г. Уфы. Нами зафиксировано также поражение этим насекомым самосева кедров сибирского на двух участках лесных культур (оба на Южном Урале) – старовозрастном Белорецком-2 (см. рис. 42 в цв. вкл.) и Учалинском. Заселенность самосева можно оценить как «единичную», степень поражения – как очень слабую. Таким образом, хермес сибирский (*Pineus cembrae* Chol.), отмеченный для территории Республики Башкортостан еще в 1940-е годы [Животный мир..., 1949], встречается в районе исследований не только на культивируемых молодых растениях в урбо- и агроландшафтах, но и в природной обстановке – на растениях возобновления под пологом лесных культур кедров сибирского на территории Южного Урала.

**Степень поражения шишек сибирским хермесом и шишковой огневкой
на участке лесных культур Уфимский-1**

Год урожая	Поражение сибирским хермесом, %					Относительная заселенность, %	Средний класс пора- жения
	Нет (0)	Очень слабое (1)	Слабое (2)	Среднее (3)	Сильное (4)		
2013	100,0	0	0	0	0	0	0
2014	93,9	6,1	0	0	0	6,1	0,06
2015	100,0	0	0	0	0	0	0
2016	96,6	3,4	0	0	0	3,4	0,03
В среднем	97,6	2,4	0	0	0	2,4	0,002
Поражение шишковой огневкой, %							
2013	90,6	8,7	0,7	0	0	9,4	0,10
2014	87,8	9,2	1,5	1,5	0	12,2	0,17
2015	88,1	10,2	1,7	0	0	11,9	0,14
2016	95,4	4,6	0	0	0	4,6	0,05
В среднем	90,5	8,1	1,0	0,4	0	9,5	0,12

На участке лесных культур Уфимский-1 выявлено поражение генеративных органов (женских шишек) двумя насекомыми-вредителями: уже известным нам сибирским хермесом и шишковой огневкой (табл. 38, рис. 46 в цв. вкл.). Поскольку дисперсионный анализ в отношении полученных данных неприменим, статистическая обработка выполнена путем попарных сравнений рядов распределения по классам поражения с использованием критерия χ^2 -квадрат. Во всех случаях различия по годам оказались недостоверными ($\chi^2 < 3,84$). Это означает, что в разные годы за 4-летний период наблюдений характер поражения шишек хермесом, а также огневкой не различался. Действительно, в большинстве случаев степень поражения, а также доля пораженных шишек весьма небольшие. Тем не менее, можно видеть (рис. 48), что в отдельные годы в лесных культурах хермес сибирский, вероятно, вовсе не развивается. Огневка же в 2014 г. повредила несколько большее (по абсолютной величине) количество шишек, причем степень поражения была сравнительно выше, чем в остальные годы. Несмотря на результаты статистического анализа, можно предполагать, что в отдельные годы интенсивность поражения данными вредителями может возрастать. В целом же, заселенность и степень поражения генеративных органов кедр сибирского в лесных культурах сибирским хермесом и шишковой огневкой – слабая (до 6–12%).

Согласно литературным данным [Соловьев, 1955в; Петров, 1961; Некрасова, 1972; Орехоплодовые..., 1978; Ларин, Филиппов, 1980; Крылов и др., 1983; Кедровые леса..., 1985], кедр сибирский является видом, в целом устойчивым к вредителям и болезням, особенно в зрелом возрасте. Для условий интродукции сведений по устойчивости кедр к хермесу сибирскому и шишковой огневке немного [Лукин, 1970; Соколов, 1972; Казаков, 1993; Маркова, Жигунов, 1999; Голосова, Дроздов, 2002; Steffan, 1970]. Указывается, что в отдельные годы огневкой может повреждаться значительная доля шишек, а от хермеса растения кедр сибирского чаще страдают в неблагоприятных погодно-климатических условиях.

В природном ареале повреждаемость шишек и семян шишковой огневкой может быть весьма сильной – до 22% общего урожая (до 50% на отдельных деревьях) [Лу-

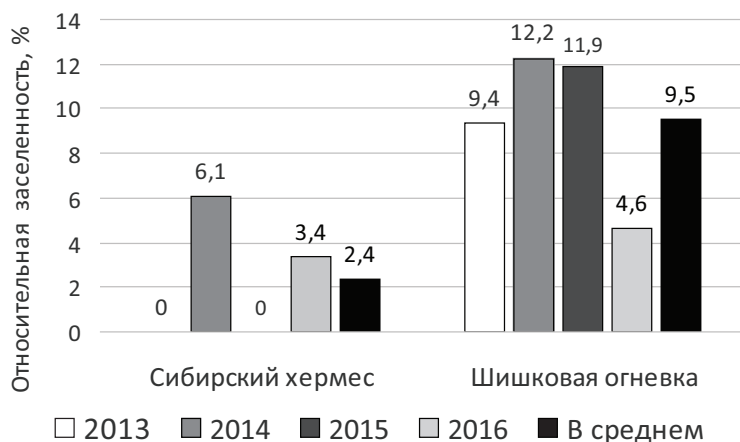


Рис. 48. Относительная заселенность шишек сибирским хермесом и шишковой огневкой на участке лесных культур Уфимский-1

ганский, 1962; Земкова, 1963; Кожевников, 1963; Руш, Лизунова, 1966]. Заселенность деревьев кедра сибирского хермесом в годы массового размножения может достигать в среднем 85%. Так, в селекционных культурах в Томской области сибирский хермес в отдельные годы заселяет от 78 до 93% деревьев; степень поражения меняется по годам, при этом доля деревьев с сильной степенью поражения (3 балла) варьирует от 3 до 8% [Кривец, Коровинская, 2009].

Полученные нами данные о слабой заселенности и невысокой степени поражения деревьев генеративного возраста сибирским хермесом и шишковой огневкой можно считать свидетельством определенной устойчивости кедра сибирского к данным вредителям при интродукции в регионе.

8.3. Продолжительность жизни хвои

Показатель продолжительности жизни хвои в значительной мере отражает влияние внешних условий на состояние деревьев и служит чувствительным индикатором их адаптационной способности, особенно, в условиях урбосреды и промышленного загрязнения [Антипов, 1979; Нестерович и др., 1986]. Срок жизнедеятельности хвои, соответствующий типичным значениям, свидетельствует об устойчивости хвойных растений (в том числе интродуцентов) и комфортных условиях их произрастания.

В приложении 41 и на рисунке 49 приведены данные по продолжительности жизни хвои у кедра сибирского на интродукционных участках в г. Уфе (а также 6-летних саженцев). Как видно, у растений различного возраста хвоя живет в среднем 3,8–4,7 лет (с размахом по отдельным особям от 2 до 6 лет). Между максимальным и минимальным значениями средних арифметических (4,67 для 38-летних растений и 3,78 для 76-летних) разница по t-критерию статистически достоверна ($t = 2,23^*$). Остальные попарные сравнения показывают, что более молодые растения (три первых участка) сходны между собой по длительности функционирования хвои и превышают в этом плане деревья 58–76-летнего возраста.

Продолжительность жизни хвои определена также на 14 участках лесных культур в Башкирском Предуралье и на Южном Урале (прил. 41 и рис. 50). Диапазон средних значений по всем участкам составляет от 3,1 года до 4,9 лет (по деревьям – от 2 до 7 лет), что несколько шире, чем на участках в г. Уфе. Сравнение показывает, что минимальный и максимальный показатели (3,1 и 4,9 лет) в статистическом плане достоверно различаются ($t = 14,57^{***}$). В Башкирском Предуралье между крайними показателями (Бакалинский и Стерлитамакский участки) различия также существенны ($t = 9,93^{***}$); то же относится к Южном Уралу (при сравнении Салаватского и Бурзянского участков $t = 7,67^{***}$). Если сопоставить между собой культуры кедр в Башкирском Предуралье (средний возраст хвои 3,8 лет) и культуры Южного Урала (4,1 года), то значимых различий мы не обнаруживаем ($t = 0,69$). Все же некоторая тенденция увеличения показателя в горных условиях, возможно, существует.

Какой-либо отчетливой связи возраста хвои с условиями обитания культур и их таксационными показателями в пределах каждого района мы не находим. Например, на старовозрастном участке Белорецкий-2 на Южном Урале хвоя живет 4,2 года, что ненамного превышает среднюю величину признака. Обращает на себя внимание только следующее обстоятельство. В Башкирском Предуралье в число участков с наименьшими значениями возраста хвои входят Бирский (3,2 года) и Туймазинский (3,6 лет) участки, которые, как уже неоднократно отмечалось, выделяются ослабленным жизненным состоянием (см. раздел 8.5.2). Это может указывать на связь между жизненностью деревьев и сохранностью листового аппарата у кедр сибирского в лесных культурах.

Для кедр сибирского в литературе приводятся следующие данные по продолжительности жизни хвои при интродукции (Ленинградская, Московская области, Сред-

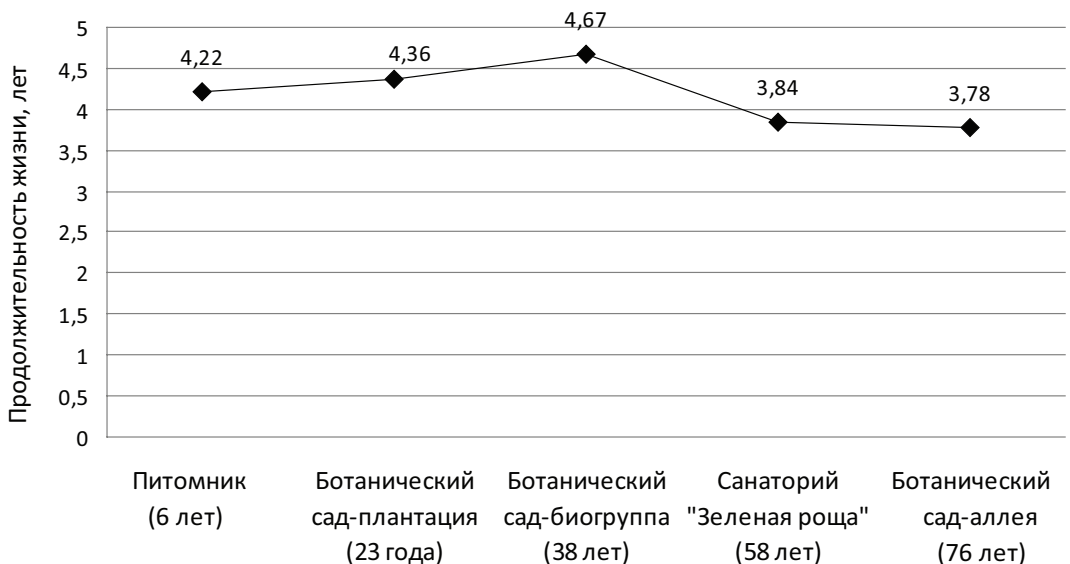


Рис. 49. Продолжительность жизни хвои у кедр сибирского на интродукционных участках различного возраста

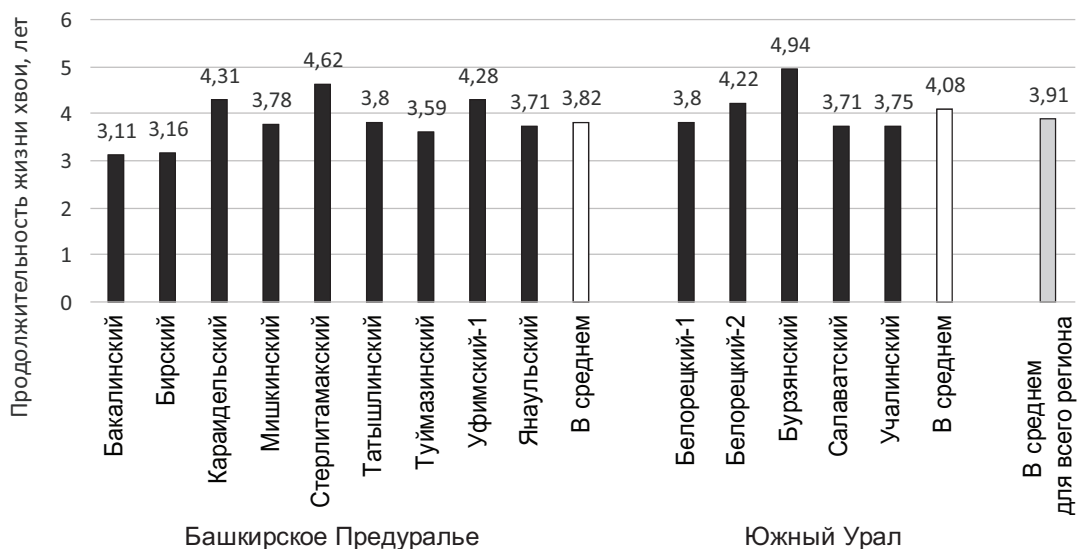


Рис. 50. Продолжительность жизни хвои у кедра сибирского в лесных культурах

нее Поволжье): 4–5 лет в благоприятных условиях, около 2–3 (4) года – при промышленном загрязнении и высокой рекреационной нагрузке, а также у отставших в росте и ослабленных деревьев [Игнатенко, 1988; Хими́на, Васильев, 1991; Еремин и др., 2014]. В природном ареале типичный показатель составляет около 4–6 лет с разбросом от 3 до 11 лет (в культуре – 3–5 лет) [Луганский, 1962; Орехоплодовые..., 1978; Бех, Таран, 1979; Ларин, Филиппов, 1980; Таланцев, 1981; Крылов и др., 1983; Кедровые леса..., 1985; Крылов, Шмонов, 1985; Брати́лова, 2007; Данченко, Бех, 2010; Кузнецова, 2010; Kogorachinsky, 2015].

Как видно, полученные нами показатели в общем соответствуют типичным значениям. Итак, в районе исследований хвоя у кедра сибирского живет в среднем около 4,2 лет в условиях урбосреды, 3,9 лет – в лесных культурах Башкирского Предуралья и Южного Урала. Отдельные участки лесных культур в обоих природных районах в той или иной степени могут отличаться по сроку жизни хвои.

8.4. Приживаемость, сохранность и жизненное состояние сеянцев и саженцев

В качестве показателей интродукционной устойчивости рассмотрены также сохранность и приживаемость сеянцев кедра сибирского 1–3-летнего возраста (табл. 39). Значения этих показателей, как видно, достаточно, высокие – 68–95% для однолеток (приживаемость всходов после пересадки их в питомник), 54–87% для двухлеток (сохранность относительно исходного числа всходов) и 49–85% для трехлеток (также сохранность от числа всходов).

Приживаемость и сохранность 1–3-летних семян

Исходный вариант посева	Приживаемость* и сохранность**, %				
	2014 г. (1-летки)	2015 г. (2-летки)		2016 г. (3-летки)	
		относительно исходного числа всходов	относительно числа 1-леток 2014 г.	относительно исходного числа всходов	относительно числа 2-леток 2015 г.
Лабораторный посев	77,9 (а***)	63,5 (а)	81,6 (а)	61,6 (а)	97,0 (а)
Лабораторный посев (поздно взошедшие)	67,7 (а)	53,8 (а)	79,5 (а)	49,2 (б)	91,4 (а)
Грунтовый посев	94,5 (б)	87,4 (б)	92,7 (б)	85,3 (в)	97,6 (а)

Примечание. * Приживаемость – для всходов лабораторного посева после пересадки их в кюветы с грунтом в возрасте 45 дней (на конец 2014 г.) и для 2-леток лабораторного и грунтового посевов после пересадки однолетних семян в питомник (на конец 2015 г.); ** Сохранность – для всходов (1-леток) грунтового посева (на конец 2014 г.) и для 3-летних семян (на конец 2016 г.); *** Показатели вариантов посева в столбцах, не имеющие одинаковых букв в скобках, достоверно различаются по критерию χ -квадрат.

Наименьшей сохранностью (приживаемостью) во всех случаях характеризуются семена, проросшие при лабораторном посеве позднее основной массы всходов: к 3-летнему возрасту в условиях открытого грунта их остается только 49%. Сохранность же дружно взошедших лабораторных всходов в 3-летнем возрасте составляет 62%, а грунтовых – 86% (различия между всеми тремя показателями статистически достоверны; например, уже при сравнении наименьших значений, равных 49,2% и 61,6%, $\chi^2 = 4,66^*$; при сравнении наименьшего значения с наибольшим, равным 85,3%, $\chi^2 = 22,69^{***}$).

Показатели сохранности 2-леток относительно числа 1-леток (а не относительно исходного числа всходов) и 3-леток относительно числа 2-леток – гораздо выше: двухлетками становятся 80–93% однолеток, трехлетками – 91–98% двухлеток. Но опять же наименьшие значения отмечаются у поздно взошедших лабораторных семян, наибольшие – у грунтовых. В целом можно заключить, что лучшей устойчивостью в раннем возрасте по показателям сохранности и приживаемости выделяются семена, выращенные в грунтовых посевах. Вместе с тем, и семена лабораторных посевов, исключая всходящие с большой задержкой во времени, в целом характеризуются удовлетворительной приживаемостью после пересадки в открытый грунт, а также хорошей сохранностью на протяжении двух-трех лет роста в питомнике.

Охарактеризуем жизненное состояние двух- и трехлеток, то есть тех семян, которые прижились и сохранились после пересадки в питомник. Полученные данные по двухлеткам показывают (прил. 42), что относительное жизненное состояние семян двух разных лет несколько отличается, однако в основном это касается семян, выращенных в лабораторных посевах. В 2015 г. лабораторные семена 2-летки в целом были оценены как ослабленные (ОЖС = 76,5%; показатель, как видно, лишь немного не достигает порога в 80%), в 2016 г. – как здоровые (82,3%). Наименьшее значение отмечено у поздно взошедших семян (66,5%). Наилучшей жизнеспособностью

(как и сохранностью; см. выше) характеризуются сеянцы, изначально выращенные в грунтовых посевах (ОЖС = 87–96%).

Аналогичное положение выявлено и по трехлеткам (см. прил. 42) за исключением того, что сеянцы, выращенные в лабораторных посевах, на третий год жизни в условиях открытого грунта в целом уже характеризуются как здоровые (ОЖС = 90%). Следовательно, они почти сравниваются в этом плане с грунтовыми сеянцами. Трехлетки, полученные от поздно проросших всходов, как и в двухлетки, по-прежнему остаются ослабленными.

В приложении 42 приведены также показатели доли 2- и 3-летних сеянцев с выжиманием корневой системы (из-за промерзания почвы) и неинфекционным полеганием стебля (под воздействием снегового покрова) в 2015 и 2016 гг. после перезимовки в питомнике. Наименьшей долей растений с «выжиманием» и «полеганием» в 2-летнем возрасте характеризуются сеянцы, выращенные в грунтовом посеве – соответственно 4,2 и 12,4%. Доля лабораторных 2-леток с указанными явлениями достаточно высока – 8,9 и 47,5% соответственно; очевидно, это связано с пониженной «прочностью» стебля (вследствие меньшего диаметра) и несколько менее развитой корневой системой, чем у грунтовых сеянцев. Однако, после подсыпания субстрата и «подпрямления» стебля в 2-летнем возрасте доля таких растений на 3-й год жизни существенно уменьшается – до 5,6 и 10,5% соответственно у лабораторных 3-леток, и до 2,5 и 0,8% – у грунтовых. Таким образом, если предприняты необходимые меры, указанные нарушения роста, вероятно, могут не сказываться сильным образом на жизненном состоянии сеянцев.

По имеющимся данным для условий интродукции и природного ареала приживаемость и/или сохранность сеянцев кедра сибирского (в т.ч. после пересадки на постоянную площадь и при закладке культур посевом семян) характеризуется следующими показателями: 1-леток – 53–100%, 2-леток – до 72–95%, 3-леток – 71–86 (98)%. [Костерин, 1958; Орлов, Тарабрин, 1960; Ширская, 1964; Олисова, 1970; Ларин, 1980; Хохрин, 1981; Крылов, Шмонов, 1985; Баранов и др., 1987; Пинаева, Данченко, 2009; Хамитов, 2013б, 2015; Wu et al., 2009]. Причиной низкой сохранности 1–2-летних растений, наблюдаемой в некоторых случаях, является, в частности «выжимание» сеянцев вследствие промерзания почвы в питомнике. При высоких показателях сохранности и приживаемости развивающиеся растения, как правило, характеризуются высокой жизненностью (до 91% составляют сеянцы «отличного» и «хорошего» состояния) [Ширская, 1964]. Сравнение показывает, что в нашем случае сохранность (приживаемость) сеянцев 1–3-летнего возраста в целом соответствует показателям, известным для других регионов.

Трехлетние наблюдения по переводу всходов кедра сибирского в условия питомника (что является критическим моментом особенно для лабораторных сеянцев) позволяют рекомендовать следующую процедуру, обеспечивающую достаточно хорошую приживаемость растений. Для лучшей адаптации корневой системы целесообразно использовать двухэтапный перевод для «грунтовых» всходов (осенью – в «прикопки», весной – в гряды питомника) и трехэтапный – для «лабораторных». Последние в возрасте 45 дней следует перенести в кюветы со специально подготовленным субстратом (см. прил. 3), осенью поместить в «прикопки» (пучками по 30–50 шт.), а весной – рассадить на грядах питомника. Основной особенностью «промежуточного» субстрата является наличие рассыпчатого многолетнего перегноя.

Благодаря этому, нежные корневые зачатки «лабораторных» всходов меньше повреждаются при переносе из «тепличных» условий в грунт и, соответственно, лучше приживаются и сохраняются в дальнейшем.

Условия «прикопки» обеспечивают хорошую защиту семян от промерзания и меньшую степень повреждения корневой системы. Весной следующего года сеянцы достают из «прикопок» и рассаживают рядами (построчно) на гряды питомника с расстоянием 10 см между рядами и 5–7 см в ряду, где они доращиваются на протяжении 2–3 лет. Почву в питомнике при необходимости следует «облегчить»: в нашем случае на гряды питомника с серой лесной среднесуглинистой почвой были добавлены 1 ведро перегноя и 1 ведро песка на каждый квадратный метр. В случае обнаружения весеннего (после схода снега) неинфекционного «полегания» и «выжимания» сеянцев, может быть рекомендована экстренная подсыпка почвенного субстрата с «обжиманием» оснований растений и искусственным приданием им «выпрямленного» положения.

В 2016 г., отличавшемся засушливыми и жаркими погодными условиями, проведены также два небольших рекогносцировочных эксперимента следующего характера. В первом эксперименте были задействован 1-летний самосев кедра сибирского из Караидельского участка лесных культур, на котором в 2016 г. отмечен всплеск естественного возобновления (см. раздел 6.2). 12 июля 2016 г. на этом участке были взяты всходы в количестве 143 шт.; спустя 2 дня они были высажены на грядку питомника (с расстоянием 10 см в строке и 10 см между строками), где содержались в условиях притенения и регулярного полива. К концу 2016 г. сохранилось 115 растений (приживаемость 80,4%), к концу 2017 г. их (уже 2-леток) осталось 69 шт. (48,3%). Следовательно, около 50% 1-летнего естественного самосева кедра сибирского способно выживать, по крайней мере, на протяжении 2 лет после пересадки в питомник.

Второй опыт состоял в следующем. Часть сеянцев (в количестве 67 шт.), выращенных в лабораторном посеве в 2015 г. из семян урожая 2014 г., в 2016 г., т.е. на второй год жизни, были оставлены в кюветах в условиях полутени и не поливались в течение всего экстремально жаркого вегетационного сезона. К концу вегетации сохранились 18 сеянцев (26,9%), из которых 3 имели здоровое жизненное состояние (16,7% от числа выживших 2-леток). К концу 2017 г. из 18 шт. осталось 8, ставших 3-летками (11,9% от исходного числа сеянцев в эксперименте), причем 4 экз. из них (50%) были оценены как здоровые. Этот эксперимент в первом приближении может свидетельствовать о том, что среди молодых растений кедра сибирского встречаются достаточно засухоустойчивые экземпляры.

Выполнена также оценка жизненного состояния саженцев 6-летнего возраста, которые, как уже указывалось (см. раздел 2.2), были получены 4-летками с закрытой корневой системой и высажены в питомник. По прошествии двух лет – к концу вегетации 2016 г. – один из 9 саженцев проявил признаки ослабления. Ухудшение жизнеспособности, вероятно, было опять же обусловлено сухой и жаркой погодой 2016 г., хотя и производился регулярный полив. При выкопке растения обнаружилось, что почвенный ком, охватывающий корневую систему, плотный, не рассыпающийся, пересушенный.

Повышенная плотность прикорневого кома земли – характерная особенность так называемых брикетированных саженцев, выращиваемых в полиэтиленовых ци-

линдрах и контейнерах с обычной, а не специально подготовленной почвой. При этом ухудшается влагопроницаемость кома и снижается доступ поливной воды к корням. При пересадке в грунт брикетированные саженцы требуют большей интенсивности полива по сравнению с саженцами, выращенными «свободно». По всей видимости, один из наших саженцев по какой-то причине (например, изначально тяжелая почва и чрезмерная переуплотненность брикета, расположение на краю гряды питомника) постоянно получал меньше воды, чем остальные. Выкопка других (здоровых) саженцев показала, что их корневая система действительно является более увлажненной. Поскольку кедр сибирский отличается малой засухоустойчивостью (см. раздел 1.1), недостаток влаги может привести к ослаблению даже 6-летних саженцев, до того оставшихся здоровыми.

В целом же, по показателю относительного жизненного состояния (96,7%), рассматриваемая группа растений-шестилеток характеризуется как здоровая. В литературе сведений по жизненному состоянию 6-летних (5–7-летних) растений мы не обнаружили. Извлеченные из земли здоровые сеянцы были вновь посажены в землю; у ослабленного саженца корневую систему отмыли от почвенного кома, после чего сам саженец возвратили на прежнее место (все же в 2017 г. растение полностью усохло).

Проведенные исследования показывают, что всходы кедра сибирского, полученные в экспериментах с лабораторными посевами можно успешно пересаживать в открытый грунт, где они способны нормально расти и развиваться, причем в плане приживаемости и сохранности, а также морфометрических характеристик и жизненного состояния (см. разделы 4.1 и 8.4) лабораторные сеянцы не слишком сильно уступают сеянцам грунтовых посевов. Это позволяет использовать лабораторные посевы не только в экспериментальных целях, но и для выращивания посадочного материала, хотя и в ограниченных объемах. Саженцы 6-летнего возраста, изначально выращенные как посадочный материал с закрытой корневой системой, в целом также характеризуются хорошей жизненностью, однако они негативно реагируют на дефицит влаги даже в условиях питомника.

8.5. Жизненное состояние деревьев и насаждений кедра сибирского

8.5.1. Жизненное состояние деревьев на интродукционных участках в г. Уфе

В целом все участки характеризуются как «здоровые» (ОЖС > 80%; табл. 40 и рис. 51). Наибольшее количество в той или иной степени ослабленных деревьев отмечено на участке 58-летних деревьев «Санаторий “Зеленая роща”» (5 ослабленных и 3 сильно ослабленных дерева из 44). Деревья пониженной жизненности локализируются здесь большей частью на сильно инсолируемых местоположениях по южную сторону от санаторных корпусов (рис. 52 в цв. вкл. и рис. 53). По наблюдениям за 2007 год [Путенихин, 2007], большинство деревьев на территории санатория по своему габитусу в то время оценивались как здоровые. Нарастающее ослабление жизненного состояния отдельных экземпляров, по нашему мнению, стало следствием длительного дефицита влаги в период жаркого и сухого лета 2010 г. Из полученных данных вытекает следующий вывод: в городских условиях не рекомендуется

Жизненное состояние кедр сибирского на интродукционных участках в г. Уфе (на 2016 г.)

Интродукционный участок (возраст)	Категории жизненного состояния, %			ОЖС, %	Категория участка
	Здоровые деревья	Ослабленные	Сильно ослабленные		
Ботанический сад-плантация» (23 года)	88,0	12,0	0	96,4	Здоровый
Ботанический сад-био группа (38 лет)	100,0	0	0	100,0	Здоровый
Санаторий «Зеленая роща» (58 лет)	81,8	11,4	6,8	92,5	Здоровый
Ботанический сад-аллея (76 лет)	88,9	11,1	0	96,7	Здоровый

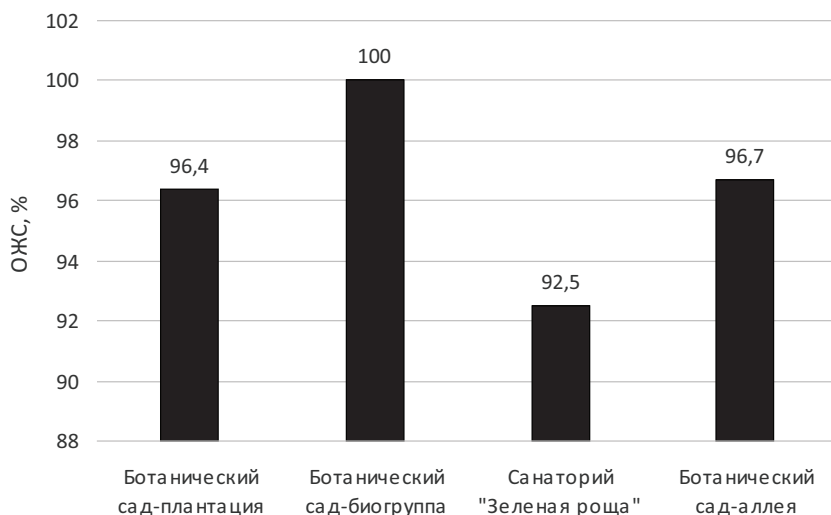


Рис. 51. Относительное жизненное состояние (ОЖС) кедр сибирского на интродукционных участках в г. Уфе

высаживать кедр сибирский на припекаемых солнцем местах к югу от многоэтажных зданий.

Для двух сильно ослабленных деревьев (из трех) на участке «Санаторий “Зеленая роща”» мы оценили угрозу гибели с использованием модифицированной «системы штрафных очков» (см. прил. 7) [Берриман, 1990]. Оба дерева имеют пониженную степень охвоенности (причем у одного из деревьев это отклонение выражено сильнее), «неполноценную» (хлоротичную) по цвету хвою, мертвые и отмирающие ветви в кроне (прил. 43). Длина хвои у обоих деревьев близка к нормальной, однако четко выражена разница между верхней (где хвоя достоверно короче) и нижней (хвоя длиннее) частями кроны – такой контраст является весьма негативным показателем [Берриман, 1990]. В итоге первое дерево получило 10 штрафных очков, второе – 8, что характеризует угрозу гибели обоих деревьев в ближайшие годы как высокую (IV категория угрозы).



Рис. 53. 23-летний экземпляр ослабленного жизненного состояния на участке «Ботанический сад-плантация» (слева); справа – сильно ослабленное 58-летнее дерево в санатории «Зеленая роща»

На участке молодых деревьев «Ботанический сад-плантация» зафиксировано только 2 ослабленных экземпляра из 25 (см. рис. 53), причем ослабление их не связано с поражением сибирским хермесом (признаки поселения вредителя на них мало выражены). Причиной ослабления, вероятно, также может быть дефицит влаги (оба растения расположены по южному, самому прогреваемому краю участка) и сильная уплотненность почвы, о чем уже говорилось. В биогруппе 38-летних деревьев в Ботаническом саду все экземпляры здоровые, а среди 76-летних деревьев в аллее ослабленным является только 1 экземпляр из 9. Причина ослабления в этом случае другая – заглушенность дерева кронами других высокорослых древесных растений (дуба черешчатого и сосны веймутовой).

В ряде работ отмечается, что кедр сибирский, произрастающий в условиях городских посадок, как и в нашем случае, может иметь хорошую сохранность и здоровое жизненное состояние [Игнатенко, 1988; Лескова и др., 2007; Братилова, Калинин, 2012; Спасибова, Казанцева, 2015]. Однако при сильном загрязнении воздуха и в неблагоприятных условиях среды обитания жизнеспособность деревьев снижается [Бабич и др., 2008; Кин, Вельмовский, 2009; Карташова и др., 2011; Андреев и др., 2013]. Таким образом, деревья кедр сибирского различного возраста в условиях г. Уфы в целом характеризуются как здоровые, что указывает на высокую степень адаптации вида к условиям крупного промышленного города. В отдельных случаях ослабление жизнеспособности объясняется произрастанием деревьев в условиях излишней сухости воздуха и почвы, а иногда и заглушением кроны пологом других древесных растений.

8.5.2. Жизненное состояние лесных культур кедров сибирского

Результаты оценки лесных культур в Башкирском Предуралье и на Южном Урале представлены в приложении 44 и на рисунке 54. Как видно, в большинстве случаев жизненное состояние кедров сибирского оценивается как здоровое. Только на территории Башкирского Предуралья 3 участка характеризуются ослабленной жизненностью: Бирский, Туймазинский и Уфимский-2 (рис. 52 в цв. вкл.; см. также рис. 44). За счет этого относительное жизненное состояние культур в целом по Башкирскому Предуралью снижено (ОЖС = 78,5%), хотя и незначительно.

В горной части района исследований все участки «здоровые», причем наивысший показатель ОЖС (92,1%) выявлен на старовозрастном Белорецком-2 участке. Отметим, что у многих деревьев на этом участке кора в нижней части ствола повреждена в результате механического воздействия (вероятно, «колотами», используемыми для сотрясения ствола при браконьерской заготовке шишек), имеются выбоины и смоляные потеки. Несмотря на это, габитуальные характеристики кроны указывают на то, что общее жизненное состояние деревьев на данный момент времени остается нормальным.

На участке привитого кедров Уфимский-2 в г. Уфе многие деревья также имеют механические повреждения, как следствие высокой антропогенной, в частности, рекреационной нагрузки (участок пересекает сеть тропинок, почва тяжелая и переуплотненная, имеются костровища и мусор, нижние сучья часто обломаны). Существенную роль в ослаблении жизненности, вероятно, сыграл и низовой пожар: многие стволы покрыты копотью; поврежденные и обожженные места являются

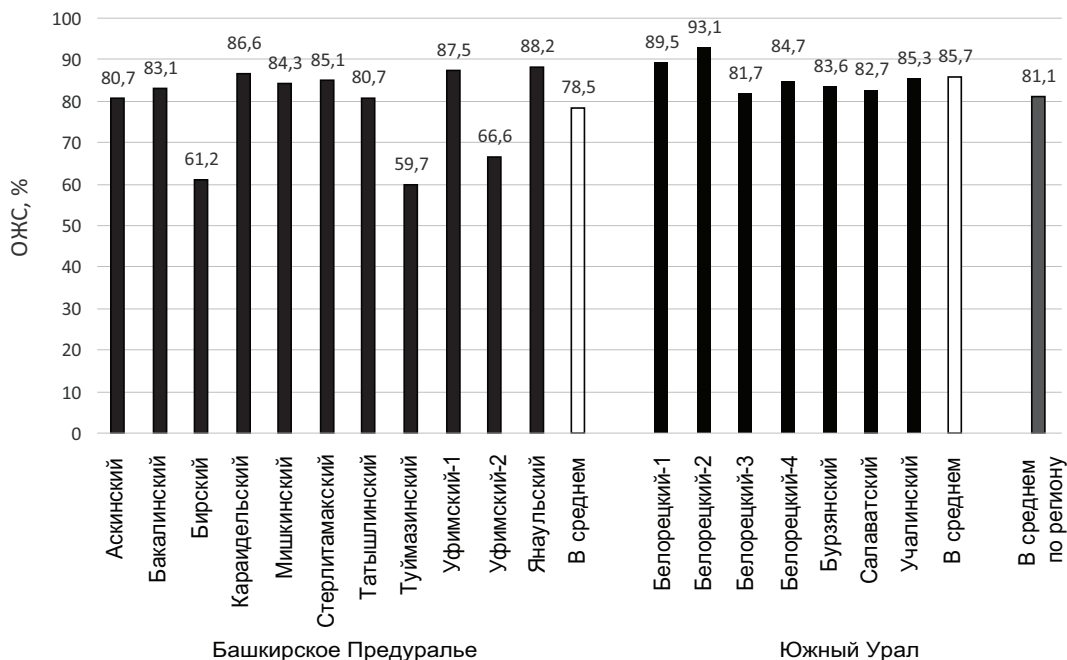


Рис. 54. Относительное жизненное состояние (ОЖС) кедров сибирского в лесных культурах

источниками смолотечения. Доля сухостойных привитых деревьев, погибших, очевидно, в относительно недавнее время (примерно за последние 10 лет, скорее всего, после засушливого 2010 г.) составляет 16%, суммарная доля ослабленных в той или иной степени деревьев достигает почти 34% (см. прил. 44). Следовательно, в качестве еще одного фактора снижения жизненности можно рассматривать неблагоприятные погодные условия 6-летней давности.

Два других участка пониженной жизненности (Туймазинский в западной части Башкирского Предуралья и Бирский в северной; см. рис. 52 в цв. вкл. и рис. 44) также имеют в своем составе значительную долю сухостоя (20–21%) и деревьев различных категорий ослабленности (39–48%). Сравнение с данными оценки жизненного состояния Туймазинского участка за 2006 год [Путенихин, Фарушкина, 2007] указывает на то, что жизненность кедра сибирского здесь за последние годы существенно снизилась. В значительной степени это также можно объяснить засушливыми условиями вегетации 2010 г.

Кроме того, мы обратили внимание на геоморфологические особенности мест произрастания Туймазинского и Бирского участков (см. прил. 30). Туймазинские культуры заложены на вершине и склоне холма. Если на привершинном северном уступе деревья чувствуют себя нормально, то на самой вершине и по юго-западному склону проявляются ярко выраженные признаки ослабления и массового усыхания деревьев. Возможно, здесь мы имеем дело с так называемым «вершинным эффектом», проявляющимся в негативном влиянии на рост деревьев недостатка влаги и питательных веществ на выпуклых формах рельефа [Еник, 1987]. Дождевая влага словно бы «скатывается» с холма, не достигая корней деревьев и смывая вниз частицы почвы. Видимо, в 2010 г. этот участок длительное время был полностью «обезвожен», после чего тенденция ослабления жизненного состояния резко возросла.

Что касается Бирского участка лесных культур, то ослабление жизненности кедра сибирского здесь также, хотя бы частично, может объясняться «вершинным эффектом». Культуры располагаются на крутом берегу р. Белой и приурочены к западному и юго-западному борту оврага с крутизной склона 5–10° (см. прил. 30). Сбег влаги здесь может интенсивно идти по днищу оврага.

Литературных сведений по жизненному состоянию культур кедра сибирского в условиях интродукции немного. Так, в Мурманской области около 77% молодых культур характеризуются как «благонадежные», остальные – как «сомнительно жизнеспособные» и нежизнеспособные [Цветков, Сизов, 1989]. В Карелии имеются как угнетенные участки культур, так и вполне жизнеспособные [Андреев, 1967]. В Московской области в 40-летних географических культурах деревья хорошего жизненного состояния составляют 7–57%, удовлетворительного – 31–88%, ослабленного – 4–16% [Семаев, 2010]. В Вологодской области между искусственными кедровыми рощами имеют место существенные различия по их санитарному состоянию, во многом, связанные с высокими рекреационными нагрузками [Хамитов, 2015; Хамитов, Андропова, 2016]. Для условий Среднего Поволжья приводятся данные по соотношению деревьев разных жизненных категорий в культурах 49-летнего возраста: здоровых – 60%, «условно здоровых» – 18%, ослабленных – 8%, сильно ослабленных – 14% [Еремин и др., 2014]. В биогрупповых посадках в Марий Эл дифференциация деревьев по жизненному состоянию связана с исходной плотностью размещения деревьев и процессом естественного самоизреживания [Лескова и др., 2007].

В Московской области в культурах кедра, привитого на сосну обыкновенную, 62–76% привитых деревьев имеют хорошее жизненное состояние, 24–38% – удовлетворительное [Дроздов, Дроздов, 2005]. Отличным состоянием характеризуются смешанные культуры кедра с лиственницей и елью в Ашинском районе Челябинской области [Кожевников и др., 2009].

Данные по жизненному (санитарному) состоянию кедра сибирского в естественных популяциях и лесных культурах в природном ареале гораздо более многочисленны (мы приводим только некоторые публикации последних лет) [Павлов и др., 2008; Демидко и др., 2010; Карташова и др., 2011; Андреев и др., 2013; Дебков, 2014; Кривец и др., 2014; Спасибова, Казанцева, 2015; Титов, 2015; Сташкевич, 2015]. Сообщается, что жизненность кедровых насаждений в разных лесорастительных условиях различна – от в целом здорового жизненного состояния в оптимуме среды обитания до деградации лесных экосистем в неблагоприятных для роста условиях и вследствие сильного техногенного воздействия. Указывается, что нерегулируемая хозяйственная деятельность, включая повышенную рекреационную нагрузку, приводит к ухудшению жизненности и санитарного состояния насаждений, особенно, так называемых припоселковых кедровников на Урале и в Сибири (увеличивается доля сухостоя, наблюдаются ветровальные явления, изреживание, захламление, пожары, распространение болезней и вредителей леса). В лесных культурах в пределах своего ареала вид характеризуется достаточно высокой жизнеспособностью [Спасибова, Казанцева, 2015; Сташкевич, 2015].

Полученные нами данные показывают, что кедр сибирский в лесных культурах Башкирского Предуралья и Южного Урала не уступает и даже превосходит по жизненному состоянию деревья и насаждения кедра в других районах его культивирования. На отдельных участках в Башкирском Предуралье отмечается снижение жизненности культур, вероятно, связанное с антропогенным воздействием и геоморфологическим положением мест закладки, усугубившим отрицательное влияние засухи 2010 г. на рост и состояние деревьев.

8.6. Интегральная оценка интродукционной устойчивости и перспективы дальнейшего введения кедра сибирского в культуру

Комплексная оценка интродукционной устойчивости в новых условиях произрастания [Лапин, Сиднева, 1973; Трулевич, 1991] позволяет определить перспективность дальнейшей интродукции вида и возможности его практического использования в регионе. В таблице 41 представлены результаты определения интродукционной устойчивости кедра сибирского на исследуемых участках в г. Уфе. В большинстве случаев участки отнесены к группе перспективности I (наиболее перспективные) по шкале П.И. Лапина и С.В. Сидневой [1973] и категории устойчивости А (высокоустойчивые) по шкале Н.В. Трулевич [1991]. Биологические особенности и акклиматизационные возможности кедра сибирского на указанных участках в полной мере отвечают природно-климатическим условиям мест произрастания.

Рассмотрим по порядку участки, на которых итоговые баллы (категории) в той или иной степени снижены. Среди интродукционных объектов в г. Уфе только участок молодых деревьев «Ботанический сад-плантация» демонстрирует несколько понижен-

**Интегральная оценка перспективности интродукции
кедра сибирского в г. Уфе**

Показатель устойчивости	Интродукционный участок			
	Ботанический сад-плантация	Ботанический сад-био группа	Санаторий «Зеленая роща»	Ботанический сад-аллея
Одревеснение побегов	20	20	20	20
Зимостойкость	25	25	25	25
Сохранение формы роста	10	10	10	10
Побегообразовательная способность	5	5	5	5
Прирост в высоту	5	5	5	5
Генеративное развитие	15	20	25	25
Способ размножения	7	7	7	7
Сумма баллов	87	92	97	97
ГПИ	II	I	I	I
КИУ	Б	А	А	А

Примечание. ГПИ – группа перспективности интродукции по П.И. Лапину и С.В. Сидневой [1973], КИУ – категория интродукционной устойчивости по Н.В. Трулевич [1991] в модификации Н.А. Рязановой и В.П. Путенихина [2012] и в нашей детализации (см. прил. 7).

ную устойчивость – группа перспективности II (перспективные растения) и категория интродукционной устойчивости Б (устойчивые). Уменьшение оценок связано со следующими специфическими особенностями: замедленным ростом, ослаблением и отмиранием верхушечного побега у некоторых деревьев (из-за поражения сибирским хермесом в отдельные годы) и связанным с этим периодическим нарушением формы роста вследствие «перевершинивания» ствола. Однако, по мере взросления деревьев на участке их устойчивость, как можно полагать, будет увеличиваться. Оценки, полученные для других, более зрелых по возрасту интродукционных участков в г. Уфе, свидетельствуют о высокой перспективности кедров сибирского для культивирования в условиях крупного промышленного города.

В таблице 42 мы сопоставили между собой по различным таксационным, репродуктивным и генетическим показателям, включая товарность, селекционный состав, урожайность, характер возобновления, жизненное состояние (см. прил. 7, а также примечание к табл. 42), исследуемые участки лесных культур кедров сибирского. По совокупности «плюсов» выделены лучшие в лесохозяйственном и селекционном отношении культуры: в Башкирском Предуралье это Стерлитамакский участок (а также Уфимский-1, Мишкинский и Янаульский), на Южном Урале – старовозрастный Белорецкий-2 (а также Белорецкий-1, Белорецкий-3 и Салаватский). Эти культуры в первую очередь могут использоваться в качестве семенных участков для заготовки семян местной репродукции с целью выращивания посадочного материала. Худшими оказались участки со сниженными показателями жизненного состояния, «плодоношения», естественного возобновления и уровня генетического разнообразия – Бирский, Туймазинский, Уфимский-2, Бакалинский и Бурзянский.

Таблица 42

Лесные культуры кедра сибирского в Башкирском Предуралье и на Южном Урале с наилучшими таксационными, репродуктивными и селекционными показателями

Участок лесных культур	Лучшие участки (+) по следующим показателям:										Число «пло-сов»
	Высота	Диаметр	Запас древесины	Уровень «плодоношения»	Степень возобновления	Товарность	Генетическое разнообразие	Селекционная ценность	Жизненное состояние		
<i>Башкирское Предуралье</i>											
Аскинский	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+4
Бакалинский	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+1
Бирский	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
Караидельский	-	-	-	+	++	-	-	-	-	+	+4
Мишкинский	-	-	+	-	+	-	+	-	+	+	+5
Стерлитамакский	+	-	+	-	+	-	-	-	+	+	+6
Татышлинский	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+3
Туймазинский	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+2
Уфимский-1	-	-	-	+	+	-	+	-	-	+	+5
Уфимский-2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
Янаульский	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+	+5
<i>Южный Урал</i>											
Белорецкий-1	-	+	-	-	+	+	-	-	+	+	+5
Белорецкий-2	+	+	+	+	++	+	+	+	+	+	+10
Белорецкий-3	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+6
Белорецкий-4	-	+	-	+	+	-	-	-	-	+	+4
Бурзянский	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+1
Салаватский	+	-	+	-	-	+	-	-	+	+	+5
Учалинский	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+4

Примечание. Высота деревьев, диаметр ствола, запас древесины – лучшие участки по данным разделов 6.1.2 и 6.1.3 (табл. 25 и 26); Уровень плодородия – лучшие участки со средним баллом 1,5 и выше (см. табл. 24); Степень возобновления (см. табл. 32); участки с наличием возобновления до 2000 шт./га (один плюс), более 2000 шт./га (два плюса); Товарность – участки I-II классов товарности (см. табл. 30); Генетическое разнообразие – участки с наблюдаемой гетерозиготностью 0,140 и выше (см. табл. 35); Селекционная ценность – участки с наличием нормальных лучших деревьев (см. табл. 31); Жизненное состояние – участки «здорового» жизненного состояния (см. прил. 44).

Среди лесных культур Башкирского Предуралья наименьшие суммы «плюсов» получили Бирский, Туймазинский и привитой Уфимский-2 участки. Кроме существенного ослабления жизненности эти участки характеризуются значительным отпадом деревьев, негативной тенденцией дальнейшего ухудшения жизненного состояния на фоне неблагоприятных погодных условий в некоторые годы, снижением продолжительности жизни хвои, слабым уровнем «плодоношения», полным отсутствием естественного семенного возобновления. Тем не менее, функциональность значительного числа деревьев здесь участках сохраняется. Необходимо провести санитарные рубки, уборку сухостоя и удаление валежника; сбор семенного и вегетативного материала на этих участках возможен только в селекционных целях (с наиболее здоровых и устойчивых, нормальных средних и нормальных лучших экземпляров). Снижение суммарной балльной оценки на Бакалинском участке лесных культур в Башкирском Предуралье отражает низкий уровень плодоношения, отсутствие возобновления, наличие в составе древостоя значительного числа искривленных («дровяных» и «минусовых») деревьев; жизненное состояние культур при этом вполне нормальное.

На территории Южного Урала наименьшей совокупностью «плюсов» выделяется Бурзянский участок, находящийся в южной части района исследований: опять же при здоровом жизненном состоянии насаждение характеризуется слабым (единичным) «плодоношением и отсутствием семенного возобновления».

Полученные данные позволяют наметить практические мероприятия в культурах, направленные на улучшение их состояния и продуктивности, формирование на их базе высокоурожайных кедровников («кедросадов», орехоплодных насаждений) и лесосеменных участков для сбора семян в промышленно-пищевых и селекционно-лесоводственных целях (см. «Заключение»).

Рассмотрим литературные сведения по устойчивости и перспективности интродукции кедр сибирского в различных регионах. На основе изучения эколого-биологических особенностей кедр сибирского, в т.ч. с использованием балльных оценок устойчивости, сообщается о возможности дальнейшего широкого введения вида в культуру в условиях Белоруссии [Федорук, 1972], Карелии [Андреев, 1977], Марий Эл [Лазарева, 2004; Еремин и др., 2014], Ленинградской [Игнатенко, 1988; Маркова, Жигунов, 1999], Архангельской [Орлов, Тарабрин, 1960], Мурманской [Казиков, 1993], Самарской [Розно, Кавеленова, 2007], Нижегородской [Храмова, 2009аб], Вологодской [Хамитов, 2015], Челябинской [Чернов, Митрофанов, 2008] областей, в Московской, Владимирской, Калужской, Ивановской и других областях центральной части Восточно-Европейской равнины [Некрасов, Твеленев, 1970; Соколов, 1972; Дроздов, Брынцев, 1989; Янгутов, Дроздов, 1989; Дроздов, Дроздов, 2005; Агеев, 2010].

Целый ряд источников констатирует перспективность расширенной интродукции кедр сибирского на основе оценки отдельных показателей роста и состояния (те же регионы, а также Украина, Эстония, Чувашия, Татарстан, г. Москва, г. Санкт-Петербург, г. Сыктывкар, Псковская, Ярославская, Брянская, Воронежская и другие области) [Гиргидов, 1955; Шкутко, 1970; Деревья и кустарники..., 1971; Едранов, 1972; Игнатенко, 1972, 1988; Неверов, 1972; Цветков, Сизов, 1989; Химица, Васильев, 1991; Подгорбунских, Кожевников, 1992; Покровская, Семенова, 1997; Титова, 2003; Волжанина, 2004; Древесные растения Главного..., 2005; Ипатов, 2006; Семаев,

2008; Фирсов, Орлова, 2008; Алексеев, 2009; Кожевников и др., 2009; Поляков, Сулова, 2009; Соколова, 2009; Хафизов, 2009; Васильев и др., 2011; Приставко, 2013].

Сравнительно понижен адаптационный потенциал кедр сибирского в южных лесостепных регионах (Липецкая, Саратовская, Оренбургская области, Адыгея, Южный Казахстан) [Малеев, 1949; Вехов, 1952; Рубаник, 1963; Арестова, 1999; Бочкарева, 2009; Кин, Вельмовский, 2009], а также в Приморском крае [Репин, Чернышев, 2000]. Однако, и в этих условиях (исключая регионы с сильно засушливым климатом) вид может интродуцироваться в ограниченном масштабе.

Практически все приведенные выше литературные источники свидетельствуют о высокой перспективности использования кедр сибирского как высокодекоративного дерева для озеленения населенных пунктов в соответствующих регионах, включая крупные промышленные центры, а иногда и районы со значительным техногенным загрязнением среды [Антипов, 1979; Химица Васильев, 1991; Васильев и др., 2011].

Многие источники указывают на перспективность более широкого внедрения кедр в практику лесного хозяйства – для создания как чистых, так и смешанных лесных культур, однако, в большинстве случаев речь идет о регионах, лежащих в пределах лесной зоны европейской части России (и ближних стран), Урало-Поволжья [Малеев, 1949; Гиргидов, 1955; Орлов, Тарабрин, 1960; Андреев, 1967, 1977; Некрасов, 1970; Неверов, 1972; Федорук, 1972; Лапин и др., 1979; Дроздов, 1987, 1989; Игнатенко, 1988; Дроздов, Брынцев, 1989; Цветков, Сизов, 1989; Янгутов, Дроздов, 1989; Гришенков, 1998; Брынцев, 1990; Подгорбунских, Кожевников, 1992; Казаков, 1993; Маркова, Жигунов, 1999; Ирошников, Твеленев, 2001; Титова, 2003; Лазарева, 2004; Храмова, 2009б; Дроздов, Дроздов, 2005; Чернов, Митрофанов, 2008; Агеев, 2010; Семаев, 2010; Васильев и др., 2011; Игнатьева, 2012; Приставка, 2013; Еремин и др., 2014; Хамитов, 2015].

Перечисленные работы свидетельствуют о возможности многоцелевого лесоводственного применения кедр сибирского при интродукции: для закладки производственных культур на древесину, плантационного лесовыращивания (включая орехоплодные плантации), рекреационного лесоводства в зеленых зонах, рекультивации и защитного лесоразведения (в т.ч. в водоохранных зонах, исключая переувлажненные местоположения), создания лесосеменной базы. Следует отметить, что в статье А.И. Ирошникова и М.В. Твеленева [2001] обращается внимание на гибель по невыясненной причине отдельных участков лесных культур 55- и 69-летнего возраста в Ленинградской области. Это говорит о необходимости продолжения подробного комплексного изучения кедр сибирского при интродукции в различных географических районах и лесорастительных условиях.

Что касается мероприятий по созданию объектов лесосеменной и орехоплодной базы кедр сибирского, то наиболее подробно они разработаны для условий природного ареала вида [Титов, 1999, 2004, 2015; Матвеева, Буторова, 2000; Смолоногов, Залесов, 2002; Матвеева и др., 2006а; Парамонов и др., 2007; Луганский и др., 2008; Залесов и др., 2011; Ильичев, 2012; Земляной, Шакиров, 2013; Царев и др., 2014; Седых, 2014; Сташкевич, 2015; Chitorkin, 2011; Goroshkevich, 2011]. Тем не менее, эти рекомендации применимы и для различных районов интродукции (в границах лесной зоны) [Чернов, Митрофанов, 2008]. Назовем также некоторые публикации, в которых обосновываются мероприятия по проведению лесоводственных уходов в лесных культурах кедр сибирского в условиях интродукции [Орлов, Тарабрин,



Рис. 55. Кедр сибирский – весьма декоративное и хозяйственно-ценное хвойное дерево (слева – группа кедров на ул. 50 лет СССР в г. Уфе; справа – участок лесных культур Белорецкий-3 на Южном Урале)

1960; Ларин, Филиппов, 1980; Игнатенко, 1988; Янгутков, Дроздов, 1989; Титов, 1999; Семаев, 2008; Чернов, Митрофанов, 2008; Храмова, 2009б; Брынцев и др., 2012; Еремин и др., 2014; Хамитов, 2015]. Речь идет о санитарных рубках и рубках ухода (осветлении, прочистке, прореживании, проходных рубках) в культурах различного возраста, направленных на улучшение устойчивости, жизненного состояния деревьев и санитарного состояния насаждений, продуктивности, урожайности семян, товарных качеств и селекционной ценности культур.

О возможности культивирования кедра сибирского в условиях Башкирии сообщалось и ранее. Так, вид был включен в число рекомендуемых древесных интродуцентов для зеленого строительства [Сахарова, 1961, 1971]; высказывались предположения о целесообразности его использования в лесоразведении в регионе [Хусаинов, 1967; Рябчинская, 1961; Кучеров, Федорако, 1968; Ситдинов, 1997]. Однако эти рекомендации базировались только на общей оценке состояния отдельных деревьев и насаждений без какой-либо подробной характеристики устойчивости, биологических и лесоводственных особенностей вида. Полученные нами данные свидетельствуют о высокой перспективности кедра сибирского для дальнейшей интродукции в Башкирском Предуралье и на Южном Урале с целью широкого использования в озеленении и лесном хозяйстве (рис. 55, а также рис. 56 в цв. вкл.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории Республики Башкортостан кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) впервые был интродуцирован в конце XIX – начале XX века. С конца 1940-х годов предприятиями лесного хозяйства республики были проведены масштабные работы по закладке лесных культур кедр сибирского. В меньшей степени вид вводился в озеленение. К настоящему времени большинство интродуцированных деревьев и культур достигли генеративного возраста. Однако, биологические и лесоводственные особенности, адаптационные возможности кедр сибирского в регионе до сих пор практически не были изучены, что и определило актуальность настоящего исследования. Целью работы стала оценка перспективности дальнейшей интродукции вида в Башкирском Предуралье и на Южном Урале на основе подробной характеристики его репродуктивных качеств, биоморфологических показателей на разных этапах онтогенеза, фенологического развития, генетического разнообразия, таксационных характеристик, естественного возобновления и интродукционной устойчивости.

Установлено, что кедр сибирский при интродукции в регионе формирует шишки и семена-орешки, находящиеся в пределах нормы по своим морфологическим характеристикам. Показатели качества семян (масса, полнотелость, энергия прорастания, лабораторная и грунтовая всхожесть) неодинаковы в разные годы. Наибольшая всхожесть отмечена при грунтовом подзимнем посеве – 68%, что соответствует III классу качества семян и свидетельствует об их кондиционности. После года хранения всхожесть семян кедр сибирского снижается в 1,5–3 раза, после двух лет – в 6–9 раз, следовательно, в условиях интродукции для посева целесообразно использовать свежесобранные семена кедр сибирского.

На начальных этапах онтогенеза растения, выращенные в условиях грунтового посева, уступают по высоте сеянцам лабораторного посева, но превосходят их по диаметру стебля и развитию корневой системы; к 3-летнему возрасту различия начинают сглаживаться. Морфометрические параметры 1–3-летних сеянцев, а также 6-летних саженцев типичны для своего возраста. Полученные результаты свидетельствуют о возможности успешного выращивания стандартного посадочного материала кедр сибирского из семян местной репродукции.

Для экспериментального осеннего грунтового посева (в крупные пластиковые кюветы) может быть рекомендована почвенная смесь, включающая 2 части дерновой земли (из-под полога взрослых деревьев кедр сибирского), 3 части чернозема, по 1 части торфа и песка (с мульчированием просеянными опилками слоем в 1,5 см, укрытием на зиму еловой лапкой и полиэтиленовой решеткой для защиты от грызунов). Лучшая всхожесть семян в лабораторных посевах (в небольших кюветах с просеянным речным песком) обеспечивается после 4-месячной холодной стратификации. Всходы лабораторных посевов в возрасте 45 дней следует пересадить в «рассадные» ящики с почвенной смесью того же состава, но с заменой 1 части торфа на 3 части рассыпчатого многолетнего перегноя для обеспечения «рыхлости» субстрата. Для последующего доращивания всходы необходимо пересадить в питомник (осенью «прикопать» пучками, весной рассадить на гряды). Данная процеду-

ра обеспечивает высокую приживаемость и сохранность на протяжении трех лет не только «грунтовых», но и прихотливых «лабораторных» семян.

Показано, что в 3-летнем возрасте до 65–69% семян формируют боковые побеги, следовательно, на третьем году жизни растения переходят в иматурное возрастное состояние. Возраст вступления кедр сибирского в генеративный период развития (при свободном стоянии деревьев) составляет 17–26 лет. Свободно растущие деревья разного генеративного возраста в условиях урбосреды характеризуются показателями роста и габитуса, в целом сходными с таковыми в других интродукционных регионах (исключая виргинильные и молодые генеративные растения, которые отличаются относительно замедленным ростом). Подробно охарактеризованы отличительные биоморфологические особенности вегетативных, женских и мужских побегов кедр сибирского различного возраста и разного типа посадок (при свободном стоянии деревьев и в условиях лесных культур).

На основе фенологических наблюдений установлено, что кедр сибирский в регионе как в молодом, так и зрелом возрасте проходит все фазы сезонного развития; сроки наступления многих фенофаз существенно различаются в разные годы. По длительности вегетации кедр сибирский полностью укладываются в вегетационный период района интродукции, что свидетельствует о соответствии фенологических особенностей вида природно-климатическим условиям региона. Интенсивность пыления кедр сибирского достаточно высокая (исключая молодые генеративные растения), жизнеспособность пыльцы достигает 66%, т.е. характеризуется удовлетворительным качеством. Уровень «плодоношения» на интродукционных участках в г. Уфе оценивается как слабый, в лесных культурах Башкирского Предуралья и Южного Урала – более высокий (балл «плодоношения отдельных деревьев в насаждениях достигает IV). Интенсивность «плодоношения» выше в наиболее высокопродуктивных культурах с высокими показателями относительного жизненного состояния. На многих участках, особенно в урожайные годы, возможна заготовка семян в объемах, достаточных для осуществления экспериментальных и производственных посевов.

Изучение таксационно-лесоводственной структуры лесных культур свидетельствует о том, что кедр сибирский в условиях интродукции в Башкирском Предуралье и на Южном Урале демонстрирует достаточно высокие таксационные показатели деревьев и насаждений, вполне сопоставимые с другими районами интродукции. Выделены участки лесных культур с наибольшими показателями высоты и диаметра ствола, запаса древесины, товарности и селекционной ценности. Установлены таксационные особенности старовозрастных культур, а также участков, созданных биогруппами и прививкой на сосну обыкновенную. Изучено естественное семенное возобновление кедр сибирского в лесных культурах, которое зафиксировано на 61% всех изученных участков. Суммарная численность самосева и единичного подроста составляет в среднем 9–2650 шт./га, в составе возобновления преобладает 1-летний самосев (85%). Самосев чаще формируется на участках с меньшей плотностью живого напочвенного покрова, наибольшее его количество отмечается в достаточно стабильно плодоносящих и здоровых по жизненному состоянию лесных культурах.

Уровень генетического разнообразия кедр сибирского в лесных культурах Башкирского Предуралья и Южного Урала несколько уступает таковому в природных популяциях вида, однако, в целом можно говорить о сохранении существенной

части генетического полиморфизма вида при интродукции, особенно, в отдельных насаждениях. Наименьшей генетической изменчивостью характеризуются культуры с ослабленным жизненным состоянием. По своей генетической структуре изученные насаждения достаточно близки.

На основе комплексной оценки интродукционной устойчивости показано, что кедр сибирский в условиях Башкирского Предуралья и Южного Урала характеризуется высокой зимостойкостью, устойчивостью к насекомым-вредителям, типичной продолжительностью жизни хвои, высокой сохранностью в молодом возрасте, в целом здоровым жизненным состоянием сеянцев, деревьев и насаждений, способностью к естественному возобновлению. Вид высоко перспективен для дальнейшей интродукции в регионе, рекомендуется для широкого использования в озеленении (в т.ч. в урбосреде), возобновления работ по закладке лесных культур в регионе в производственных масштабах. Выделены лесные культуры, наиболее перспективные для использования в качестве семенных участков для сбора семян (Стерлитамакский, Уфимский-1, Мишкинский, Янаульский в Башкирском Предуралье, Белорецкий-1, Белорецкий-2, Белорецкий-3, Салаватский на Южном Урале).

В практику озеленения вид можно вводить на всей территории Башкирского Предуралья и Южного Урала (в южных степных и лесостепных районах – на наиболее увлажненных почвах и при условии полива в первые годы после посадки). Наиболее предпочтительными местами для посадки кедра в городских условиях являются лесопарки, парки и скверы, территории оздоровительных и образовательных учреждений (см. рис. 3, а также рис. 5б в цв. вкл.); следует избегать посадки близ промышленных предприятий с сильным загрязнением воздуха, на улицах с интенсивным движением автотранспорта и на солнцепеке по южную сторону от многоэтажных зданий. Рекомендуемые типы размещения деревьев: солитерный, или одиночный – в небольших скверах и садах, групповой (биогруппами по 3–5 деревьев) и однорядный аллейный – в крупных парках и лесопарках. Расстояние между деревьями в случае групповой посадки должно составлять 5–7 м, в аллейной – 4–6 м. Для закладки орехоплодных плантаций целесообразно использовать схему шахматного размещения деревьев с расстоянием около 6 м как в ряду, так и между рядами (для обеспечения механизированного ухода за почвой и формирования крон).

Производство лесных культур кедра сибирского возможно в центральной и северной части Башкирского Предуралья, на всей территории Южного Урала и в северной части Башкирского Зауралья. Полученные нами данные по исходной густоте посадки лесных культур показывают, что для достижения высоких таксационных показателей следует создавать преимущественно чистые кедровые насаждения (либо с дополнением их сосной и елью не более 2 единиц по составу); ширина междурядий при посадке может составлять 2–3 (5) м, шаг посадки в ряду – около 0,7 м в Башкирском Предуралье, 0,7–1 м – на Южном Урале. Закладку культур биогруппами и площадками, а также посадку привитыми саженцами целесообразно использовать только в целях создания орехоплодных плантаций (с регулярным удалением внедряющегося подроста лиственных пород). Для создания культур предпочтительны выровненные или слегка пологие местоположения; следует избегать посадки на иссушаемых склонах южных экспозиций.

Результаты исследования свидетельствуют о необходимости проведения санитарных рубок и рубок ухода в лесных культурах кедра сибирского генеративного возраста, произрастающих на территории Башкирского Предуралья и Южного Ура-

ла. Целью их является улучшение санитарного состояния и жизнеспособности культур, стимулирование «плодоношения», формирование некоторых насаждений по типу орехопродуктивных «припоселковых кедровников», создание лесосеменных участков на базе отдельных культур для производственного сбора «улучшенных» семян.

Поскольку на большинстве участков (исключая старовозрастный участок Белорецкий-2 и участок Уфимский-1) какие-либо рубки ухода на протяжении жизни культур фактически не велись (или велись давно), они требуют первоочередного проведения санитарных рубок. Следует удалить весь сухой и валежник, больные, отмирающие, сильно ослабленные деревья (деревья категории «ослабленные» с высокими таксационными показателями целесообразно сохранить на предмет возможного улучшения их жизнеспособности в результате проведенных рубок). Последующие мероприятия должны включать некоторые виды рубок ухода. В культурах с участием лиственных пород последние следует полностью удалить из состава древостоя посредством проходных рубок; в особой степени это касается культур, созданных групповой посадкой деревьев (Аскинский, Учалинский, Бурзянский участки, а также Татышлинский, Туймазинский и другие). Следующий возможный вид рубок ухода – прореживание культур. Для обеспечения достаточно равномерного размещения деревьев на всех участках (исключая Белорецкий-2) следует в первую очередь удалить деревья минусовых и «дровяных» категорий (пусть даже здоровых по своему жизненному состоянию).

Среди изученных лесных культур четыре участка, характеризующихся сравнительно высокими показателями «плодоношения», мы можем рекомендовать в качестве «припоселковых кедровников» для получения высоких урожаев семян – Уфимский-1 (см. рис. 8 и 39, прил. 29) и Караидельский (см. рис. 6) в Башкирском Предуралье, привитой Белорецкий-4 (см. рис. 6, а также рис. 38 в цв. вкл.) и Учалинский (см. рис. 3 в цв. вкл., прил. 29) на Южном Урале. На этих участках целесообразно осуществить интенсивное прореживание, оставляя только крупные и средние по размеру, деловые и полуделовые деревья с хорошо развитыми кронами (с выборкой до 30% от общего запаса); кроме лиственных пород необходимо удалить также деревья сопутствующих хвойных пород. На участке Уфимский-1, где ранее проводились рубки формирования, степень прореживания может быть меньшей.

Старовозрастный участок Белорецкий-2 (см. рис. 30 в цв. вкл, рис. 39 и 44), который отличается высокой селекционно-генетической ценностью, следует активнее использовать в качестве семенного заказника – для получения семян с «улучшенными наследственными свойствами», заготавливаемых с плюсовых и нормальных лучших деревьев (см. рис. 39, а также рис. 56 в цв. вкл.). Можно рекомендовать также следующие 4 участка (наилучших по таксационным показателям, товарности и селекционно-генетической ценности) для формирования на их основе постоянных лесосеменных участков (ПЛСУ) – Мишкинский (см. рис. 30 в цв. вкл., прил. 29), Янаульский (см. рис. 31 и 33, прил. 29) и Стерлитамакский (рис. 30 в цв. вкл.) в Башкирском Предуралье, Белорецкий-3 (см. рис. 27 в цв. вкл., а также рис. 34 и 55) на Южном Урале. На этих участках, кроме уборки сопутствующих хвойных и лиственных пород, деревьев минусовой категории, необходимо удалить все «дровяные» и полуделовые деревья (интенсивность прореживания – до 30-40% от запаса насаждений). На участках Стерлитамакский, Уфимский-1, Уфимский-2 и Белорецкий-2 все мероприятия должны выполняться в соответствии режимом охраны и правилами ведения хозяйства на территории памятников природы.

ЛИТЕРАТУРА

Абрарова, А.Р. Псевдотсуга Мензиса в Башкирском Предуралье: биологические и лесоводственные особенности / А.Р. Абрарова, Р.В. Вафин, В.П. Путенихин. – Уфа: Гилем, 2011. – 188 с.

Авров, Ф.Д. Самоопыление, перекрестное скрещивание и свободное опыление кедр сибирского в припоселковом южнотаежном кедровнике / Ф.Д. Авров // Проблемы кедр. Семеношение и размножение. – Томский НИЦ СО АН СССР, 1990. – Вып. 4. – С. 4–13.

Агеев, А.Б. Интенсивные приемы репродукции кедр сибирского / А.Б. Агеев // Лесное хозяйство. – 2010. – № 2. – С. 31–32.

Алейников, А.А. Характеристика естественного возобновления кедр сибирского (*Pinus sibirica*) в крупнопороотниковых и высокотравных лесах Северного Предуралья / А.А. Алейников, А.С. Ефименко // Вестн. МГУЛ – Лесной вестник. – 2012. – Вып. 9. – С. 52–57.

Алексеев, В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев / В.А. Алексеев // Лесоведение. – 1989. – № 4. – С. 51–57.

Алексеев, В.М. Лесокультурные испытания перспективных пород интродуцентов на территории Новгородской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. 06.03.01. / В.М. Алексеев. – СПб., 2009. – 19 с.

Алимбек, Б.М. Опыт интродукции кедровой сосны в Марийской и Татарской АССР / Б.М. Алимбек // Кедр сибирский на европейском севере СССР. – Л.: Наука, 1972. – С. 72–76.

Андреев, Д.Н. Оценка состояния экосистем кедровых и сосновых лесов горно-рудного района и урбанизированных территории / Д.Н. Андреев, П.Ю. Санников, А.В. Назаров // Изв. Оренбургского гос. аграр. ун-та. – 2013. – № 1 (39). – С. 10–11.

Андреев, К.А. Хвойные экзоты Южной Карелии (по данным обследования 1963–1965 гг.) / К.А. Андреев // Вопросы селекции, семеноводства и физиологии древесных пород севера. – Петрозаводск: Карельское книж. изд-во, 1967. – С. 72–103.

Андреев, К.А. Интродукция деревьев и кустарников в Карелии / К.А. Андреев. – Петрозаводск: Карелия, 1977. – 144 с.

Андронов, Н.М. Об энергии роста кедр сибирского в молодом возрасте в Ленинграде / Н.М. Андронов // Кедр сибирский на европейской севере СССР. – Л.: Наука, 1972. – С. 46–48.

Андропова, М.М. Рост и развитие сосны кедровой сибирской в Вологодской области / М.М. Андропова, С.А. Корчагов // Вестн. МГУЛ – Лесной вестник. – 2015. – Т. 19. – Вып. 6. – С. 45–49.

Андропова, М.М. Биометрические особенности шишек кедр сибирского в связи с изменчивостью по форме апофиза в условиях интродукции / М.М. Андропова, Р.С. Хамитов // Вестн. Алтайского гос. аграр. ун-та. – 2016. – № 7. – С. 65–68.

Аношин, Р.М. Практикум по дендрологии и лесоводству / Р.М. Аношин. – М.: Лесн. пром-сть, 1976. – 184 с.

Антипов, В.Г. Устойчивость древесных растений к промышленным газам / В.Г. Антипов. – Минск.: Наука и техника, 1979. – 216 с.

- Анучин, Н.П.* Лесная таксация / Н.П. Анучин. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 552 с.
- Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. Тиссовые – Кирказоновые / С.Я. Соколов, О.А. Связева, В.А. Кубли и др. – Л.: Наука, 1977. – 164 с.
- Арестова, С.В.* Интродукция хвойных в дендрарии НИИСХ Юго-Востока / С.В. Арестова // Совещание по проблемам интродукции хвойных растений в России. – Сочи, 1999. – С. 8–9.
- Атрохин, В.Г.* Древесные породы мира. Т. 3. Древесные породы СССР / В.Г. Атрохин, К.К. Калущкий, Ф.Т. Тюриков. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 264 с.
- Бабич, Н.А.* Интродуценты в зеленом строительстве северных городов / Н.А. Бабич, О.С. Залывская, Г.И. Травникова. – Архангельск: Архангельский гос. технич. ун-т, 2008. – 144 с.
- Баранов, М.И.* Исследование посадочного материала кедровых сосен при интродукции / М.И. Баранов, В.А. Брынцев, М.М. Войтюк, А.А. Коженкова // Рациональное использование, охрана и воспроизводство лесных ресурсов: науч. тр. Московского лесотехн. ин-та. – 1987. – № 187. – С. 54–58.
- Басуев, Г.К.* Кедровая роща в городе Нижней Салде / Г.К. Басуев // Охрана природы на Урале. – Свердловск, 1962. – Вып. III. – С. 143–149.
- Бендер, О.Г.* Анализ влияния качества почвенного субстрата и происхождения семян на морфогенез сеянцев кедра сибирского / О.Г. Бендер, С.Н. Велисевич, О.Ю. Зотикова, Н.А. Чернова // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. – 2012. – № 1 (17). – С. 109–121.
- Берриман, А.* Защита леса от насекомых-вредителей / А. Берриман. – М.: Агропромиздат, 1990. – 288 с.
- Бех, И.А.* Сибирское чудо-дерево / И.А. Бех, И.В. Таран. – Новосибирск: Наука, 1979. – 127 с.
- Бех, И.А.* Поломка и смена вершин у молодых деревьев кедра сибирского / И.А. Бех // Проблемы кедра. Организация комплексного хозяйства. – Томск: Изд-во Томского НЦ СО АН СССР, 1989. – С. 63–69.
- Блонская, Л.Н.* Ассортимент древесной растительности в балансе территорий различных категорий пользования г. Уфы / Л.Н. Блонская, Н.А. Зотова // Вестн. Башкирского гос. аграр. ун-та. – 2014. – № 1. – С. 80–82.
- Бобринев, В.П.* Влияние экологических условий выращивания саженцев кедра сибирского на приживаемость и рост культур в Восточном Забайкалье / В.П. Бобринев, Л.Н. Пак // Вестн. Красноярского гос. аграр. ун-та. – 2013. – № 2. – С. 60–65.
- Бочкарева, К.Н.* Итоги интродукции представителей семейства сосновых в дендрарии Адыгейского государственного университета / К.Н. Бочкарева // Совещание по проблемам интродукции хвойных растений в России. – Сочи, 1999. – С. 15–16.
- Братилова, Н.П.* Особенности роста и формирования фитомассы крон сосны кедровой сибирской в зависимости от интенсивности урожая в начальный период онтогенеза / Н.П. Брагилова, А.М. Пастухова // Хвойные бореальной зоны. – 2004а. – Т. XXII. – № 1–2. – С. 77–81.
- Братилова, Н.П.* Изменчивость 24-летнего кедра сибирского, отобранного в однолетнем возрасте по длине первичной хвои / Н.П. Брагилова, А.М. Пастухова // Хвойные бореальной зоны. – 2004б. – Вып. 2. – С. 81–81.
- Братилова, Н.П.* Влияние числа семян на рост 25-летнего кедра сибирского в плантационных культурах / Н.П. Брагилова // Изв. вузов. Лесной журнал. – 2007. – № 6. – С. 56–60.

Братилова, Н.П. Оценка биопродуктивности плантационных культур кедровых сосен в зеленой зоне Красноярска / Н.П. Братилова, А.В. Калинин. – Красноярск: Сибирский гос. технол. ун-т, 2012. – 132 с.

Братилова, Н.П. Изменчивость и отбор 42–45-летних деревьев сосны кедровой сибирской разного географического происхождения (зеленая зона г. Красноярска) / Н.П. Братилова, Р.Н. Матвеева, С.А. Орешенко, А.М. Пастухова. – Красноярск: Сибирский гос. технол. ун-т, 2013. – 133 с.

Братилова, Н.П. Рост потомства сосны кедровой сибирской разного географического происхождения при загущенной посадке / Н.П. Братилова, Д.А. Власов // Хвойные бореальной зоны. – 2013. – Т. XXXI. – № 3–4. – С. 18–21.

Братилова, Н.П. Отбор деревьев кедровых сосен с повышенной восстановительной способностью после декапитации / Н.П. Братилова, С.С. Шамова // Хвойные бореальной зоны. – 2014. – № 3–4. – С. 15–19.

Братилова, Н.П. Особенности роста 36-летней сосны кедровой сибирской, выращенной из отсортированных по длине первичной хвои семян / Н.П. Братилова, В.В. Комарницкий, Д.А. Коновалова // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. – 2015. – Т. XVIII. – С. 6–9.

Бродников, С.Н. Культуры сосны кедровой сибирской в лесах Среднего Поволжья / С.Н. Бродников, С.М. Лазарева // Вестн. Поволжского гос. технол. ун-та. – 2016. – № 3. – С. 19–27.

Брынцев, В.А. Семеноводство сосны кедровой сибирской при интродукции в зону хвойно-широколиственных лесов: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. 06.03.01 / В.А. Брынцев. – М., 1990. – 18 с.

Брынцев, В.А. Индивидуальная и семейственная изменчивость сеянцев сосны кедровой сибирской, выращенных из семян интродукционной популяции / В.А. Брынцев, М.И. Храмова // Вестн. МГУЛ – Лесной вестник. – 2011. – Вып. 5. – С. 4–11.

Брынцев, В.А. Лесосеменная база для интродукционных культур кедра сибирского / В.А. Брынцев, И.И. Дроздов, О.Ю. Храмова, М.И. Храмова // Вестн. МГУЛ – Лесной вестник. – 2012. – Вып. 3. – С. 21–23.

Брынцев, В.А. Изменчивость семенного потомства сосны кедровой сибирской при интродукции / В.А. Брынцев, М.И. Храмова // Известия ВУЗов. Лесной журнал. – 2013. – № 6. – С. 38–49.

Брынцев, В.А. Географическая изменчивость сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) при интродукции / В.А. Брынцев, А.А. Коженкова // Изв. ВУЗов. Лесной журнал. – 2016. – № 6. – С. 89–97.

Васильев, С.Б. Особенности роста сосны кедровой сибирской на техногенных субстратах Егорьевского месторождения фосфоритов / С.Б. Васильев, Д.А. Леденев, С.В. Семаев // Изв. Вузов. Лесной журнал. – 2011. – № 3. – С. 15–19.

Васильева, Г.В. Семенная продуктивность и рост потомства естественных гибридов между кедром сибирским (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедровым стлаником (*P. pumila* (Pall.) Regel): автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.02.01. / Г.В. Васильева. – Томск, 2011. – 22 с.

Васильева, Г.В. Семеношение и рост потомства гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником в сравнении с родительскими видами / Г.В. Васильева, С.Н. Горошкевич // Хвойные бореальной зоны. – 2012. – Т. XXX. – № 1-2. – С. 28–32.

Васильченко, И.Т. Всходы деревьев и кустарников (определитель) / И.Т. Васильченко. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 302 с.

Вафин, Р.В. Боярышники: интродукция и биологические особенности / Р.В. Вафин, В.П. Путенихин. – М.: Наука, 2003. – 224 с.

Велисевич, С.Н. Рост и вступление в плодоношение деревьев орехоплодной плантации и производственных культур кедров сибирского / С.Н. Велисевич, Е.А. Петрова // Лесное хозяйство. – 2006. – № 3. – С. 39–40.

Велисевич, С.Н. Формирование структуры популяций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в заболоченных экотопах юга Томской области / С.Н. Велисевич, Е.А. Петрова, О.Г. Бендер, А.П. Зотикова // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. – 2008. – № 1 (2). – С. 13–22.

Велисевич, С.Н. Влияние происхождения семян и качества почвенного субстрата на развитие сеянцев сосны кедровой сибирской / С.Н. Велисевич, О.Г. Бендер, О.Ю. Читоркина // Хвойные бореальной зоны. – 2011. – Т. XXIX. – № 3–4. – С. 193–200.

Велисевич, С.Н. Структура урожая кедров сибирского на южной границе ареала в Западной Сибири / С.Н. Велисевич // Лесоведение. – 2013. – № 2. – С. 45–52.

Велисевич, С.Н. Состояние мужской генеративной сферы сосны кедров сибирского на южной границе ареала в Западной Сибири / С.Н. Велисевич // Лесоведение. – 2016. – № 4. – С. 312–320.

Вересин, М.М. Справочник по лесному селекционному семеноводству / М.М. Вересин, Ю.П. Ефимов, Ю.Ф. Арефьев. – М.: Агропромиздат, 1985. – 245 с.

Вехов, В.Н. Биологические особенности некоторых видов сосен в условиях культуры в западной части Центральной лесостепи: дис. ... канд. биол. наук. [Без шифра спец.] / В.Н. Вехов. – М., 1952. – 247 с.

Виноградова, Е.Н. Опыт выращивания сеянцев кедров сибирского / Е.Н. Виноградова // Исследования по лесному семеноводству и выращиванию посадочного материала хвойных пород. – М.: ВНИИЛМ, 1983. – С. 86–90.

Волжанина, Е.М. Повышение биоресурсного потенциала Республики Марий Эл введением интродуцентов рода *Pinus* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.32. / Е.М. Волжанина. – Йошкар-Ола, 2004. – 24 с.

Воробьев, В.Н. Семена кедров сибирского / В.Н. Воробьев, Н.А. Воробьева, Э.И. Свириденко, В.М. Колесов. – Новосибирск: Наука, 1979. – 129 с.

Воробьев, В.Н. Рост и начало генеративной фазы кедров сибирского / В.Н. Воробьев // Интродукция древесных растений и вопросы семеноводства в лесном хозяйстве. – Новосибирск, 1981. – С. 179–181.

Воробьев, В.Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов / В.Н. Воробьев. – Новосибирск: Наука, 1983. – 254 с.

Воробьев, В.Н. Рост и пол кедров сибирского / В.Н. Воробьев, Н.А. Воробьева, С.Н. Горошкевич. – Новосибирск: Наука, 1989. – 167 с.

Воробьев, В.Н. Влияние состояния феллотаксиса на показатели роста сеянцев кедров сибирского / В.Н. Воробьев, Р.С. Хамитов // Вестн. Иркутской гос. с.-х. акад. – 2015. – Вып. 69. – С. 46–52.

Воробьева, Н.А. Рост побегов у деревьев кедров сибирского различных половых типов / Н.А. Воробьева // Проблемы кедров. Организация комплексного хозяйства. – Томск: Изд. Томского НЦ СО АН СССР, 1989. – С. 103–107.

Ворошилова, Е.В. Индукция соматического эмбриогенеза в культуре *in vitro* у гибридных семян *Pinus sibirica* Du Tour: дис. ... канд. биол. наук. 03.01.05; 03.02.01. / Е.В. Ворошилова. – Красноярск, 2013. – 138 с.

Габеев, В.Н. Опыт разведения кедра в лесостепной зоне Западной Сибири / В.Н. Габеев // Пути улучшения лесоустройства и лесопользования в Западной Сибири. – Новосибирск: Зап.-Сиб. книж. изд-во, 1965. – С. 157–164.

Гаймалов, Р.Г. Специализированный лесопарковый лесхоз / Р.Г. Гаймалов, Ф.Г. Чанышев // Лесное образование, наука и хозяйство: сб. докл. науч.-практ. конф., посв. 125-лет. Уфимского лесхоз-техникума. – Уфа: РИО РУНМЦ МО РБ, 2003. – С. 67–71.

Гареев, А.М. Справочник по климату Республики Башкортостан / А.М. Гареев. – Уфа: РИЦ Башкирского гос. ун-та, 2010. – 93 с.

Гиргидов, Д.Я. Культуры новых хвойных пород в северо-западных районах СССР / Д.Я. Гиргидов // Географический сборник. V. Географические вопросы лесного хозяйства. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. С. – 25–93.

Годнев, Е.Д. Бузулукский бор / Е.Д. Годнев. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1953. – 96 с.

Голосова, М.А. Эколого-биологические особенности сибирского хермеса в условиях лесной зоны / М.А. Голосова, И.И. Дроздов // Мониторинг состояния лесных и урбо-экосистем: тез. докл. Междунар. науч. конф. – М., 2002. – С. 136–137.

Гончаренко, Г.Г. Уровень генетической изменчивости у *Pinus sibirica* на Алтае / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов, К.В. Крутовский, З.С. Поджарова, Н.Я. Киргизов, Д.В. Политов // Докл. АН СССР. – 1988. – Т. 299. – № 1. – С. 222–225.

Гончаренко, Г.Г. Руководство по исследованию хвойных видов методом электрофоретического анализа изоферментов / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов, В.В. Потенко. – Гомель: Белорусский НИИ лесн. хоз-ва, 1989. – 164 с.

Гончаренко, Г.Г. Степень генетической подразделенности и дифференциации в природных популяциях кедровых сосен СССР / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов, А.Е. Силин // Докл. АН СССР. – 1991. – Т. 317. – № 6. – С. 1477–1483.

Гончаренко Г.Г. Генетическая структура, изменчивость и дифференциация в популяциях *Pinus sibirica* Du Tour / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов, А.Е. Силин // Генетика. – 1992. – Т. 28. – № 10. – С. 114–124.

Горошкевич, С.Н. Внутрипопуляционное разнообразие шишек и семян *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение 1. Уровень и характер изменчивости признаков / С.Н. Горошкевич, О.В. Хуторной // Растительные ресурсы. – 1996. – Т. 32. – Вып. 3. – С. 1–12.

Горошкевич, С.Н. Селекция кедра сибирского как орехоплодовой культуры / С.Н. Горошкевич // Лесное хозяйство. – 2000. – № 4. – С. 25–27.

Горошкевич, С.Н. Структура урожая семян в таежных и припоселковых кедровниках: уровень, характер и природа различий / С.Н. Горошкевич // Лесное хозяйство. – 2010. – № 2. – С. 30–31.

Горошкевич, С.Н. Пространственно-временная и структурно-функциональная организация кроны кедра сибирского: автореф. дис. ... докт. биол. наук. 03.02.01. / С.Н. Горошкевич. – Томск, 2011. – 38 с.

Горошкевич, С.Н. Динамика роста и плодоношения кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour): цикличность или ациклические колебания? / С.Н. Горошкевич // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. – 2017. – №38. – С. 104–120.

Горчаковский, П.Л. Границы распространения сибирского кедра на Урале / П.Л. Горчаковский // Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения: сб. работ по геоботанике, лесоведению, палеогеографии и флористике. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – С. 131–141.

ГОСТ 13056.2-67. Семена деревьев и кустарников. Методы определения чистоты. – М.: Гос. ком. стандартов СССР, 1977а. – С. 33–41.

ГОСТ 13056.4-67. Семена деревьев и кустарников. Методы определения массы 1000 семян. – М.: Гос. ком. стандартов СССР, 1977б. – С. 50–52.

ГОСТ 13056.8-97. Семена деревьев и кустарников. Методы определения доброкачественности. – Мн.: Изд-во стандартов, 1998а. – С. 46–51.

ГОСТ 13056.9-97. Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести. – Минск: Межгос. совет по стандартизации, метрологии и сертификации, 1998б. – 15 с.

Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и окружающей среды Республики Башкортостан в 2013 г. / Мин-во природопользования и экологии Республики Башкортостан. – Уфа, 2014. – 336 с. – 2015. – 325 с. – 2016. – 309 с.

Гришенков, В.А. Культуры кедра сибирского в нечерноземном центре европейской части России: дис. канд. с.-х. наук. / В.А. Гришенков. – М., 1998. – 120 с.

Данченко, А.М. Внутрипопуляционная изменчивость характеристик шишек у кедра сибирского в подзоне южной тайги / А.М. Данченко, Н.Ф. Арцимович // Проблемы кедра. Семеношение и размножение. – Томск: Томск. НЦ СО АН СССР, 1990. – Вып. 4. – С. 34–57.

Данченко, А.М. Оценка роста полусибирского потомства сосны кедровой сибирской в открытом грунте и теплице / А.М. Данченко, С.А. Кабанова // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. XXIV. – № 2–3. – С. 174–178.

Данченко, А.М. Кедровые леса Западной Сибири / А.М. Данченко, И.А. Бех. – Томск: Томский гос. ун-т, 2010. – 424 с.

Дарикова, Ю.А. Анатомическая структура годичных колец у гетеропластических прививок кедровых сосен: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.02.01. / Ю.А. Дарикова. – Красноярск, 2013. – 17 с.

Дебков, Н.М. Припоселковые кедровники юга Западно-Сибирской равнины: история и современное состояние, рекомендации по устойчивому управлению (на примере Томской области) / Н.М. Дебков. – М.: Всемирный фонд дикой природы, 2014. – 52 с.

Демидко, Д.А. Связь радиального прироста и жизненного состояния у деревьев кедра сибирского / Д.А. Демидко, С.А. Кривец, Э.М. Бисирова // Вестн. Томского гос. ун-та. – 2010. – № 4 (12). – С. 68–80.

Деревья и кустарники. Голосеменные / Отв. ред. Л.И. Рубцов. – Киев: Наукова думка, 1971. – 156 с.

Древесные растения Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции / Л.С. Плотникова, М.С.Александрова, Ю.Е. Беляева и др. – М.: Наука, 2005. – 586 с.

Древесные растения Центрального Ботанического сада АН БССР / Е.З. Бобореко, Н.Д. Нестерович, Е.И. Орленок и др. – Минск.: Наука и техника, 1982. – 293 с.

Дроздов, И.И. Методические рекомендации по изучению лесных культур интродуцированных пород / И.И. Дроздов, А.И. Янгутов. М.: МЛТИ, 1984. 40 с.

- Дроздов, И.И. Культуры хвойных интродуцентов / И.И. Дроздов. – М., 1987. – 91 с.
- Дроздов, И.И. Хвойные экзоты в лесном хозяйстве / И.И. Дроздов // Итоги науки и техники. Сер. Лесоведение и лесоводство. Т. 5. Хвойные породы в лесном хозяйстве. – М.: ВИНТИ, 1989. – С. 92–150.
- Дроздов, И.И. Проблема создания семенной базы кедрового сибирского (*Pinus sibirica*) при интродукции / И.И. Дроздов, В.А. Брынцев // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: мат-лы Междунар. симп. – М., 1989. – С. 187–188.
- Дроздов, И.И. Интродукция сосны кедровой сибирской в европейскую часть лесной зоны: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. 06.03.01. / И.И. Дроздов. – М., 1992. – 48 с.
- Дроздов, И.И. Лесная интродукция / И.И. Дроздов, Ю.И. Дроздов. – М.: Московский гос. ун-т леса, 2005. – 134 с.
- Дырдин, С.Н. Статистические закономерности кедровых шишек для создания универсальных устройств / С.Н. Дырдин, В.А. Лабзин, В.Н. Холопов // Вестн. Красноярского гос. аграр. ун-та. – 2015. – № 9. – С. 130–136.
- Едранов, Е.А. Древесные экзоты Чувашии / Е.А. Едранов. – Чебоксары: Чувашское книж. изд-во, 1982. – 80 с.
- Еник, Я. Иллюстрированная энциклопедия лесов / Я. Еник. – Прага: Артис, 1987. – 431 с.
- Еремин, Н.В. Агротехнические и физиологические аспекты успешности выращивания культур сосны кедровой сибирской в Республике Марий Эл / Н.В. Еремин, М.А. Карасева, В.Н. Карасев // Вестн. Марийского гос. технол. ун-та. Сер. Лес. Экология. Природопользование. – 2010. – № 1. – С. 29–39.
- Еремин, Н.В. Лесные культуры. Ч. 1. Сосна кедровая сибирская в Среднем Поволжье / Н.В. Еремин, А.А. Калегин, В.М. Михеев, С.Н. Бродников. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технол. ун-т, 2014. – 144 с.
- Животный мир Башкирии (полезные и вредные животные) / Под ред. П.А. Положенцева, К.С. Никифорука. – Уфа: Башкир. книж. изд-во, 1949. – 418 с.
- Жук, Е.А. Изменчивость фенологических признаков у широтных и высотных экотипов кедрового сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) / Е.А. Жук, С.Н. Горошкевич // Вестн. Томского гос. пед. ун-та. – 2010. – Вып. 3 (93). – С. 12–17.
- Жук, Е.А. Эколого-географическая дифференциация кедрового сибирского: опыт исследования *ex situ*: дис. ... канд. биол. наук. 03.02.01. / Е.А. Жук. – Томск, 2011. – 143 с.
- Зайков, Г.И. Опыт создания культур кедрового сибирского в сибирской лесостепи // Воспроизводство кедровых лесов на Урале и в Западной Сибири / Г.И. Зайков. – Свердловск: Уральский НЦ АН СССР, 1981. – С. 94–112.
- Зайцев, Г.Н. Фенология древесных растений / Г.Н. Зайцев. – М.: Наука, 1981. – 120 с.
- Зайцев, Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г.Н. Зайцев. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
- Залесов, С.В. Увеличение доли сосны сибирской в составе древостоев на примере создания кедросада «Юганский» / С.В. Залесов, Е.П. Платонов, А.В. Неволин, Т.А. Фролов, Д.Э. Эфа // Аграрный вестник Урала. – 2011. – № 10. – С. 23–27.
- Залесов, С.В. Обеспеченность подростом сосны кедровой сибирской насаждений различных формаций в подзоне южной тайги Среднего Урала / С.В. Залесов, Е.М. Серкерин // Аграрный вестник Урала. – 2015. – № 4. – С. 67–70.

Земкова, Р.И. Повреждения шишек и семян кедра сибирского в Западном Саяне / Р.И. Земкова // Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири: тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – Т. 62. – С. 159–167.

Земляной, А.И. Особенности семеношения кедра сибирского в связи с высотной поясностью / А.И. Земляной // Явления в природных комплексах Алтая, обусловленные вертикальной зональностью: тр. Алтайского гос. заповедника. – Барнаул: Алтайское книж. изд-во, 1977. – Вып. 4. – С. 64–78.

Земляной, А.И. Межклоновая изменчивость кедра сибирского по элементам семенной продуктивности: перспективы отбора / А.И. Земляной, Ю.Н. Ильичев, В.В. Тараканов // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. XXVI. – №1–2. – С. 77–82.

Земляной, А.И. О создании кедросадов на генетико-селекционной основе в агроландшафтах Западной Сибири / А.И. Земляной, А.В. Шакиров // ГЕО-Сибирь-2013. – Новосибирск, 2013. – Т. 4. – С. 70–74.

Зорина, М.С. Определение семенной продуктивности и качества семян интродуцентов / М.С. Зорина, С.П. Кабанов // Методики интродукционных исследований в Казахстане. – Алма-Ата: Наука, 1987. – С. 75–85.

Зубов, С.А. Кедровники Среднего Урала / С.А. Зубов // Проблемы кедра: тр. по лесн. хоз-ву Сибири. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. – Вып. 6. – С. 61–66.

Зубов, С.А. Проблема кедра на Среднем Урале / С.А. Зубов // Использование и воспроизводство кедровых лесов. – Новосибирск: Наука, 1971. – С. 162–171.

Иванова, Р.Н. Рекомендации по посеву и посадке кедра сибирского в лесопитомниках и на лесокультурных площадях Иркутской области / Р.Н. Иванова // Тр. Томского обл. краев. музея. – 1962. – Вып. VI. – № 1. – С. 76–82.

Игнатенко, М.М. Результаты интродукции кедра сибирского в окрестностях Ленинграда / М.М. Игнатенко // Кедр сибирский на европейском Севере. – Л.: Наука, 1972. – С. 41–46.

Игнатенко, М.М. Кедр у дома / М.М. Игнатенко. – Л.: Лениздат, 1986. – 79 с.

Игнатенко, М.М. Сибирский кедр (биология, интродукция, культура) / М.М. Игнатенко. – М.: Наука, 1988. – 160 с.

Игнатъева, О.В. Перспективы интродукции сосны кедровой сибирской в Ульяновской области / О.В. Игнатъева // Вестн. Оренбургского гос. ун-та. – 2012. – № 6. – С. 50–53.

Ильичев, Ю.Н. Генетико-селекционные объекты кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в Республике Алтай: структура, стратегия совершенствования и использования / Ю.Н. Ильичев // Хвойные бореальной зоны. – 2012. – Т. XXX. – № 1–2. – С. 87–91.

Ипатов, Л.Ф. Кедр на Соловках / Л.Ф. Ипатов. – Архангельск, 2005. – 36 с.

Ипатов, Л.Ф. Кедр у дома и за околицей / Л.Ф. Ипатов. – Архангельск, 2006. – 104 с.

Ирошников, А.И. Плодоношение кедра сибирского в Западном Саяне / А.И. Ирошников // Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири: тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – Т. 62. – С. 104–119.

Ирошников, А.И. Плодоношение кедровников Лено-Илимского междуречья / А.И. Ирошников, В.Ф. Лебков, Ю.С. Чередников // Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири: тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – Т. 62. – С. 35–75.

Ирошников, А.И. Изменчивость некоторых морфологических признаков и эколого-физиологических свойств кедров сибирского / А.И. Ирошников // Селекция древесных пород в Восточной Сибири. – М.: Наука, 1964. – С. 44–57.

Ирошников, А.И. Полиморфизм популяций кедров сибирского / А.И. Ирошников // Изменчивость древесных растений Сибири. – Красноярск, 1974. – С. 77–103.

Ирошников, А.И. Изучение генофонда, интродукция и селекция кедровых сосен / А.И. Ирошников, М.В. Твеленев // Лесоведение. 2001. – № 4. – С. 62–68.

Кадильникова, Е.И. Зеленая зона г. Уфы и вопросы охраны ее лесов / Е.И. Кадильникова, Л.И. Буравова // Природное районирование и вопросы охраны природы. – Уфа: Башкир. кн. изд-во, 1980. – С. 68–75.

Казаков, Л.А. Интродукция хвойных в Субарктику / Л.А. Казаков. – СПб.: Наука, 1993. – 145 с.

Калуцкий, К.К. Древесные экзоты и их насаждения / К.К. Калуцкий, Н.А. Болотов, Д.М. Михайленко. – М.: Агропромиздат, 1986. – 271 с.

Карасев, В.Н. Эколого-физиологическая диагностика жизнеспособности хвойных пород / В.Н. Карасев, М.А. Карасева. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технол. ун-т, 2013. – 216 с.

Карасев, В.Н. Интенсивность роста крупномерных сеянцев сосны кедровой сибирской местной репродукции в лесном Заволжье / В.Н. Карасев, М.А. Карасева, К.Т. Лежнин, Е.В. Щеглова // Актуальные проблемы лесного комплекса. – Брянск, 2015. – Вып. 43. – С. 25–28.

Карташова, Т.Ю. Влияние рекреационных нагрузок на санитарное состояние древостоев природного парка «Самаровский Чугас» / Т.Ю. Карташова, А.Ю. Демчук, И.В. Безденежных, А.С. Залесов // Аграрный вестник Урала. – 2011. – № 9. – С. 34–37.

Каталог коллекции дендрария Волжско-Камского заповедника / Сост. В.Б. Иванов. – Пос. Садовый, 2011. – 40 с.

Каталог культивируемых древесных растений России / Ред. колл. Н.А. Арнаутов, А.В. Бобров, Ю.Н. Карпун и др. – Сочи, Петрозаводск, 1999. – 173 с.

Кедр сибирский на европейском севере СССР: его распространение, возобновление и культура / Отв. ред. А. А. Корчагин. – Л.: Наука, 1972. – 84 с.

Кедровые леса Сибири / И.В. Семечкин, Н.П. Поликарпов, А.И. Ирошников и др. – Новосибирск: Наука, 1985. – 258 с.

Кёрберы // Википедия / Режим доступа: <https://ru.m.wikipedia.org/wiki/Кёрберы>. Дата обращения: 16.06.2017 г.

Кин, Н.О. Хвойные породы в условиях Бузулукского бора / Н.О. Кин, П.В. Вельмовский // Степи Северной Евразии: мат-лы V Междунар. симп. – Оренбург: ИПК «Газпромпечатъ» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2009. – С. 363–365.

Кирсанов, В.А. Биолого-экологическая характеристика кедров сибирского как главного лесообразователя кедровых лесов / В.А. Кирсанов // Воспроизводство кедровых лесов на Урале и в Западной Сибири. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. – С. 3–12.

Кищенко, И.Т. Рост и развитие аборигенных и интродуцированных видов семейства *Pinaceae* Lindl. в условиях Карелии / И.Т. Кищенко. – Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского гос. ун-та, 2000. – 211 с.

Ковтуненко И.П. Выращивание декоративных хвойных растений. – Нальчик: Кабардинское книж. изд-во, 1955. – 96 с.

Кожевников, А.М. Плодоношение кедр сибирского в западной части Забайкалья / А.М. Кожевников // Плодоношение кедр сибирского в Восточной Сибири: тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – Т. 63. С. – 76–92.

Кожевников, А.П. Лесные ресурсы Урала для рекреации и познавательного туризма / А.П. Кожевников, Г.М. Кожевникова, А.В. Капралов. – Екатеринбург, 2009. – 156 с.

Коженкова, А.А. Способы размножения пятихвойных сосен для целей выращивания в зоне смешанных лесов: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. 06.03.01. / А.А. Коженкова. – М., 1987. 18 с.

Козловский, В.Б. Ход роста лесообразующих пород СССР / В.Б. Козловский, В.М. Павлов. – М.: Лесн. пром-сть, 1967. – 327 с.

Коломиец, Н.Г. Итоги изучения вредителей кедр и задачи борьбы с ними / Н.Г. Коломиец // Проблемы кедр: тр. по лесн. хоз-ву Сибири. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. – Вып. 6. – С. 175–183.

Коркешко, А.Л. Морозо- и засухоустойчивость древесных пород в условиях города Уфы / А.Л. Коркешко. Рукопись. – [Уфа, 1940]. – 32 с.

Корочкин, Л.И. Генетика изоферментов / Л.И. Корочкин, О.Л. Серов, А.И. Пудовкин. – М.: Наука, 1977. – 275 с.

Костерин, И.С. Кедр сибирский в культурах Миасского лесхоза / И.С. Костерин // Тез. докл. науч.-произв. совещ. – Челябинск, 1958. – С. 40–41.

Крестьяшин, Л.И. Плодоношение культур кедр в Кировской области / Л.И. Крестьяшин // Лесохозяйственная информация. – М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1971. – Вып. 1. – С. 12–13.

Крестьяшин, Л.И. Рост и строение редких культур кедр сибирского в Вологодской области / Л.И. Крестьяшин // Кедр сибирский на Европейском Севере СССР. – Л.: Наука, 1972. – С. 63–71.

Кривец, С.А. Экология сибирского кедрового хермеса (*Pineus cembrae* Chol., Notoptera, Adelgidae) в селекционных культурах кедр сибирского в Томской области / С.А. Кривец, Е.Н. Коровинская // Изв. Санкт-Петербургской лесотехн. акад. – 2009. – № 187. – С. 159–167.

Кривец, С.А. Комплексная характеристика биологического разнообразия кедровых лесов на южном пределе их распространения в Западной Сибири / С.А. Кривец, Э.М. Бисирова, Н.А. Чернова, Е.Н. Пац, И.А. Керчев // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. – 2014. – №2 (26). – С. 130–150.

Крутовский, К.В. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны, *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение I. Механизмы генного контроля изоферментных систем / К.В. Крутовский, Д.В. Политов, Ю.П. Алтухов // Генетика. – 1987. – Т. 23. – № 12. – С. 2216–2228.

Крутовский, К.В. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны, *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение II. Уровни аллозимной изменчивости в природной популяции Западного Саяна / К.В. Крутовский, Д.В. Политов, Ю.П. Алтухов // Генетика. – 1988. – Т. 24. – № 1. – С. 118–125.

Крутовский, К.В. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение IV. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями / К.В. Крутовский, Д.В. Политов, Ю.П. Алтухов,

Л.И. Милютин, Г.В. Кузнецова, А.И. Ирошников, В.Н. Воробьев, Н.А. Воробьева // Генетика. – 1989. – Т. 25. – № 11. – С. 2009–2032.

Крутовский, К.В. Предварительные результаты полногеномного de novo секвенирования лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) / К.В. Крутовский, Н.В. Орешкова, Ю.А. Путинцева, А.А. Ибе, К.О. Дейч, Е.А. Шилкина // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 4. – С. 79–83.

Крылов, Г.В. Кедр / Г.В. Крылов, Н.К. Таланцев, Н.Ф. Козакова. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 216 с.

Крылов, Г.В. Сибирский кедр / Г.В. Крылов, А.М. Шмонов. – Кемерово: Книж. изд-во, 1985. – 127 с.

Кузнецова, Г.В. Особенности роста и развития кедровых сосен на лесосеменных объектах Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. / Г.В. Кузнецова. – Красноярск, 2001. – 25 с.

Кузнецова, Г.В. Несовместимость прививок кедрового сибирского на сосну обыкновенную и их сохранность в Красноярской лесостепи // Ботанические исследования в Азиатской России: мат-лы XI съезда РБО. – Барнаул: АзБука, 2003а. – С. 193–194.

Кузнецова, Г.В. Семеношение и качество семян клонов кедрового сибирского различного происхождения на плантации в Красноярской лесостепи / Г.В. Кузнецова // Лесоведение. – 2003б. – № 6. – С. 42–48.

Кузнецова, Г.В. Особенности развития мужских генеративных органов у клонов кедрового сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) различного происхождения в условиях Красноярской лесостепи / Г.В. Кузнецова // Онтогенез. – 2004. – Т. 35. – № 2. – С. 91–97.

Кузнецова, Г.В. Изучение изменчивости у климатипов кедрового сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на юге Красноярского края / Г.В. Кузнецова // Хвойные бореальной зоны. – 2007а. – № 4–5. – С. 423–426.

Кузнецова Г.В. Опыт создания клоновой плантации кедровых сосен в Красноярской лесостепи / Г.В. Кузнецова // Хвойные бореальной зоны. – 2007б. – Т. XXIV. – №2–3. – С. 217–224.

Кузнецова, Г.В. Редкие формы кедрового сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) / Г.В. Кузнецова // Проблемы современной дендрологии: мат-лы Междунар. науч. конф. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2009. – С. 625–628.

Кузнецова, Г.В. Рост, состояние и развитие кедровых сосен в географических культурах на юге Красноярского края / Г.В. Кузнецова // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. XXVII. – № 1–2. – С. 102–107.

Кучеров, Е.В. Семенная продуктивность культур кедрового сибирского (*Pinus sibirica*) на Южном Урале / Е.В. Кучеров, Б.И. Федорако // Вопросы биологии семенного размножения: учен. зап. Ульяновского пед. ин-та. – Ульяновск, 1968. – Т. XXIII. – Вып. 3. – С. 213–217.

Кучеров, Е.В. Памятники природы Башкирии / Е.В. Кучеров, И.К. Кудряшов, А.Ф. Максютков. – Уфа: Башкир. книж. изд-во, 1974. – 368 с.

Кучерова, С.В. О плодоношении сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) на территории памятника природы в Башкирском Предуралье / С.В. Кучерова, Л.С. Никитина // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: мат-лы VII Междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул, 2008. – С. 164–166.

Лазарева, С.М. Краткие итоги интродукции хвойных в Ботаническом саду МарГТУ / С.М. Лазарева // Изв. ВУЗов. Лесной журнал. – 2004. – № 5. – С. 26–32.

Лапин, П.И. Оценка перспективности интродукции древесных растений в ботанических садах по данным визуальных наблюдений / П.И. Лапин, С.В. Сиднева // Опыт интродукции древесных растений. – М.: Глав. бот. сад АН СССР, 1973. – С. 7–67.

Лапин, П.И. Интродукция лесных пород. / П.И. Лапин, К.К. Калущкий, О.Н. Калущкая. – М.: Лесн. пром-сть, 1979. – 224 с.

Ларин, В.Б. Кедр сибирский / В.Б. Ларин, С.Н. Филиппов. – Сыктывкар: Коми книж. изд-во, 1980. – 96 с.

Ларин, В.Б. Культуры ели и кедра на северо-востоке европейской части СССР / В.Б. Ларин. – Л.: Наука, 1980. – 224 с.

Леса Башкортостана / Под ред. А.Ф. Хайретдинова. – Уфа: Объед. Главн. упр. природ. ресурсов и охраны окр. среды РФ по РБ, Башкирский гос. аграр. ун-т, 2004. – 400 с.

Лескова, О.В. Рост культур кедра сибирского в биогрупповых посадках / О.В. Лескова, Е.Ю. Христофорова, М.А. Карасева // Актуальные проблемы лесного комплекса. – Брянск, 2007. – Вып. 17. – С. 63–66.

Лесотаксационный справочник / Б.И. Грошев, С.Г. Синицын, П.И. Мороз и др. – М.: Лесн. пром-сть, 1980. – 288 с.

Лизунова, В.В. Кедровые орехи как промышленное масличное сырье: автореф. дис. ... канд. техн. наук. 37.7. Товароведение пищевых продуктов / В.В. Лизунова. – М., 1969. – 23 с.

Лоскутов, Р.И. Подготовка семян кедра сибирского к посеву / Р.И. Лоскутов, Н.П. Поликарпов // Возобновление в лесах Сибири. – Красноярск: Красноярское книж. изд-во, 1965. – С. 163–185.

Лоскутов, Р.И. Рост и развитие древесных растений-интродуцентов семейства *Pinaceae* Lindl. в дендрарии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН / Р.И. Лоскутов // Хвойные бореальной зоны. – 2008. – Т. XXV. – № 1–2. – С. 113–115.

Луганский, Н.А. Внутривидовая изменчивость кедра сибирского (*Pinus sibirica* Mayr) на Среднем Урале и ее использование в лесохозяйственной практике: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: [Без шифра спец-сти] / Н.А. Луганский. – Красноярск, 1962. – 22 с.

Луганский, Н.А. Рубки ухода в кедровых лесах с применением селекционного метода / Н.А. Луганский, Л.П. Абрамова, С.В. Залесов, А.Н. Павлов // Изв. ВУЗов. Лесной журнал. – 2008. – № 4. – С. 7–12.

Лукин, А.В. Кедр сибирский в центрально-черноземных областях / А.В. Лукин // Бюлл. Главн. ботан. сада АН СССР. – 1970. – Вып. 75. – С. 28–30.

Малеев, В.П. Род 9. *Pinus* L. – Сосна // Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. I. Голосеменные / В.П. Малеев. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – С. 184–266.

Мамаев, С.А. Интродукция хвойных из рода *Pinus* L. на Урал / С.А. Мамаев, В.М. Яценко // Интродукция и селекция растений на Урале. IV. Проблемы акклиматизации: тр. Ин-та экол. раст. и животн. Уральского фил. АН СССР. – Свердловск, 1967. – Вып. 54. – С. 127–130.

Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae*) / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 284 с.

Мамаев, С.А. Виды хвойных на Урале и их использование в озеленении / С.А. Мамаев. – Свердловск: Уральский НЦ АН СССР, 1983. – 111 с.

Маркова, И.А. Лесокультурные испытания перспективных пород интродуцентов на северо-западе России / И.А. Маркова, А.В. Жигунов // Изв. СПб. лесотехн. акад. – 1999. – Вып 7. – С. 20–28.

Матвеева, Р.Н. Генетика, селекция, семеноводство кедрового сибирского / Р.Н. Матвеева, О.Ф. Буторова. – Красноярск: Сибирский гос. технол. ун-т, 2000. – 243 с.

Матвеева, Р.Н. Ускоренное выращивание сеянцев и культур кедрового сибирского в Восточной Сибири / Р.Н. Матвеева, О.Ф. Буторова. – Красноярск: Сибирский гос. технол. ун-т, 2001. – 254 с.

Матвеева, Р.Н. Биологические и экологические особенности сосны кедровой сибирской / Р.Н. Матвеева, Н.П. Щерба. – Красноярск: Сибирский гос. технол. ун-т, 2002. – 42 с.

Матвеева, Р.Н. Агротехника выращивания кедрового сибирского в питомниках / Р.Н. Матвеева, О.Ф. Буторова // Хвойные бореальной зоны. – 2006. – № 1. – С. 37–43.

Матвеева, Р.Н. Изменчивость, отбор семенного потомства экотипов, плюсовых деревьев и формирование плантационных культур кедровых сосен в пригородной зоне Красноярска / Р.Н. Матвеева, О.Ф. Буторова, Н.П. Братилова, А.М. Пастухова, А.В. Водин. – Красноярск: Сибирский гос. технол. ун-т, 2006а. – 268 с.

Матвеева, Р.Н. Изменчивость потомств разных экотипов кедрового сибирского в плантационных культурах / Р.Н. Матвеева, О.Ф. Буторова, Н.П. Братилова // Лесоведение. – 2006б. – № 5. – С. 12–14.

Матвеева, Р.Н. Рост кедрового сибирского на ПЛСУ, формируемом в лесных культурах / Р.Н. Матвеева, О.Ф. Буторова, Н.М. Уфимцева // Вестн. Марийского гос. технол. ун-та. – 2011а. – № 1. – С. 25–30.

Матвеева, Р.Н. Влияние географического происхождения на репродуктивное развитие кедрового сибирского на лесосеменной плантации за 24-летний период / Р.Н. Матвеева, О.Ф. Буторова, Ю.Е. Щерба // Изв. Вузов. Лесной журнал. – 2011б. – № 4. – С. 7–10.

Матвеева, Р.Н. Влияние негашеной извести на жизнеспособность семян кедрового сибирского при длительном хранении в комнатных условиях / Р.Н. Матвеева, Н.А. Шенмайер // Вестн. Красноярского гос. аграр. ун-та. – 2013. – № 8. – С. 77–80.

Матвеева, Р.Н. Динамика роста и начало репродуктивного развития сосны кедровой сибирской 21-30-летнего возраста на плантации «Известковая» / Р.Н. Матвеева, О.Ф. Буторова // Междунар. науч.-иссл. журнал. – 2014. – № 9. – С. 62–64.

Матвеева, Р.Н. Изменчивость показателей роста и генеративного развития кедровых сосен на плантации зеленой зоны города Красноярска / Р.Н. Матвеева, Н.П. Братилова, О.Ф. Буторова // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 2. – С. 81–86.

Матвеева, Р.Н. Влияние длины семядолей на показатели роста 37-летних деревьев сосны кедровой сибирской / Р.Н. Матвеева, Ю.Е. Щерба, А.Г. Кичкильдеев, В.В. Нарзязев, А.А. Франк // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. – 2016. – Т. XIX. – С. 45–47.

Мерзленко, М.Д. Рост хвойных интродуцентов в Западном Подмоскowie / М.Д. Мерзленко, А.А. Коженкова, П.Г. Мельник // Вестн. Алтайского гос. аграр. ун-та. – 2017. – № 5. – С. 86–90.

Меркер, В.В. Дендрофлора Челябинской области: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. / В.В. Меркер. – Челябинск, 2009. – Т. 2. – 365 с.

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М, 1975. – 27 с.

Методические указания по семеноведению интродуцентов. – М.: Наука, 1980. – 64 с.

Методы изучения лесных сообществ / Е.Н. Андреева, И.Ю. Баккал, В.В. Горшков и др. – СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. – 240 с.

Мифтахов, А.А. Разнообразие древесных интродуцентов Непейцевского дендропарка / А.А. Мифтахов, М.С. Саитов // Проблемы сохранения биоразнообразия на Южном Урале: тез. докл. Регионал. науч.-практ. конф. – Уфа, 2004. – С. 142.

Михайлов, П.В. Особенности плодоношения сосны кедровой сибирской на восточном склоне Кузнецкого Алатау / П.В. Михайлов // Вестн. Красноярского гос. аграр. ун-та. – 2012. - № 7. – С. 196–200.

Мукатанов, А.Х. Лесные почвы Башкортостана / А.Х. Мукатанов. – Уфа: Гилем, 2002. – 264 с.

Нагимов, З.Я. Нормативно-справочные материалы по таксации лесов Урала. Рост древостоев по преобладающим породам / З.Я. Нагимов, Л.А. Лысов, И.Ф. Коростелев и др. – Екатеринбург: Уральский гос. лесотехн. ун-т, 2003. – Ч. 2. – 296 с.

Нагимов, З.Я. Ресурсы кедрового ореха в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре / З.Я. Нагимов, А.А. Бартыш, А.В. Суслов, И.Е. Онучин, В.З. Нагимов // Аграрный вестник Урала. – 2014. – № 6. – С. 63–67.

Напалков, Н.В. Дендрологический сад Волжско-Камского заповедника / Н.В. Напалков, В.К. Мустафина // Тр. Волжско-Камского гос. заповедника. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1968. – Вып. 1. – С. 150–187.

Наставление по выращиванию посадочного материала древесных и кустарниковых пород в лесных питомниках РСФСР. – М.: Лесн. пром-сть, 1979. – 176 с.

Наставление по защите растений от вредных насекомых в лесных питомниках / Сост. Н.М. Ведерников, А.Д. Маслов, И.В. Тропин. – М., 1984. – 70 с.

Наставление по лесосеменному делу в Российской Федерации. – М., 1994. – 165 с.

Неверов, В.П. О перспективе культуры кедра сибирского в Псковской области / В.П. Неверов // Кедр сибирский на европейском севере СССР. – Л.: Наука, 1972. – С. 48–53.

Некрасов, В.И. К интродукции кедра сибирского (*Pinus sibirica*) в европейской части СССР / В.И. Некрасов, М.В. Твеленев // Бюлл. Главн. ботан. сада АН СССР. – 1970. – Вып. 75. – С. 25–27.

Некрасов, В.И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции / В.И. Некрасов. – М.: Наука, 1973. – 280 с.

Некрасова, Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского / Т.П. Некрасова. – Новосибирск: Наука, 1972. – 274 с.

Некрасова, Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири / Т.П. Некрасова. – Новосибирск: Наука, 1983. – 169 с.

Непомилуева, Н.И. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) на северо-востоке европейской части СССР / Н.И. Непомилуева. – Л.: Наука, 1974. – 185 с.

Нестерович, Н.Д. Структурные особенности листьев хвойных / Н.Д. Нестерович, Т.Ф. Дерюгина, А.И. Лучков. – М.: Наука, 1986. – 143 с.

Николаева, А.Н. Особенности биологии цветения кедра сибирского в условиях Западного Саяна / А.Н. Николаева // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. мед. наук. – 1965. – № 8. – Вып. 2. – С. 76–79.

Николаева, А.Н. Изменчивость пыльцы кедра сибирского / А.Н. Николаева // Изменчивость древесных пород Сибири. – Красноярск, 1974. – С. 120–131.

Николаева, М.Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М.Г. Николаева, М.В. Разумова, В.Н. Гладкова. – Л.: Наука, 1985. – 348 с.

Николаева, С.А. Динамика роста и развитие *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) в лесных культурах / С.А. Николаева, Д.А. Савчук, Е.А. Петрова // Растительные ресурсы. – 2006. – Т. 42. – № 2. – С. 1–17.

Николаева, С.А. Онтогенез кедрового сибирского в условиях Кеть-Чулымского междуречья / С.А. Николаева, С.Н. Велисевич, Д.А. Савчук // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. – 2008. – № 3. – С. 24–34.

Николаева, С.А. Сезонный рост и развитие побегов кедрового сибирского под пологом сосновых и березовых насаждений / С.А. Николаева, А.Н. Панов // Лесоведение. – 2012. – № 3. – С. 59–68.

Нугаев, О.И. Лесные культуры Юматовского лесничества Уфимского лесхоз-техникума / О.И. Нугаев, И.Г. Нугаев // Лесное образование, наука и хозяйство: сб. докл. науч.-практ. конф., посв. 125-лет. Уфимского лесхоз-техникума. – Уфа: РИО РУНМЦ МО РБ, 2003. – С. 63–67.

Новоселова, Н.В. Закономерности эмбриогенеза и формирование семян сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) *in vivo* и в культуре *in vitro*: дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. / Н.В. Новоселова. – Красноярск, 2003. – 132 с.

Новосельцева, А.И. Справочник по лесным культурам / А.И. Новосельцева, А.Р. Родин. – М.: Лесн. пром-сть, 1984. – 311 с.

Олисова, О.П. Выращивание посадочного материала кедрового сибирского в условиях предгорий Восточного Саяна / О.П. Олисова // Выращивание посадочного материала кедрового сибирского в питомниках. – Кемерово, 1970. – С. 35–47.

Орехоплодовые лесные культуры / Ф.Л. Щепотьев, А.А. Рихтер, Ф.А. Павленко и др. – М.: Лесн. пром-сть, 1978. – 256 с.

Орешенко, С.А. Выращивание трехлетних сеянцев кедрового сибирского разного географического происхождения / С.А. Орешенко // Лесной и химический комплексы – проблемы и решения. – Красноярск, 2009. – Т. 1. – С. 139–142.

Орешкова, Н.В. Генетическая структура и дифференциация болотных и суходольных популяций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) по ядерным микросателлитным локусам / Н.В. Орешкова, Т.С. Седельникова, А.В. Пименов, С.П. Ефремов // Генетика. – 2014. – Т. 50. – № 9. С. – 1059–1066.

Орлов, Ф.Б. Опыт разведения кедрового сибирского в Архангельской области / Ф.Б. Орлов, В.П. Тарабрин. – Архангельск: Архангельское книж. изд-во, 1960. – 52 с.

Павлов, А.Н. Санитарное состояние кедровников пригородного парка «Самаровский Чугас» и пути его улучшения / А.Н. Павлов, Т.Ю. Карташова, В.И. Середкин, А.А. Магросова, А.Ю. Демчук // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. – 2008 – Вып. 3. – С. 67–70.

Падутов, В.Е. Генетические эффекты трансформации лесных экосистем / В.Е. Падутов, Л.В. Хотылева, О.Ю. Баранов, С.И. Ивановская // Экологическая генетика. – 2008. – Т. VI. – № 1. – С. 3–11.

Памятники природы особой духовной значимости – основа устойчивого развития стран и народов (на примере «Кедровника» Толгского монастыря). – Ярославль: Кадастр, 2015. – 50 с.

Панова, Н.К. История горных лесов центральной части Южного Урала в голоцене / Н.К. Панова // Лесоведение. – 1980. – № 1. – С. 26–34.

Парамонов, Е.Г. Участие культур и подроста кедра в формировании орехоплодных плантаций / Е.Г. Парамонов, В.К. Башегуров, А.Н. Шевченко // Вестн. Алтайского гос. аграр. ун-та. – 2007. – № 3. – С. 26–29.

Пастухова, А.М. Изменчивость трехлетнего семенного потомства кедра сибирского от материнских растений разного географического происхождения / А.М. Пастухова // Вестн. Красноярского гос. аграр. ун-та. – 2011. – № 4. – С. 95–98.

Пастухова, А.М. Индивидуальная изменчивость сосны кедровой сибирской по показателям шишек и семян в начальный период репродуктивного развития / А.М. Пастухова, К.Т. Мухашова, Р.Н. Матвеева // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. – 2015. – Т. XVIII. – С. 64–67.

Пастухова, А.М. Анализ роста 6-летних полусибов кедра сибирского / А.М. Пастухова // Хвойные бореальной зоны. – 2015. – Т. XXXIII. – № 1–2. – С. 43–47.

Пастухова, А.М. Фенотипическая изменчивость морфометрических показателей однолетних сеянцев кедра сибирского разного географического происхождения / А.М. Пастухова // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. – 2016. – Т. XIX. – С. 480–483.

Пахучая, Л.М. Рост и возобновление кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на объектах лесомелиорации в Республике Коми // Актуальные проблемы лесного комплекса. – Брянск, 2014. – Вып. 39. – С. 74–77.

Петров, А.П. Анализ результатов прививок кедра сибирского на сосну обыкновенную / А.П. Петров, А.П. Кожевников, Л.Д. Петрова // Проблемы генетики и селекции на Урале: информ. мат.-лы. – Екатеринбург: Ин-т леса УрО РАН, 1992. – С. 73–74.

Петров, А.П. Интродукция кедра сибирского / А.П. Петров, А.П. Кожевников // Совещание по проблемам интродукции хвойных растений в России: мат.-лы. – Сочи, 1999. – С. 53–54.

Петров, М.Ф. Кедровые леса и их использование / М.Ф. Петров. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1961. – 131 с.

Петров, М.Ф. Культуры кедра в Карельской АССР / М.Ф. Петров // Кедр сибирский на европейском севере СССР. – Л.: Наука, 1972. – С. 53–58.

Петрова, Е.А. Полиморфизм и изменчивость кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в северо-восточном Алтае: дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. / Е.А. Петрова. – Томск, 2002. – 178 с.

Петрова, Е.А. Распределение аллозимной изменчивости у кедра сибирского: три уровня разнообразия / Е.А. Петрова, С.Н. Велисевич, Д.В. Политов, М.М. Белоконь, Ю.С. Белоконь, С.Н. Горошкевич // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. XXVII. – №1–2. – С. 160–168.

Петрова, Е.А. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций кедра сибирского на южной границе ареала в равнинной части Западной Сибири / Е.А. Петрова, С.Н. Велисевич, М.М. Белоконь, Ю.С. Белоконь, Д.В. Политов, С.Н. Горошкевич // Экологическая генетика. – 2014а. – Т. XII. – №1. – С. 48–61.

Петрова, Е.А. Генетическое разнообразие кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour: распределение вдоль широтного и долготного профилей / Е.А. Петрова, С.Н. Горошкевич, М.М. Белоконь, Ю.С. Белоконь, Д.В. Политов // Генетика. – 2014б. – Т. 50. – № 5. – С. 538–553.

Пинаева, Н.В. Сезоны и нормы высева семян сосны кедровой сибирской на юге Томской области / Н.В. Пинаева, А.М. Данченко // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. – 2009. – № 1. – С. 88–94.

Плотникова, Л.С. Ареалы интродуцированных древесных растений флоры СССР / Л.С. Плотникова. – М.: Наука, 1983. – 256 с.

Подгорбунских, Н.А. Опыт разведения кедра сибирского в лесостепной зоне Челябинской области / Н.А. Подгорбунских, А.П. Кожевников // Проблемы генетики и селекции на Урале. – Екатеринбург: Ин-т леса УрО РАН, 1992. – С. 73–74.

Подогас, А.В. Генетическая изменчивость ферментов хвои сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) / А.В. Подогас, А.В. Шурхал, В.Л. Семерилов, Т.А. Ракицкая // Генетика. – 1991а. – Т. 27. – № 4. – С. 695–703.

Подогас, А.В. Оценка генетической дифференциации между двумя видами сосен *Pinus sibirica*, подвид *Strobus* и *P. sylvestris*, подвид *Pinus*, в выборках из Ботанического сада и из природных популяций / А.В. Подогас, А.В. Шурхал, В.Л. Семерилов, Л.А. Животовский // Генетика. – 1991б. – Т. 27. – № 4. – С. 758–761.

Покровская, Ю.В. Ассортимент декоративных древесных растений Ботанического сада Санкт-Петербургской лесотехнической академии / Ю.В. Покровская, Л.А. Семенова // Проблемы озеленения северных городов. – Петрозаводск, 1997. – С. 26–27.

Политов, Д.В. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение III. Сцепление между изоферментными локусами / Д.В. Политов, К.В. Крутовский, Ю.П. Алтухов // Генетика. – 1989. – Т. 25. – № 9. – С. 1606–1618.

Политов, Д.В. Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов / Д.В. Политов, К.В. Крутовский, Ю.П. Алтухов // Генетика. – 1992. – Т. 28. – № 1. – С. 93–114.

Поляков, А.К. Итоги интродукции видов рода *Pinus* L. на юго-востоке Украины / А.К. Поляков, Е.П. Сулова // Промышленная ботаника. – 2009. – Вып. 9. – 101–104.

Полякова, Г.А. Флора и растительность старых парков Подмосковья / Г.А. Полякова. – М.: Наука, 1992. – 225 с.

Полякова, Н.В. Сирени в Башкирском Предуралье: интродукция и биологические особенности / Н.В. Полякова, В.П. Путенихин, Р.В. Вафин. – Уфа: Гилем, 2010. – 164 с.

Попов, Г.В. Леса Башкирии (их прошлое, настоящее и будущее) / Г.В. Попов. – Уфа: Башкир. книж. изд-во, 1980. – 144 с.

Приставка, И.А. Лесовосстановление с использованием интродуцентов рода *Pinus* L. в зеленой зоне поселений: дис. ... канд. с.-х. наук. 06.03.01. / И.А. Приставка. – Брянск, 2013. – 231 с.

Путенихин, В.П. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура / В.П. Путенихин, Г.Г. Фарушкина, З.Х. Шигапов. – М.: Наука, 2004. – 276 с.

Путенихин, В.П. Цивилизация деревьев. Научно-популярные очерки о природе. – Уфа: Информреклама, 2007. – 140 с.

Путенихин, В.П. Методика совмещенной оценки таксационной структуры, селекционного состава и жизненного состояния насаждений при изучении лесной растительности / В.П. Путенихин // Изучение растительных ресурсов Волжско-Камского края: мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. – Чебоксары, 2008. – С. 77–81.

Путенихин, В.П. Генофонд кедров сибирского в Республике Башкортостан / В.П. Путенихин, Г.Г. Фарукшина // Вестн. Оренбургского гос. ун-та. 2009. – Спец. вып. – С. 151–153.

Путенихина, К.В. Количественные показатели шишек и семян кедров сибирского при интродукции / К.В. Путенихина, З.Х. Шигапов, М.А. Мкртчян, В.П. Путенихин // Хвойные бореальной зоны. – 2014. – Т. XXXII. – № 5–6. – С. 59–64.

Путенихина, К.В. История интродукции кедров сибирского в Башкирии (вторая половина XIX – первая половина XX века) / К.В. Путенихина, В.П. Путенихин // История ботаники в России: сб. статей участн. Междунар. науч. конф. – Тольятти, 2015. – Т. 3. – С. 140–146.

Путенихина, К.В. Пункты интродукции кедров сибирского в лесостепных и степных районах Башкирского Предуралья // К.В. Путенихина // Степи Северной Евразии: мат-лы VII Междунар. симп. – Оренбург: Ин-т степи УрО РАН, Печатный двор «Димур», 2015. – С. 699–700.

Путенихина, К.В. Корреляции количественных показателей шишек и семян кедров сибирского при интродукции / К.В. Путенихина, З.Х. Шигапов, М.А. Мкртчян, В.П. Путенихин // Хвойные бореальной зоны. – 2015а. – Т. XXXIII. – № 1–2. – С. 48–54.

Путенихина, К.В. Качественные показатели шишек и семян кедров сибирского при интродукции / К.В. Путенихина, З.Х. Шигапов, М.А. Мкртчян, В.П. Путенихин // Хвойные бореальной зоны. – 2015б. – Т. XXXIII. – № 5–6. – С. 234–239.

Размолов, В.П. О проращивании и хранении пыльцы некоторых голосеменных растений / В.П. Размолов // Бюлл. Главн. бот. сада. – 1964. – Вып. 52. – С. 79–87.

Ревин, А.В. Характеристика клонов плюсовых деревьев кедров сибирского в плантационных культурах / А.В. Ревин // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. XXVII. – №3–4. – С. 301–305.

Редько, Г.И. Лесные культуры / Г.И. Редько, А.Р. Родин, И.В. Трещевский. – М.: Лесная промышленность, 1980. – 365 с.

Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан / А.А. Мулдашев, Э.П. Позднякова, Л.А. Едренкина и др. – Уфа: МедиаПринт, 2010. – 414 с.

Рекомендации по изучению онтогенеза интродуцированных растений в ботанических садах СССР. – Киев, 1990. – 184 с.

Репин, Е.Н. Интродукция сосен в дендрарий Горнотаежной станции / Е.Н. Репин, В.Д. Чернышев. – Владивосток: Дальнаука, 2000. – 145 с.

Розно, С.А. Итоги интродукции древесных растений в лесостепи Среднего Поволжья / С.А. Розно, Л.М. Кавеленова. – Самара: Самарский ун-т, 2007. – 228 с.

Рубаник, В.Г. Хвойные породы в Алма-Ате / В.Г. Рубаник. – Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1963. – 140 с.

Руш В.А. Физические показатели орехов кедров сибирского / В.А. Руш, В.В. Лизунова // Изв. Вузов. Пищевая технология. – 1966. – № 5. – С. 22–24.

Рыбалко, Н.В. Декабрист А.А. Фок // Бирск. Путеводитель по историческим и памятным местам / Авт.-сост. И.М. Акбулатов, Н.В. Рыбалко. – Бирск: Бирская гос. соц.-педаг. акад., 2011. – С. 96–98.

Рысин, Л.П. Кедровые леса России / Л.П. Рысин. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2011 – 240 с.

Рябчинская, В.В. Итоги работ по прививкам кедра / В.В. Рябчинская, А.Е. Рябчинский // Сб. трудов по лесному хозяйству Башкирской лесн. опытн. станции. – Уфа, 1958. – Вып III. – С. 183–205.

Рябчинская, В.В. Кедр сибирский в Башкирии / В.В. Рябчинская // Сб. трудов по лесному хозяйству Башкирской лесн. опытн. станции. – Уфа: Башкир. книж. изд-во, 1961. – Вып V. – С. 205–216.

Рябчинский, А.Е. Итоги фенологических наблюдений за древесными и кустарниковыми породами в дендропарке Башкирской ЛОС за 1954–1967 гг. / А.Е. Рябчинский, Л.И. Халфина // Сб. трудов по лесному хозяйству Башкирской лесн. опытн. станции. – Уфа: Башкир. книж. изд-во, 1973. – Вып. IX. – С. 78–88.

Рязанова, Н.А. Клены в Башкирском Предуралье: биологические особенности в условиях интродукции / Н.А. Рязанова, В.П. Путенихин. – Уфа: Гилем, 2012. – 224 с.

Савельев, С.С. Качество пыльцы кедрового сибирского (*Pinus sibirica* (*Pinaceae*)) на клоновой прививочной плантации в Западно-Саянском опытном лесном хозяйстве / С.С. Савельев, И.Н. Третьякова, Е.В. Ворошилова, Ю.А. Череповский // Хвойные бореальные зоны. – 2008. – Т. XXV. – № 3–4. – С. 295–299.

Савельев, С.Г. Репродуктивный потенциал клонов плантации сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) на юге Красноярского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.02.01. / С.Г. Савельев. – Красноярск, 2011. – 20 с.

Санников, С.Н. Кривые выживания подроста кедрового сибирского / С.Н. Санников, Н.В. Танцырев // Лесоведение. – 2015. – № 4. – С. 275–281.

Сахарова, А.С. Изучение интродуцируемых древесных растений методом биологического анализа / А.С. Сахарова // Дикорастущие и интродуцируемые полезные растения в Башкирии. – Уфа, 1961. – Вып. 1. – С. 205–222.

Сахарова, А.С. Декоративные деревья и кустарники для озеленения городов Башкирии / А.С. Сахарова // Декоративные растения для озеленения городов Башкирии. – Уфа, 1971. – С. 5–74.

Седельникова, Т.С. Дифференциация болотных и суходольных популяций видов семейства *Pinaceae* Lindl. (репродуктивные и кариотипические особенности): автореф. дис. ... докт. биол. наук. 03.00.05. / Т.С. Седельникова. – Томск, 2008. – 35 с.

Седых, В.Н. Особенности образования припоселковых кедровников в северной тайге / В.Н. Седых // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 2. – С. 93–96.

Секерин, Е.М. Пути повышения лесообразовательной роли сосны сибирской в подзоне южной тайги Урала: дис. ... канд. с.-х. наук. 06.03.02. / Е.М. Секерин. – Екатеринбург, 2015. – 158 с.

Семаев, С.В. Культуры кедрового сибирского в Дмитровском лесничестве Подмосковья / С.В. Семаев // Лесохозяйственная информация. – 2008. – №12. – С. 12–15.

Семаев, С.В. Географические культуры кедрового сибирского в Дмитровском лесничестве Московской области / С.В. Семаев // Вестн. МГУЛ – Лесной вестник. – 2010. – Вып. 3. – С. 132–134.

Семечкин, И.В. Общие таблицы хода роста и биологической продуктивности полных («нормальных») насаждений сосны кедровой сибирской / И.В. Семечкин, А.З. Швиденко, Д.Г. Щепаченко // Лесная таксация и лесоустройство. – 2005. – Вып. 1 (34). – С. 7–27.

Ситдииков, Р.Г. Лесовыращивание на Южном Урале / Р.Г. Ситдииков. – Уфа: Гилем, 1997. – 251 с.

Ситдиков, Р.Г. Создание и выращивание лесных культур в Республике Башкортостан / Р.Г. Ситдиков // Лесное образование, наука и хозяйство: сб. докл. науч.-практ. конф., посв. 125-летию Уфимского лесхоз-техникума. – Уфа: РИО РУНМЦ МО РБ, 2003. – С. 59-63.

Смирнов, И.А. Жизнеспособность пыльцы некоторых хвойных интродуцентов // Бюлл. Главн. ботан. сада. – 1977. – Вып. 106. – С. 32–38.

Смирнов, И.А. Биологические особенности семеношения хвойных при интродукции: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. / И.А. Смирнов. – М. 1978. – 18 с.

Смолоногов Е.П. Эколого-лесоводственные основы организации и ведения хозяйства в кедровых лесах Урала и Западно-Сибирской равнины / Е.П. Смолоногов, С.В. Залесов. – Екатеринбург: Уральский гос. лесотехн. ун-т, 2002. – 186 с.

Соколов, С.Я. К биологии сосны кедровой (кедра сибирского) *Pinus sibirica* Du Tour / С.Я. Соколов // Кедр сибирский на Европейском Севере. – Л.: Наука, 1972. – С. 6–20.

Соколова, Е.Ю. Особенности роста пятилетних полусибов кедр сибирского алтайского и танзыбейского происхождений / Е.Ю. Соколова // Молодые ученые в решении актуальных проблем науки. – Красноярск: Сибирский гос. технол. ун-т, 2012. – Т. 1. – С. 51–53.

Соколова, Е.Ю. Отбор сосны кедровой сибирской по репродуктивному развитию в южной части Средней Сибири / Е.Ю. Соколова, Р.Н. Матвеева // Вестн. Красноярского гос. аграр. ун-та. – 2014. – № 1. – С. 73–77.

Соколова, Е.Ю. Селекционная оценка, отбор деревьев и полусибов сосны кедровой сибирской разного географического происхождения для создания плантаций в условиях юга Средней Сибири: дис. ... канд. с.-х. наук. 06.03.01. / Е.Ю. Соколова. – Красноярск, 2014. – 181 с.

Соколова, И.Г. Интродуценты в озеленении населенных пунктов Псковской области / И.Г. Соколова // Интродукция растений: теоретические, методические и прикладные проблемы. – Йошкар-Ола: Марийский гос. технол. ун-т, 2009. – С. 383–387.

Соловьев, Ф.А. О географическом распространении и размещении кедровых лесов на Урале / Ф.А. Соловьев // Сб. работ лаборатории лесоведения. №1: тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955а. – Вып. 6. – С. 35–61.

Соловьев, Ф.А. Плодоношение кедровых лесов в Зауралье / Ф.А. Соловьев // Сб. работ лаборатории лесоведения. № 1: тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955б. – Вып. 6. – С. 76–96.

Соловьев, Ф.А. Кедр сибирский и его народнохозяйственное значение / Ф.А. Соловьев // Сб. работ лаборатории лесоведения. № 1: тр. Ин-та биол. УФ АН СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955в. – Вып. 6. – С. 3–34.

Спасибова, М.М. Опыт создания кедрсада в дендрарии Сибирской лесной опытной станции / М.М. Спасибова, М.Н. Казанцева // Актуальные проблемы лесного комплекса. – Брянск, 2015. – Вып. 43. – С. 143–146.

Справочник по защите леса от вредителей и болезней / И.В. Тропин, Н.М. Ведерников, Р.А. Крангауз и др. – М.: Лесн. пром-сть, 1980. – 376 с.

Сташкевич, Н.Ю. Роль синузильной структуры в возобновлении кедрового и пихтового подроста под пологом горных черневых кедровников / Н.Ю. Сташкевич, Д.М. Исмаилова, Д.И. Назимова // Хвойные бореальной зоны. – 2013. – Т. XXXI. – №1–2. – С. 116–122.

Сташкевич, Н.Ю. Рост *Pinus sibirica* Du Roi в культурах и под пологом сосново-березовых лесов в подтаежной зоне Западного Саяна / Н.Ю. Сташкевич // Изв. ВУЗов. Лесной журнал. – 2015. – № 3. – С. 35–42.

Таланцев, Н.К. Кедр / Н.К. Таланцев. – М.: Лесн. пром-сть, 1981. – 96 с.

Танцырев, Н.В. Анализ консортивных связей между сосной сибирской и кедровкой на Северном Урале / Н.В. Танцырев, С.Н. Санников // Экология. – 2011. – № 1. – С. 20–24.

Татаринцева, И.И. Сопряженный анализ погодичной и индивидуальной изменчивости плодоношения в припоселковом кедровнике / И.И. Татаринцева, С.Н. Горошкевич, О.В. Хуторной // Хвойные бореальной зоны. – 2012. – Т. XXX. – № 1–2. – С. 169–173.

Технический проект Ботанического сада. Т. 1. Пояснительная записка / Гос. проектный институт «Алмаатагипрогор». Рукопись. – Алма-Ата, 1971. – 187 с.

Титов, Е.В. Селекция кедровых сосен / Е.В. Титов. – Воронеж, 1999. – 58 с.

Титов, Е.В. Плантационное лесовыращивание кедровых сосен / Е.В. Титов. – Воронеж: ВГЛТА, 2004. – 165 с.

Титов, Е.В. Реализация селекционной программы кедрового сеянца сибирского на семенную продуктивность в Горном Алтае / Е.В. Титов // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. XXVII. – № 1–2. – С. 194–198.

Титов, Е.В. Совершенствование рубок в кедровниках / Е.В. Титов // Устойчивое лесопользование. – 2015. – № 3. – С. 30–31.

Титова, А.В. Итоги интродукции видов рода *Pinus* L. под Воронежем / А.В. Титова // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: мат-лы Третьей Международной науч. конф. – СПб., 2003. – С. 154–155.

Трейвас, Л.Ю. Болезни и вредители хвойных растений: Атлас-определитель / Л.Ю. Трейвас. – М.: ООО «Фитон XXI», 2014. – 144 с.

Третьяков, Н.В. Справочник таксатора. Таблицы для таксации леса / Н.В. Третьяков, П.В. Горский, Г.Г. Самойлович. – М.: Лесн. пром-сть, 1965. – 460 с.

Третьякова, И.Н. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты / И.Н. Третьякова. – Новосибирск, Наука, 1990. – 157 с.

Трофимова, З.И. О росте кедрового сеянца сибирского в Свердловском ботаническом саду / З.И. Трофимова // Сб. работ лаборатории лесоведения. № 1: тр. Ин-та биологии УФАН СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Вып. 6. – С. 105–118.

Трулевич, Н.В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений / Н.В. Трулевич. – М.: Наука, 1991. – 216 с.

Усольцев, В.А. География биологической продуктивности кедровых экосистем в Азии / В.А. Усольцев // Эко-потенциал. – 2013. – № 1–2. – С. 47–67.

Уфимцева, Н.М. Формирование ПЛСУ кедрового сеянца сибирского в Северосаянском лесосеменном районе Красноярского края / Н.М. Уфимцева // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – XXVII. – № 3–4. – С. 336–337.

Уфимцева, Н.М. Факторы, влияющие на рост кедрового сеянца сибирского в Манском лесничестве Красноярского края / Н.М. Уфимцева, Р.Н. Матвеева, О.Ф. Буторова // Вестн. Красноярского гос. аграр. ун-та. – 2011. – № 2. – С. 77–80.

Федорако, Б.И. Вопросы охраны ценных древесных насаждений Башкирской АССР / Б.И. Федорако // Охрана природы и озеленение населенных пунктов: мат-лы 6 Всесоюз. совещ. по вопр. географии и охраны природы. – Уфа, 1961. – С. 45–53.

Федорова, А.И., Никольская А.Н. Практикум по экологии и охране окружающей среды / А.И. Федорова, А.Н. Никольская. – М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2001. – 288 с.

Федорук, А.Т. Интродуцированные деревья и кустарники западной части Белоруссии / А.Т. Федорук. – Минск: Изд-во Белорусского гос. ун-та, 1972. – 192 с.

Филимонова, Е.О. Структура насаждений кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай): дис. ... канд. биол. наук. 03.02.08. / Е.А. Филимонова. – Томск, 2014. – 136 с.

Фирсов, Г.А. Хвойные в Санкт-Петербурге / Г.А. Фирсов, Л.В. Орлова. – СПб.: Росток, 2008. – 336 с.

Халафян, А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных / А.А. Халафян. – М.: Бином-Пресс, 2007. – 512 с.

Хамитов, Р.С. Биометрические особенности формирования семян в шишках кедров сибирского / Р.С. Хамитов, С.М. Хамитова // Вестн. Иркутской гос. с.-х. акад. – 2013а. – Вып. 59. – С. 69–76.

Хамитов, Р.С. Закономерности изменчивости массы семян кедров сибирского при его интродукции в леса Вологодской области / Р.С. Хамитов, С.М. Хамитова // Вестн. Башкирского гос. аграр. ун-та. – 2013б. – № 4. – С. 131–134.

Хамитов, Р.С. Влияние географической изоляции на структуру популяций кедров сибирского по форме семенной чешуи / Р.С. Хамитов // Вестн. Красноярского гос. аграр. ун-та. – 2013а. – № 11. – С. 217–220.

Хамитов, Р.С. Влияние стимуляторов на рост сеянцев кедров сибирского / Р.С. Хамитов // Изв. Оренбургского гос. аграр. ун-та. – 2013б. – № 5 (43). – С. 7–10.

Хамитов, Р.С. Влияние наследственных свойств на всхожесть семян кедров сибирского / Р.С. Хамитов, С.М. Хамитова // Вестн. Башкирского гос. аграр. ун-та. – 2015. – № 4. – С. 105–109.

Хамитов, Р.С. Интродукция сосны кедровой сибирской на генетико-селекционной основе в таежную зону Восточно-Европейской равнины: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. 06.03.01. / Р.С. Хамитов. – Архангельск, 2015. – 41 с.

Хамитов, Р.С. Оценка санитарного состояния кедровых рощ Вологодской области / Р.С. Хамитов, М.М. Андропова // Хвойные бореальной зоны. – 2016. – Т. XXXVII. – № 5–6. – С. 290–293.

Хамитова, С.М. Влияние типа апофиза шишек сосны кедровой сибирской на формирование в них семян / С.М. Хамитова, Р.С. Хамитов // Вестн. МГУЛ – Лесной вестник. – 2010. – Вып. 3. – С. 134–136.

Хамитова, С.М. Особенности репродукции сосны кедровой сибирской в условиях интродукции (на примере Вологодской области): автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. 06.03.01. / С.М. Хамитова. – Архангельск, 2012. – 19 с.

Хафизов, М.Н. Использование хвойных растений трестом «Горводзеленхоз» в озеленении г. Казани / М.Н. Хафизов // Совещание по проблемам интродукции хвойных растений в России. – Сочи, 1999. – С. 77.

Хими́на, Е.Г., Васи́льев Н.Г. Пути адаптации хвойных интродуцентов к промышленному загрязнению и рекреационным нагрузкам / Е.Г. Хими́на, Н.Г. Васи́льев // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: тез. докл. Второй Всес. науч.-техн. конф. – М., 1991. – Ч. III. – С. 176–177.

Хохрин, А.В. Культура кедров сибирского – *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr – на Среднем Урале: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: [Без шифра спец.]. / А.В. Хохрин. – Свердловск, 1966. – 23 с.

Хохрин, А.В. Анализ плодоношения кедра на Урале в связи с генетической неоднородностью и солнечной активностью / А.В. Хохрин, В.А. Кирсанов, Е.П. Смолоногов // Развитие лесообразовательного процесса на Урале. – Свердловск, 1977. – С. 102–115.

Хохрин, А.В. Влияние эдафических условий на рост культур кедров сибирского на Урале / А.В. Хохрин // Воспроизводство кедровых лесов на Урале и в Западной Сибири. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. – С. 63–72.

Храмова, Н.Ф. Прививки – один из методов интродукции кедров сибирского / Н.Ф. Храмова // Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск: Наука, 1969. – С. 180–184.

Храмова, Н.Ф. Плодоношение кедров сибирского в прививках / Н.Ф. Храмова // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 105–115.

Храмова, О.Ю. Результаты обследования культур сосны кедровой сибирской в Ветлужском районе Нижегородской области / О.Ю. Храмова, Е.А. Смирнова // Актуальные проблемы лесного комплекса. – Брянск, 2007. – Вып. 17. – С. 90–91.

Храмова, О.Ю. Оценка репродуктивной способности сосны кедровой сибирской в условиях г. Нижнего Новгорода / О.Ю. Храмова // Изв. Оренбургского гос. аграр. ун-та. – 2009а. – Т. 1. – №21. – С. 36–39.

Храмова, О.Ю. Репродуктивная способность и перспективы хозяйственного использования сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour.) при интродукции в Поволжье: дис. ... канд. с.-х. наук. 06.03.01. / О.Ю. Храмова. – М., 2009б. – 164 с.

Хусаинов, Ф.Г. О разведении кедров сибирского в лесостепном Предуралье Башкирии / Ф.Г. Хусаинов // Интродукция и селекция растений на Урале. IV. Проблемы акклиматизации: тр. Ин-та экол. растений и животных УФ АН СССР. – Свердловск, 1967. – Вып. 54. – С. 239–242.

Хуторной, О.В. Структура урожая кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.03.01. / О.В. Хуторной. – Красноярск, 1998. – 22 с.

Царев, А.П. Селекция лесных и декоративных древесных растений / А.П. Царев, С.П. Погиба, Н.В. Лаур. – М.: Изд. Московского гос. ун-та леса, 2014. – 552 с.

Цветков, В.Ф. Использование интродуцируемых древесных пород при лесовосстановлении на Кольском полуострове / В.Ф. Цветков, И.И. Сизов // Вопросы интродукции хозяйственно-ценных древесных пород на Европейский Север. – Архангельск, 1989. – С. 131–143.

Чернов, Н.Н. Лесные культуры кедров сибирского в восточноуральской лесостепи / Н.Н. Чернов, С.В. Митрофанов. – Екатеринбург: Уральский гос. лесотехн. ун-т, 2008. – 140 с.

Чибилев, А.А. Природное наследие Оренбургской области / А.А. Чибилев. – Оренбург: Оренб. книж. изд-во, 1996. – 384 с.

Читоркин, В.В. Динамика роста и семеношения древостоев *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) под влиянием лесоводственных мероприятий в Западной Сибири // В.В. Читоркин // Растительные ресурсы. – 2008. – Т. 44. – № 4. – С. 11–20.

Шаталов, В.Г. Техника и технология создания лесных культур / В.Г. Шаталов, А.С. Цареградская, В.П. Законова. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 96 с.

Шигапов, З.Х. Генетическая изменчивость и дифференциация природных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / З.Х. Шигапов, Р.М. Бахтиярова, Ю.А. Янбаев // Генетика. – 1995. – Т. 31. – № 10. – С. 1386–1393.

Шигапов, З.Х. Генетическая структура уральских популяций лиственницы Сукачевы / З.Х. Шигапов, В.П. Путенихин, А.И. Шигапова, К.А. Уразбахтина // Генетика. – 1998. – Т. 34. – № 1. – С. 65–74.

Шигапов, З.Х. Внутривидовая изменчивость и дифференциация видов семейства *Pinaceae* на Урале: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05. / З.Х. Шигапов. – Пермь, 2005. – 46 с.

Шилкина, Е.А. Разработка цитоплазматических SSR-маркеров для исследований сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) / Е.А. Шилкина, Н.В. Орешкова, А.А. Ибе, К.О. Дейч, К.В. Крутовский // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 4. – С. 21–24.

Ширская, М.Н. Культуры кедра сибирского в горных лесах Сибири / М.Н. Ширская. – М.: Лесн. пром-сть, 1964. – 101 с.

Шкутко, Н.В. Хвойные экзоты Белоруссии и их хозяйственное значение / Н.В. Шкутко. – Минск: Наука и техника, 1970. – 270 с.

Шурхал, А.В. Генетическая дифференциация 18 видов сосен по аллозимным локусам; род *Pinus*: подрод *Strobus*, подрод *Pinus* / А.В. Шурхал, А.В. Подогас, Л.А. Животовский // Генетика. – 1991. – Т. 316. – № 2. – С. 484–488.

Щербакова, М.А. Определение качества семян рентгенографическим методом / М.А. Щербакова // Плодоношение кедров сибирского в Восточной Сибири: тр. Инта леса и древесины СО АН СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – Т. 62. – С. 168–173.

Янбаев, Ю.А. Дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на Южном Урале / Ю.А. Янбаев, З.Х. Шигапов, В.П. Путенихин, Р.М. Бахтиярова // Генетика. – 1997. – Т. 33. – № 9. – С. 1244–1249.

Янгутов, А.И. Искусственное выращивание кедров сибирского / А.И. Янгутов, И.В. Дроздов // Итоги науки и техники. Сер. Лесоведение и лесоводство. Т. 5. Хвойные породы в лесном хозяйстве. – М.: ВИНТИ, 1989. – С. 3–59.

Яппаров, Ф.Ш. Рациональное использование почвенных ландшафтов ботанических садов / Ф.Ш. Яппаров, Р.И. Хайбуллин, А.Х. Мукаганов // Ботанические исследования на Урале. – Свердловск: УрО АН СССР, 1990. – С. 128.

Adams, W.T. Application of isozymes in tree breeding / W.T. Adams // Isozymes Plant Genetics and Breeding. – Amsterdam: Elsevier, 1983. – P. 381–400.

Aitken, S.N. Genecology and gene resource management strategies for conifer cold hardiness / S.N. Aitken, M. Hannerz // Conifer Cold Hardiness. – Dordrecht: Kluwer, 2001. – P. 23–53.

Bergmann, F. Isozyme gene loci and their allelic variation in *Pinus sylvestris* L. and *Pinus cembra* L. / F. Bergmann, H.H. Hattemer // Silvae Genetica. – 1995. – Bd. 44. – Ht. 5/6. – P. 286–289.

Blada, I. Stone pine (*Pinus cembra* L.) provenance experiment in Romania. I. Nursery stage at age 6 / I. Blada // Silvae Genetica. – 1997. – Bd. 46. – Ht. 4. – S. 197–200.

Bradley, N.L. Phenological changes reflect climate changes in Wisconsin / N.L. Bradley, C.A. Leopold, J. Ross, W. Huffaker // Proc. National Acad. Sci. USSR. – 1999. – V. 96. – P. 9701–9704.

Bush, R.M. Evidence for the adaptive significance of allozymes in forest trees / R.M. Bush, P.E. Smouse // New Forests. – 1992. – V. 6. – P. 179–196.

Chakraborty, R. A note on Nei's measure of gene diversity in a substructured population / R. Chakraborty // Humangenetik. – 1974. – V. 21. – Iss. 1. – P. 85–88.

Chitorkin, V.V. On the use and regeneration of Siberian stone pine forests in Tomsk oblast / V.V. Chitorkin // 4th Conf. Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines. – Tomsk, 2011. – P. 49–50.

Critchfield, W.B. Geographic Distribution of the Pines of the World / W.B. Critchfield, E.L. Little. – Washington: US Forest Service, 1966. – 97 p.

Davis, B.J. Disk electrophoresis. II. Methods and application to human serum proteins / B.J. Davis // Ann. N.-Y. Acad. Sci. – 1964. – V. 121. – P. 404–427.

De Grandpré, L. Seasonal shift in the climate responses of *Pinus sibirica*, *Pinus sylvestris*, and *Larix sibirica* trees from semi-arid, north-central Mongolia / L. De Grandpré, J.C. Tardif, A. Hessler, N. Pederson, F. Conciatori, T.R. Green, B. Oyunsanaa, N. Baatarbileg // Canad. J. Forest Research. – 2011. – V. 41. – P. 1242–1255.

Dougherty, P.M. Environmental influences on the phenology of pine / P.M. Dougherty et al. // Ecological Bulletins. – 1994. – V. 43. – P. 65–75.

Eberchard, J. Zur Frage der Naturverjüngung von *Pinus cembra* ssp. *sibirica* in der unteren Bergzone des Altai im Gebiet des Telezker Sees / J. Eberchard // Arch. Forstwesen. – 1966. – Bd. 15. – Ht. 4. – 1966. – S. 180.

Ecology and Biogeography of *Pinus* / Ed. by D.M. Richardson. – Cambridge Univ. Press, 2000. – 527 p.

Farjon, A. A Handbook of the World's Conifers / A. Farjon. – Leiden-Boston: Brill, 2010. – Vol. II – 1111 p.

Franklin, J.F. Phenology of cone and shoot development of noble fir and some associated true firs / J.F. Franklin, G.A. Ritchie // Forest Science. – 1970. – V. 16. – P. 336–364.

Gernandt, D.S. Phylogeny and classification of *Pinus* / D.S. Gernandt, G.G. López, S.O. Garsia, A. Liston // Taxon. – 2005. – V. 54. – No. 1. – P. 29–42.

Goncharenko, G.G. Allozyme variation in natural populations of Eurasian pines. II. Genetic variation, diversity, differentiation and gene flow in *Pinus sibirica* Du Tour in some lowland and mountain populations / G.G. Goncharenko, V.E. Padutov, A.E. Silin // Silvae Genetica. – 1993. – Bd. 42 – Ht. 4/5. – S. 246–258.

Goroshkevich, S.N. Three Russian 5-needle pine species: the status of our knowledge / S.N. Goroshkevich // 4th Conf. Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines. – Tomsk, 2011. – P. 19–20.

Gugerli, F. Chloroplast microsatellites and mitochondrial nad1 intron 2 sequences indicate congruent phylogenetic relationships among Swiss stone pine (*Pinus cembra*), Siberian stone pine (*Pinus sibirica*), and Siberian dwarf pine (*Pinus pumila*) / F. Gugerli, J. Senn, M. Anzidei, A. Madaghiele, U. Büchler, C. Sperisen, G.G. Vendramin // Molecular Ecology. – 2001. – V. 10. – No. 6. – P. 1489–1497.

Guries, R.P. Genetic diversity and population structure in Pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) / R.P. Guries, F.T. Ledig // Evolution. – 1982. V. 36. – No. 2. – P. 387–402.

Hanninen, H. A framework for modelling the annual cycle of trees in boreal and temperate regions / H. Hanninen, K. Kramer // Silva Fennica. – 2007. – V. 41. – No. 1. – P. 167–205.

Heinze, B. A review of research of *Pinus cembra* in Austria, with special reference to the conservation of genetic resources / B. Heinze, K. Holzer // Research in Protected Areas: Conf. Volume of 5th Symp. – Mittersill, 2013. – P. 279–283.

Höhn, M. Variation in the chloroplast DNA of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) reflects contrasting post-glacial history of populations from the Carpathians and the Alps / M. Höhn, F. Gugerli, P. Abran et al. // J. Biogeography. – 2009. – V. 36. – No. 9. – P. 1798–1806.

Hutchins, H.E. The role of birds and mammals in Korean pine (*Pinus koraiensis*) regeneration dynamics / H.E. Hutchins, S.A. Hutchins, B. Liu // *Oecologia*. – 1996. – V. 107. – P. 120–130.

Kang, K.S. Fertility variation among clones of Korean pine (*Pinus koraiensis* S. et Z.) and its implication on seed orchard management / K.S. Kang, D. Lindgren // *Forest Genetics*. – 1999. – V. 6. – No. 3. – P. 191–200.

Khalil, M.A.K. Genetics of cone morphology in Black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P) in Newfoundland, Canada / M.A.K. Khalil // *Silvae Genetica*. – 1984. – Bd. 33. – H. 4/5. – S. 101–109.

Kim, Z.S. Genetic diversity and structure of natural populations of *Pinus koraiensis* (Sieb. et Zucc.) in Korea / Z.S. Kim, S.W. Lee, J.H. Lim // *Forest Genetics*. – 1994. – V. 1. – No.1. – P. 41–49.

Koropachinsky, I.Yu. North Asian Woody Plants. V. 1. *Taxaceae – Rosaceae* / I.Yu. Koropachinsky. – Novosibirsk: Acad. Publ. House «Geo», 2015. – 527 p.

Krüssmann, G. Die Nadelgehölze / G. Krüssmann. – Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey, 1979. – 264 s.

Lanner, R.M. Seed dispersal in *Pinus* / R.M. Lanner // *Ecology and Biogeography of Pinus*. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998. – P. 281–295.

Liedeker, H. Characteristic discolorations of coniferous foliage related to spruce decline in Europe and North America / H. Liedeker, R.M. Klein / *Can. J. Forest Research*. – V. 19. – P. 145–148.

Maley, M.L. Phenotypic variation in cone and needle charactres in *Pinus banksiana* (jack pine) in northwestern Ontario / M.L. Maley, W.N. Parker // *Can J. Bot.* – 1993. – V. 71. – No.1. – P. 43–51.

Mirov, N.T. The Genus *Pinus* / N.T. Mirov. – N.-Y.: Ronald Press, 1967. – 602 p.

Moran, G.F. The origin and genetic diversity of *Pinus radiata* in Australia / C.F. Moran, J.C. Bell // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1987. – V. 73. – P. 616–622.

Mosca, E. The geographical and environmental determinants of genetic diversity for four alpine conifers of the European Alps / E. Mosca, A.J. Eckert, E.A. Di Pierro et al. // *Molecular Ecology*. – 2012. – V. 21. – No. 22. – P. 5530–5545.

Mutke, S. Shoot growth and phenology modelling of grafted Stone pine (*Pinus pinea* L.) in Inner Spain / S. Mutke, J. Gordo, J. Climent, L. Gil / *Ann. Forest Science*. – 2003. – No. 60. – P. 527–573.

Nei, M. Genetic distance between populations / M. Nei // *Amer. Naturalist*. – 1972. – V. 106. – No 949. – P. 283–292.

Nei, M. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations / M. Nei // *Ann. Human Genetics*. – 1977. – V. 41. – No2. – P. 225–233.

Nei, M. Estimation of fixation indices and gene diversities / M. Nei, R.K. Chesser // *Ann. Human Genetics*. – 1983. – V. 47. – Iss. 3. – P. 253–259.

O'Reilly, C. Vegetative phenology in a clonal seed orchard of *Picea glauca* and *Picea mariana* in north-western Ontario / C. O'Reilly, W.H. Parier // *Canad. J. Forest Research*. – 1982. – V.12. – No. – P. 408–413.

Ornstein, L. Disk electrophoresis. I. Background and theory / L. Ornstein // *Ann. N.-Y. Acad. Sci.* – 1964. – V. 121. – P. 321–349.

Petrova, E.A. Study of mitochondrial DNA in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) / E.A. Petrova, M.V. Golubenko, A.G. Popov // 4th Conf. Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines. – Tomsk, 2011. – P. 37–38.

Politov, D.V. Genetic differentiation of Eurasian stone pines: comparative analysis of patterns and factors / D.V. Politov, Yu.S. Belokon, M.M. Belokon, E.A. Mudrik, E.A. Petrova, S.N. Goroshkevich // 4th Conf. Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines. – Tomsk, 2011. – P. 26–27.

Prakash, S. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura* / S. Prakash, R.C. Lewontin, J.L. Hubby // Genetics. – 1969. – V. 61. – P. 841–858.

Pravdin, L.F. Genetics of *Pinus sibirica* Du Tour, *P. koraiensis* Sieb. et Zucc. and *P. pumila* Regel / L.F. Pravdin, A.I. Iroshnikov // Ann. Forestales. – 1982. – No. 9/3. – P. 79–123.

Putenikhin, V. *Pinus sibirica* Du Tour grafted on *Pinus sylvestris* L. in the central part of the South Urals / V. Putenikhin // 4th Conf. Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines. – Tomsk, 2011. – P. 83–84.

Royce, E.B. Mediterranean climate effects. II. Conifers growth phenology across a Sierra Nevada ecotone / E.B. Royce, M.G. Barbour // Amer. J. Botany. – 2001. – V. 88. – No. 5. – P. 911–918.

Shaw, C.R. Starch gel electrophoresis of enzymes: a compilation of recipes / C.R. Shaw, R. Prasad // Biochem. Genetics. – 1970. – No. 4. – P. 297–320.

Smirnova, O.V. Ontogeny of a tree / O.V. Smirnova, A.A. Chistyakova, L.B. Zaugolnova, O.I. Evstigneev, R.V. Popadiouk, A.M. Romanovsky // Ботан. журнал. 1999. Т. 84. – № 12. – С. 8–20.

Stecher, J. Die Zirbe (*Pinus cembra* L.). Beschreibung, Nutzung und Wissenschaftliche Bedeutung / J. Stecher. – München: Grin Verlag GmbH, 2014. – 32 s.

Steffan, A.W. On the delivery and distribution of the chermes in tree nursery in northwestern Germany / A.W. Steffan // Z. Angev. Entomol. – 1970. – V. 65. – No. 3. – P. 345–357.

Swofford, D.L. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics / D.L. Swofford, R.B. Selander // J. Heredity. – 1981. – V. 72. – No 4. – P. 281–283.

Szmidt, A.E. Genetic variation in isolated populations of stone pine (*Pinus cembra*) / A.E. Szmidt // Silvae Fennica. – 1982. V. 16. – No. 2. – P. 196–200.

Takahashi K. Shoot growth chronology of Alpine Dwarf pine (*Pinus pumila*) in relation of shoot size and climatic conditions: a reassessment / K. Takahashi // Polar Bioscience. – 2006. – V. 19. – P. 123–132.

Tani, N. Genetic diversity and differentiation in population of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan / N. Tani, N. Tomaru, M. Araki, K. Ohba // Canad. J. Forest Research. – 1996. – V. 29. – No. 8. – P. 1454–1462.

Vidaković, M. Conifers. Morphology and Variation / M. Vidaković. – Croatia: Graficke Zavod Hrvatske, 1991. – 755 p.

Wu, J.L. [Effects of precipitation and interspecific competition on seedlings growth in Korean pine] / J.L. Wu, M. Wang, F. Lin et al. // Ying Yong Sheng Tai Xue Bao. – 2009. – V. 20. – No. 2. – P. 235–240. [In Korean].

Zhanga, J. Growth and physiological responses to varied environments among populations of *Pinus ponderosa* / J. Zhanga, B.M. Cregg // Forest Ecology and Management. – 2005. – V. 219. – No. 1. – P. 1–12.

Zhao, Guanngyi. Determination about northwestern area limit of *Pinus koraiensis* and the geographic occurrence of *Pinus sibirica* / Zhao, Guanngyi, Hou Aiju. // J. North-East Forest Univ. – 1991. – V. 2. – No. 1. – P. 42–47.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

Изучение морфологических и репродуктивных показателей шишек и семян

Количественные морфологические и репродуктивные признаки генеративных органов (18 метрических, весовых и счетных показателей: параметры шишек, семенных чешуй, семян, ядер) анализировали согласно целому ряду пособий [Некрасова, 1972; Мамаев, 1973; Воробьев и др., 1979; Данченко, Арцимович, 1990; Горошкевич, Хуторной, 1996; Maley, Parker, 1993]. Два из рассматриваемых показателей представляли собой относительные признаки (уровень семификации, или семенная продуктивность шишки; отношение массы ядра к массе семени, или выход ядра). Уровень семификации рассчитывали как процентное отношение числа семян в шишке к удвоенному числу «плодущих», или фертильных семенных чешуй в той же шишке [Горошкевич, Хуторной, 1996]. Ядра извлекали путем медленного сдавливания орешка в миниатюрной металлической струбчине. Метрические и весовые признаки ядра измеряли после полного удаления пленки, покрывающей эндосперм. Каждое ядро разрезали лезвием на две чуть неравные половинки для визуального (с помощью лупы) установления характера развития зародыша.

«Качественные» (непараметрические) признаки генеративных органов. Определяли частоту тех или иных вариантов (морф) признака в выборках: «структуру» шишки, форму шишки, апофиза (щитка) и семени, характер развития семени, степень развития зародыша, наличие-отсутствие полиэмбрионии [Щербакова, 1963; Ирошников, 1964; Некрасова, 1972; Мамаев, 1973; Воробьев и др., 1979; Методические указания..., 1980; Зорина, Кабанов, 1987; ГОСТ, 1998а]. По своей «структуре» шишки подразделяли на нормально сформированные и деформированные [Земкова, 1963; Непомилуева, 1974]; к последним относили в той или иной степени скошенные («потерявшие форму») шишки со слегка смятыми по одной стороне чешуями. При оценке характера развития семян [Некрасова, 1972; Методические указания..., 1980; Зорина, Кабанов, 1987; ГОСТ, 1998а] их распределяли на категории полных семян (с нормально развитым здоровым эндоспермом вне зависимости от степени развития зародыша), поврежденных (с загнившим, заплесневелым, зараженным или деформированным эндоспермом), недоразвитых (с не полностью сформированным эндоспермом) и пустых.

«Сформированность» семян по размеру. Из общего семенного образца была отобрана выемка (в которой оказалось 1226 семян); показатель «сформированности» определяли, устанавливая долю «развитых» семян и соответственно – долю «неразвитых» щуплых семян, длина и ширина которых составляет менее половины размера среднего нормально развитого семени [Некрасова, 1972; ГОСТ, 1977а, 1998а; Горошкевич, Хуторной, 1996].

Степень развития зародыша оценивали по 5-балльной шкале [Щербакова, 1963; Некрасова, 1972; Воробьев и др., 1979]: 0 – зародыш отсутствует, I – зародыш занимает эмбриональное ложе менее чем наполовину, II – занимает ложе наполовину, III – в основном занимает ложе, IV – полностью занимает эмбриональное ложе. Зафиксированные случаи полиэмбрионии классифицировали по следующим типам [Некрасова, 1972]: тип 1 – несколько мелких зародышей в дополнение к одному нормально развитому; тип 2 – два зародыша меньшей, чем в норме, величины (для подтипа 2а характерно расположение двух зародышей в эмбриональном ложе в одну линию друг над другом, для подтипа 2б – в две линии друг подле друга); тип 3 – несколько мелких недоразвитых зародышей.

Определение всхожести семян

При проведении экспериментов использовали ряд методических руководств [Некрасов, 1973; Николаева и др., 1985; Янгутон, Дроздов, 1989; ГОСТ, 1998б; Матвеева, Буторова, 2006]. Лабораторную всхожесть семян урожая 2013 г. устанавливали в 3 вариантах опыта – после 5-ти, 4-х и 3-х месяцев холодной стратификации (каждый опыт в 4-х повторностях по 100 семян на повторность). Во всех случаях семена перед посевом замачивали трое суток в прокипяченной и охлажденной водопроводной воде (со сменой воды через каждые сутки). Посев производили в пластиковые кюветы (кювета = повторность); размер кювет 22,5×13,5×6 см, в днище и крышке кювет были проделаны 3-миллиметровые отверстия для обеспечения воздухо- и влагообмена. Субстратом служил просеянный и прокаленный речной песок средней степени зернистости. Песок увлажняли, семена-орешки помещали в борозды на глубину 1,5 см (10 борозд на кювету, по 10 семян на борозду), присыпали песком и уплотняли. Даты закладки на стратификацию: 5-месячную – 8.XII.2013 г., 4-месячную – 8.I.2014 г., 3-месячную – 9.II.2014 г. Стратификацию осуществляли в условиях холодильника при +4...+7 °С. Выемка кювет из холодильника произведена 12.V.2014 г.; проращивание семян проходило при комнатной температуре.

Для определения грунтовой всхожести семян заложены 2 варианта опыта (в таких же повторностях, см. выше): подзимний посев и весенний посев после 5-месячной стратификации. Подзимний посев производили в кюветы из жесткого пластика («рассадные ящики») размером 59×18,5×12,5 см с отверстиями в днище диаметром 5 мм. Субстрат для посева готовили по методу И.П. Ковтуненко [1955] в нашей модификации. Почвенная смесь включала 2 части дерновой земли (из-под полога взрослых деревьев кедра сибирского), 3 части чернозема, по 1 части торфа и песка (на дно кювет предварительно укладывали 1,5-см слой керамзита). Поверхность почвы в кюветах покрывали просеянными опилками слоем в 1,5 см, в который и заглабливали орешки на глубину 2 см (также в 10 рядов-борозд). Посев выполнен 12.XI.2013 г. в условиях открытой теплицы; кюветы укрывали сверху еловой лапкой и полиэтиленовой решеткой для защиты от мышей. «Еловое» покрытие было снято 12.V.2014 г. Семена, предназначенные для грунтового посева после 5-месячной стратификации, были подготовлены аналогично процедуре, использованной для лабораторного посева. Кюветы были поставлены в холодильник 8.XII.2013 г., а 12.V.2014 г. пересажены в крупногабаритные кюветы с почвенной смесью, выставленные в открытый грунт.

В 2015 и 2016 гг. всхожесть семян урожаев 2014–2015 гг. определяли в 2 вариантах, оказавшихся наилучшими по итогам экспериментов предыдущего года: подзимний грунтовой посев и лабораторный посев после 4-месячной стратификации. Подзимний посев семян урожая 2014 г. произведен 13.XI.2014 г., лабораторный посев семян и постановка на 4-месячную стратификацию – 11.I.2015 г., снятие покрытия с подзимних посевов и выемка кювет с лабораторными посевами из холодильника – 12.V.2015 г. Подзимний посев семян 2015 года сбора выполнен 1.XI.2015 г., лабораторный посев с постановкой на 4-месячную стратификацию – 10.I.2016 г.; «еловое» покрытие с подзимних посевов снято 26.IV.2016 г. (из-за раннего схода снега и установления теплой погоды весной 2016 г.), выемку из холодильника кювет со стратифицированными семенами произвели 10.V.2016 г.

Методика исследования начальных этапов онтогенеза

Изучение онтогенеза проводили на основе «Рекомендаций по изучению онтогенеза интродуцированных растений в Ботанических садах СССР» [1990]. Всходы лабораторных посевов 2014 года (а также 2015 и 2016 годов) в возрасте 45 дней пересаживали из пластиковых кювет с песком в «рассадные» ящики с почвенной смесью. Смесью имела состав, аналогичный описанному в приложении 2, со следующим главным отличием: вместо 1 части торфа было добавлено 3 части рассыпчатого многолетнего перегноя, что обеспечило «рыхлость» субстрата (было взято также 2 части чернозема вместо трех). Проростки аккуратно извлекали из песка, высаживали в подготовленный субстрат в борозды, обжимали и поливали. Всходы грунтовых посевов оставались в ящиках до осени. В конце вегетации все всходы (как «лабораторные», так и «грунтовые») извлекали из ящиков и прикапывали в землю в условиях питомника. В мае-месяце 2014–2016 гг. однолетние сеянцы рассаживали рядами на гряды питомника (почва – серая лесная среднесуглинистая) с добавлением 1 ведра перегноя и 1 ведра песка на квадратный метр.

Несмотря на то, что «лабораторные» и «грунтовые» сеянцы в возрасте одного года пересаживались из кювет в питомник, они вплоть до 3-летнего возраста рассматривались нами в качестве сеянцев, а не саженцев. Это связано с тем, что растения, получаемые в посевных отделениях питомника (что, в общем, соответствует нашему случаю) принято называть сеянцами, и только после пересадки их в школьное отделение – саженцами.

У сеянцев 1–3-летнего возраста определяли целый ряд морфометрических параметров: высоту, длину гипокотилия, количество и длину семядолей, диаметр стебля, длину эпикотилия и годовые приросты, число брахибластов, длину ювенильной и «пучковой» (на брахибластах) хвои, число боковых побегов (II порядка), длину главного корня, количество боковых корней (II порядка), длину наиболее крупного бокового корня и др. [Ширская, 1964; Олисова, 1970; Рекомендации по изучению..., 1990; Матвеева, Буторова, 2001; Пинаева, Данченко, 2009]. Объем выборки по каждой сформированной группе составлял 30 экземпляров для признаков надземной части растений, 20–22 экземпляра – для показателей корневой системы. В последнем случае из гряды питомника аккуратно выкапывали целую, случайно взятую, строчку всходов, проводили измерения всех «подземных» и «надземных» параметров, затем «возвращали» растения на место, но в последующем (в двух- и трехлетнем возрасте) эту «потревоженную» строчку больше не использовали для промеров. Долю ювенильных и иматурных растений (1-, 2- и 3-леток), сформировавших брахибласты и боковые побеги, устанавливали в выборках по 60–360 экземпляров.

У 6-летних иматурных растений, а также 23-летних виргинильных и молодых генеративных растений, наряду с некоторыми уже перечисленными морфометрическими признаками, по годовым приростам осевого побега двух–трех последних лет определяли текущий прирост в высоту (за последний год), среднемноголетний прирост (путем отнесения высоты растения к возрасту), средний прирост за последние 2–3 года и другие параметры (среднемноголетний прирост по диаметру, ширину кроны, высоту до кроны и пр.) [Рекомендации по изучению..., 1990; Матвеева, Буторова, 2001; Blada, 1997].

Фенологические наблюдения, оценка жизнеспособности пыльцы, уровня пыления и «плодоношения»

Фенологические наблюдения проводили согласно «Методике фенологических наблюдений в ботанических садах СССР» [1975] и ряду других рекомендаций [Зайцев, 1981; Hanninen, Kramer, 2007]. Наблюдения вели на интродукционных участках в г. Уфе по 16 фенофазам: Пб_{1,3} – набухание почек и начало роста побегов; Пб₂ – распускание почек; Пб₄ – окончание роста побегов; Ц₁ – начало пыления; Ц₂ – окончание пыления; О₁ – начало одревеснения побегов; О₂ – полное одревеснение; Л₁ – начало обособления хвои; Л₂ – полное обособление хвои; Л₃ – начало осеннего пожелтения хвои; Л₄ – начало опадания хвои, Л₅ – полное опадание хвои; Пл₂ – начало созревания шишек и семян; Пл₃ – полное созревание шишек и семян; Пл₄ – начало опадания шишек с семенами (начало раскрытия шишек и рассеивания семян у сосны обыкновенной). Фенодаты вторичного прироста побегов не фиксировали (на боковых ветвях он был выражен очень слабо). У деревьев на участке «Ботанический сад-плантация» отмечали наличие-отсутствие вторичного прироста центрального (осевого) побега.

Наблюдения проводили 1–2 раза в неделю (в период пыления – 2–3 раза в неделю) на боковых ветвях в нижней трети кроны. Фазы созревания шишек регистрировали также на участке лесных культур Уфимский-1. Фенофазу полного одревеснения побегов фиксировали не только по изменению окраски побега (что у кедровых сосен отслеживается весьма трудно), но и с учетом полной потери побегами состояния «травянистости». В процессе наблюдений определяли также длительность пыления и роста побегов, продолжительность всего периода вегетации.

Ранее при фенологическом изучении древесных растений, в т.ч. хвойных, рекомендовалось в качестве стадии, маркирующей завершение вегетации, использовать фенофазы пожелтения или начала опадания листьев (хвои) [Зайцев, 1981]. Однако оказалось, что у кедра сибирского эти фазы сезонного развития протекают раньше ряда других фенофаз. В связи с этим, продолжительность вегетации вычисляли как разницу между фенодатами полного одревеснения побегов и начала набухания почек. Для биометрической обработки фенологических данных осуществляли пересчет фенодат в число дней от 1 марта [Зайцев, 1981].

Оценку жизнеспособности пыльцы выполняли по методике В.П. Размологова [1964]. С этой целью производили сбор пыльцы в течение 3 лет с деревьев разного возраста. Пыльцу стряхивали из созревших пыльников в простерилизованные пробирки, которые закупоривали ватными пробками и до посева хранили в холодильнике (при температуре +4...+7°C). Питательную среду, чашки Петри, предметные стекла и прочие материалы стерилизовали в автоклаве, инструменты протирали спиртом. В ламинарной установке на предметные стекла стеклянной палочкой наносили каплю агаровой питательной среды, затем (после застывания агара) кисточкой осуществляли посев пыльцы. С целью обеспечения влажности воздушной среды предметные стекла с пыльцой помещали в чашки Петри на фильтровальную бумагу, смоченную стерильной водой. Закрытые чашки Петри оборачивали фильтровальной бумагой и помещали в термостат (при температуре 25°C). Подсчет проросших пыльцевых зерен производили под микроскопом (в 5 полях зрения)

на пятые сутки после посева [Потапов, Султанов, 1973]. К жизнеспособным относили пыльцевые зерна, сформировавшие трубки, длина которых превышала размер самого зерна [Смирнов, 1977].

В 2014 г. при оценке жизнеспособности пыльцы испытывали 4 варианта питательной среды (0,8%-й раствор агара с добавлением сахарозы в концентрациях 5%, 10%, 15% и 20%). Поскольку ранее было показано [Размологов, 1964; Смирнов, 1977], что в отсутствии сахарозы пыльца кедра прорастает очень слабо, контроль (без сахарозы) не использовали. Пыльца была собрана 24 мая 2014 г. с 5 деревьев трех возрастных групп (36, 56 и 74 года; 1, 2 и 2 дерева соответственно); смешением индивидуальных сборов был сформирован общий образец пыльцы, который и анализировался на всех вариантах среды. В 2015–2016 гг. для посева пыльцы (сборы 31 мая 2015 г. и 25–26 мая 2016 г.) использовали один вариант агаровой среды (с 10%-й сахарозой), показавший более высокую эффективность по результатам 2014 г. При этом сбор и посев пыльцы производили отдельно для 4-х возрастных групп: 22–23-летних деревьев (возраст на 2015 и 2016 годы соответственно, 1–2 дерева), 37–38-летних (2 дерева), 57–58-летних (3); 75–76-летних (2). В 2015 г. в качестве дополнительного варианта испытывали смешанный образец пыльцы сбора 2014 г. после одного года хранения в холодильнике. В 2015–2016 гг. отдельно подсчитывали число непроросших и слабо проросших пыльцевых зерен, а также число типично (с одной пыльцевой трубкой) и атипично (с 2 трубками) прорастающих зерен.

Оценку уровня «плодоношения» деревьев проводили по 6-балльной шкале В.Г. Каппера [Шаталов и др., 1982]: 0 – неурожай (шишек нет); I балл – очень слабый урожай (единичные шишки на дереве); II – слабый урожай (незначительное количество шишек в верхней части кроны); III – средний урожай (среднее количество шишек в верхней части кроны и малое в центральной); IV – хороший урожай (шишек много в верхней части кроны и среднее количество в центральной); V – очень хороший урожай (много шишек в верхней и центральной частях кроны шишек, имеются они и в нижней части). Аналогичную шкалу использовали для оценки уровня мужского «цветения» (пыления). «Плодоношение» и пыление деревьев молодого генеративного возраста оценивали путем прямого подсчета генеративных органов в кроне дерева с последующим переводом в баллы по следующей разработанной нами шкале: I балл (1–3 шишечки, или женских «цветка», озимых шишечек, зрелых шишек; 1–5 мужских «цветков», или собраний микростробиллов); II (4–10 шт. и 6–25 шт. соответственно), III (более 10 шт. и более 25 шт. соответственно).

Для оценки «плодоношения» лесных культур использовали модифицированную шкалу Каппера [Шаталов и др., 1982; Наставление по лесосеменному..., 1994]: 0 – неурожай (шишек нет по всему участку); I балл – очень слабый урожай (единичные шишки на отдельных деревьях и/или на поверхности земли); II – слабый урожай (небольшое количество шишек в верхней части кроны на многих деревьях и/или на земле); III – средний урожай (среднее количество шишек в верхней части кроны на многих деревьях и/или на земле); IV – хороший урожай (шишек много в верхней части кроны у многих деревьев и/или на земле); V – очень хороший урожай (много шишек у всех деревьев в насаждении и/или под пологом леса). Каждый участок лесных культур получал один из указанных баллов, а также минимальный и максимальный баллы «плодоношения» отдельных деревьев в насаждении.

Характеристика габитуальных показателей деревьев, таксационные описания лесных культур, учет возобновления

Определяли следующие габитуальные показатели деревьев на интродукционных участках в г. Уфе: высоту, диаметр ствола, ширину кроны, расстояние от земли до кроны, форму и густоту кроны, искривленность ствола, у деревьев младших возрастов – текущий и среднемноголетний приросты по высоте и диаметру ствола и другие [Мамаев, 1973; Методы изучения лесных..., 2002].

Для изучения морфологических особенностей побегов кедра сибирского различного типа сексуализации (вегетативных, или ростовых; вегетативно-генеративных женского типа, или женских; вегетативно-генеративных мужского типа, или мужских) [Воробьев и др., 1989] использовали следующую процедуру. На крупных боковых ветвях (побегах II порядка) определяли такие показатели как средний годичный прирост в длину за последние 4–5 лет, число брахибластов на приростах последних трех лет (в т.ч. в пересчете на 1 см прироста), число побегов III порядка, сформировавшихся за последние 5 лет, длину и ширину хвои, длину и ширину терминальной почки, диаметр побега последнего года роста, продолжительность жизни хвои [Мамаев, 1973; Воробьев и др., 1989; Федорова, Никольская, 2001; Абрарова и др., 2011; Maley, Parker, 1993]. Ветви длиной 50-60 см срезали с освещенной стороны нижней трети кроны деревьев.

На интродукционных участках зрелого генеративного возраста в г. Уфе (Санаторий «Зеленая роща» и «Ботанический сад-аллея») побеги разного типа сексуализации брали с 9-10 деревьев. Материал собирали также на 14 участках лесных культур в Башкирском Предуралье и на Южном Урале; при этом образцы ветвей заготавливали с 30 деревьев на каждом участке. Поскольку побеги мужского типа в образцах из насаждений встречались редко, в лесных культурах анализировали только морфологические признаки вегетативных и женских побегов. Всего в лесных культурах по биоморфологическим признакам было проанализировано 224 женских и 196 вегетативных побегов. Материал в лесных культурах был собран осенью 2014 г., на участках в г. Уфе – осенью 2016 г.

В процессе таксационного описания лесных культур [Лесотаксационный справочник, 1980; Анучин, 1982; Дроздов, Янгутов, 1984; Вересин и др., 1985; Алексеев, 1989; Методы изучения лесных..., 2002; Путенихин, 2008] на каждой пробной площади осуществляли сплошной пересчет деревьев с распределением их по ступеням толщины, а также по категориям товарности, селекционной ценности и жизненного состояния. Определяли следующие таксационные показатели насаждений: состав древостоя, среднюю высоту и средний диаметр ствола, бонитет, полноту, запас древесины, густоту деревьев.

При описании лесорастительных условий характеризовали тип почвы (мощность верхних почвенных горизонтов, механический состав и влажность почвы), тип условий местопроизрастания (ТУМ), проективное покрытие и виды-доминанты травяного яруса, а также подлеска (кустарникового яруса), тип леса, наличие-отсутствие возобновления хвойных пород под пологом древостоя [Лесотаксационный справочник, 1980; Редько и др., 1985; Методы изучения лесных..., 2002; Мукатанов, 2002].

С целью определения первоначальной густоты посадки культур на пробных площадях измеряли среднее расстояние между рядами и между деревьями в рядах (гнездах, площадках). В пределах ряда подбирали и промеряли участки, где деревья сохранили близкое стояние, вероятно, отражающее характер их размещения при закладке культур: в результате получали расчетную схему междурядий/рядов и вычисляли примерную густоту посадки в пересчете на гектар. Определяли также фактическую густоту культур на момент таксационного описания – общую (с учетом деревьев всех пород) и частную (с учетом только хвойных пород). Отношение показателей частной фактической густоты и исходной густоты посадки давало процентный показатель сохранности/отпада растений за весь период существования культур.

При оценке товарных качеств выделяли деловые стволы (с длиной деловой части на менее 1/3 длины ствола), полуделовые (с деловой частью 2–6 м) и «дровяные» (деловая часть ствола менее 2 м); класс товарности насаждения определяли по запасу древесины деловых стволов (I класс – выход деловой древесины 81% и выше, II – 61–80%, III – до 60%) [Анучин, 1982; Лесотаксационный справочник, 1980].

При селекционной оценке деревья распределяли на минусовые (низкокачественные по всем габитуальным показателям), нормальные средние (типичные), нормальные лучшие (высокорослые прямоствольные деревья с диаметром ствола, не менее чем на 20% превышающем средний диаметр ствола в насаждении), плюсовые или условно плюсовые деревья (господствующие по высоте и диаметру ствола прямоствольные деревья с высокоподнятой кроной и полным очищением подкроновой части ствола от сучьев) [Вересин и др., 1985; Путенихин, 2008]. Итоговая селекционная характеристика насаждения базировалась на следующей шкале: «плюсовое» насаждение (плюсовых и нормальных лучших деревьев вместе 20% и более), «минусовое» (минусовых деревьев более 50–75% в зависимости от полноты), «нормальное» (занимающее промежуточную позицию).

Естественное возобновление (семенное самовозобновление) кедра сибирского под пологом лесных культур оценивали путем учета количества самосева (в возрасте 1–5 лет) и подроста (старше 5 лет) на каждой пробной площади с последующим пересчетом на гектар. Для оценки естественного семенного самовозобновления под пологом лесных культур определяли численность самосева (в возрасте 1–5 лет) и подроста (6 лет и старше) [Аношин, 1976; Методы изучения лесных..., 2002]. С этой целью проводили сплошной пересчет семян по возрастам, последовательно обходя пробную площадь вдоль каждого междурядья (1-е междурядье – вперед, 2-е – назад, 3-е – вперед и т.д.). При наличии большого количества самосева его подсчет производили на одной трети пробной площади. Оценка успешности возобновления кедра сибирского проводили по модифицированной шкале В.Г. Нестерова [Аношин, 1976; Рязанова, Путенихин, 2012]: хорошее возобновление – общая численность благонадежного самосева и подроста более 10 тыс. шт./га; удовлетворительное – 5–10 тыс. шт./га; слабое – 3–5 тыс. шт./га; плохое – 1–3 тыс. шт./га; единичное – менее 1 тыс. шт./га.

Генетический анализ

Для оценки генетического разнообразия кедра сибирского в лесных культурах использовали метод изоферментного анализа. Объем рэндомной выборки на каждом участке составил 28–32 дерева; образцы хвои брали на высоте 4–5 м с освещенной стороны кроны. Образцы транспортировали в переносном автохолодильнике и до проведения анализа сохраняли в морозильной камере. Проанализированы генотипы 431 взрослого дерева.

В качестве молекулярно-генетических маркеров использовали аллозимы (изоферменты) аспаратаминотрансферазы (ААТ, КФ 2.6.1.1), глутаматдегидрогеназы (GDH, 1.4.1.2), кислой фосфатазы (АСР, 3.1.3.2), лейцинаминопептидазы (LAP, 3.4.11.1), малатдегидрогеназы (MDH, 1.1.1.37), 6-фосфоглюконат-дегидрогеназы (6-PGD, 1.1.1.44) и шикиматдегидрогеназы (SKDH, 1.1.1.25) – ферментных систем, наиболее часто применяемых в исследованиях природных популяций хвойных видов Южного Урала [Шигапов и др., 1998; Янбаев и др., 1997; Путенихин и др., 2004; Шигапов, 2005]. Генетический контроль использованных ферментов подробно описан в литературе [Крутовский и др., 1987, 1988; Политов и др., 1989; Подогас и др., 1991б; Гончаренко и др., 1992]. Локусы и аллели обозначали согласно номенклатуре С. Пракаша с соавт. [Prakash et al., 1969]. Для удобства анализа аллели нумеровали также арабскими цифрами по мере уменьшения электрофоретической подвижности аллельных вариантов.

При проведении работы использовали метод электрофоретического разделения ферментов из экстрактов хвои с последующим гистохимическим выявлением аллозимов [Корочкин и др., 1977; Гончаренко и др., 1989; Davis, 1964; Ornstein, 1964]. Экстрагирующий буфер (0,1 М трис-НСl, pH 8,0) включал 20% сахарозы, 0,5 г диэтилдитиокарбомата натрия, 1 г растворимого поливинилпирролидона, 1 г аскорбиновой кислоты, 0,5 мл 2-меркаптоэтанола. При гомогенизации хвои в экстрагирующий буфер добавляли нерастворимый поливинилполипирролидон в соотношении 1:1 к навеске хвои. После гомогенизации экстракт центрифугировали 15 минут при 12000 оборотах в минуту. Электрофорез проводили в вертикальных пластинах с 7,5%-м полиакриламидным разделяющим гелем (pH=8,9) в трис-глициновом электродном буфере (pH 8,3). Ниже (в первой таблице) приведены составы растворов для приготовления нижнего (разделяющего) и верхнего (концентрирующего) гелей, а также электродного буфера. Гистохимическое выявление изоферментов в гелях после электрофореза осуществляли по стандартным методикам [Корочкин и др., 1977; Гончаренко и др., 1989; Shaw, Prasad, 1970] с нашими модификациями (см. ниже вторую таблицу).

Анализировали следующие стандартные показатели генетического разнообразия: состав и частоту встречаемости аллелей, среднее число аллелей на локус (A), долю полиморфных локусов по 99%-му критерию (P_{99}), наблюдаемую и ожидаемую гетерозиготность (H_o и H_e соответственно), F – коэффициент инбридинга в популяции, коэффициент инбридинга особи относительно популяции (F_{IS}) и вида (F_{IT}), показатель межвыборочного разнообразия (F_{ST}), или коэффициент инбридинга популяции относительно вида [Chakraborty, 1974; Nei, 1977; Guries, Ledig, 1982; Nei, Chesser, 1983]. Для количественной оценки генетических различий насаждений вычисляли генетические расстояния Нея (D) [Nei, 1972].

Приложения

Состав растворов для приготовления гелевых пластин и электродного буфера

Нижний (разделяющий) гель (в расчете на 100 мл)			
Раствор № 1	Раствор № 2	Раствор № 3	
Трис* – 18,3 г ТЭМЭД** – 0,115 мл HCl (довести pH раствора до 8,9)	Акриламид – 30 г Метилен-бисакриламид – 0,8 г	Персульфат аммония – 0,14 г	
Для полимеризации нижнего геля растворы смешиваются в соотношении (по объему) 1 : 1 : 2			
Верхний (концентрирующий) гель (в расчете на 100 мл)			
Раствор №4	Раствор №5	Раствор №6	Раствор №7
Трис – 5,7 г ТЭМЭД – 0,46 мл HCl (довести pH раствора до 6,9)	Акриламид – 10 г Метилен-бисакриламид – 2,5 г	Рибофлавин – 4 мг	Сахароза – 20 г
Для полимеризации верхнего геля растворы смешиваются в соотношении (по объему) 1 : 2 : 1 : 4 и пластины выставляются на свет			
Электродный буфер концентрированный (в расчете на 1000 мл)			
Глицин – 28,8 г Трисом pH доводится до 8,3. Перед применением разбавляется в 10 раз.			

Примечание. * Трис – трис-(оксиметил)-аминометан; ** ТЭМЭД – тетраметил-этилен-диамин.

Составы инкубационных сред для гистохимического выявления изоферментов

Фермент	Буфер	Субстрат	Остальные компоненты
ААТ	0,1 М Трис-HCl, pH 8,0	L-аспарагиновая кислота – 150 мг; α -Кетоглутаровая кислота – 80 мг	Пиридоксаль-5-фосфат – 5 мг; Прочный синий ББ соль – 50 мг
MDH	0,1 М Трис-HCl, pH 8,0	1 М Малат натрия, pH 7,0 – 2 мл	НАД – 20 мг; МТТ – 10 мг, ФМС – 3 мг
LAP	0,1 М Трис-малеиновый, pH 5,4	L-Лейцин- β -нафтиламид – 8 мг	Прочный черный К соль – 15 мг
GDN	0,1 М Трис-HCl, pH 8,0	L-глутаминовая кислота – 500 мг	НАД – 20 мг; МТТ – 10 мг, ФМС – 3 мг
6-PGD	0,1 М Трис-HCl, pH 8,0	6-Фосфоглюконат-натрия – 8 мг	НАДФ – 20 мг; МТТ – 10 мг, ФМС – 3 мг
SKDH	0,1 М Трис-HCl, pH 8,0	Шикимовая кислота – 8 мг	НАДФ – 20 мг; МТТ – 10 мг, ФМС – 3 мг
ACP	0,1 М Ацетатный, pH 4,7	α -Нафтилфосфат натрия – 25 мг	Прочный черный К соль – 15 мг

Примечание. В расчете на 100 мл раствора для окрашивания двух пластин геля 120×120×1 мм); МТТ – 3-(4, 5-диметилтиазолил 1-2) 2, 5-дифенил-тетразолий; НАД – никотинамид-аденин-динуклеотид; НАДН – восстановленная форма никотинамид-аденин-динуклеотида; НАДФ – никотинамид-аденин-динуклеотид-фосфат; ФМС – феназинметасульфат.

Оценка интродукционной устойчивости

Зимостойкость кедра сибирского оценивали на основе 7-балльной шкалы [Методика фенологических..., 1975; Лапин и др., 1979; Aitken, Hannerz, 2001]: балл I – растения не обмерзают, II–IV – в порядке увеличения степени обмерзания побегов и надземной части, VII – полное вымерзание растения.

Оценку степени поражения вегетативных и генеративных органов деревьев насекомыми-вредителями проводили по следующей шкале [Справочник по защите леса..., 1980; Кривец, Коровинская, 2009], модифицированной нами применительно к объектам исследования: класс 0 – нет (признаки поражения отсутствуют), 1 – очень слабое (незначительные проявления жизнедеятельности насекомых-вредителей), 2 – слабое (поражены отдельные участки побегов и/или шишек), 3 – среднее (поражены отдельные побеги и/или шишки до половины числа семенных чешуй), 4 – сильное (поражена значительная часть побегов и семенных чешуй шишек). Относительную заселенность определяли как процент проб (особей, шишек), содержащих вредителя или продукты его жизнедеятельности; устанавливали также средний класс поражения. На интродукционном участке «Ботанический сад-плантация» в 2016 г. определяли также повреждения верхушки дерева насекомыми (сибирским хермесом) по следующей шкале: здоровая верхушка, ослабленная, отмирающая (усыхающая), погибающая (усыхающая) [Методы изучения лесных..., 2002]. Здесь же фиксировали случаи «перевершинивания» за последние 10 лет – смены лидирующего верхушечного побега, погибшего под действием хермеса, боковой ветвью, что маркируется выраженным искривлением стволика в области мутовки (иногда и остатком погибшего побега).

Продолжительность жизни хвои в кроне устанавливали на боковых ветвях путем подсчета числа последовательных годовых приростов, на которых присутствует живая хвоя [Методы изучения лесных..., 2002]. Показатель определяли на всех интродукционных участках в г. Уфе, а также на 14 участках лесных культур в Башкирском Предуралье и на Южном Урале, при этом образцы ветвей заготавливали с 30 деревьев на каждом участке. Материал в лесных культурах был собран осенью 2014 г., на участках в г. Уфе – осенью 2016 г.

Определяли процент приживаемости и сохранности 2–3-летних сеянцев, выращенных в 2014–2016 гг. [Ширская, 1964; Олисова, 1970; Пинаева, Данченко, 2009]. Приживаемость устанавливали для всходов лабораторного посева после пересадки их в кюветы с грунтом в возрасте 45 дней (в конце года), а также для двухлеток лабораторного и грунтового посевов после пересадки однолетних сеянцев в питомник. Сохранность определяли для всходов грунтового посева (в конце года), а также для 3-летних сеянцев лабораторного и грунтового посевов в условиях питомника. После перезимовки устанавливали также долю сеянцев с признаками неинфекционного полегания побегов и выжимания корневой системы.

Жизненное состояние деревьев и насаждений оценивали по морфологическим признакам кроны и листьев, выделяя следующие категории деревьев: здоровые (без признаков ослабления; дефолиация, усыхание скелетных ветвей и дехромация хвои составляют не более 10%), ослабленные (повреждения составляют до 30% хотя бы по одному признаку, либо при суммарном повреждении в 30% по совокупности

признаков), сильно ослабленные (то же до 60%), отмирающие (дефолиация кроны 75–80%, усыхание ветвей – более 70%, хвоя хлоротична и некротизирована), сухойстой [Алексеев, 1989; Методы изучения лесных..., 2002; Liedeker, Klein, 1988]. Показатель относительного жизненного состояния (ОЖС) рассчитывали 2 способами [Алексеев, 1989]: по численности деревьев разных категорий жизненности (на интродукционных участках в г. Уфе) и по запасу древесины деревьев этих категорий (в лесных культурах). Величина ОЖС, равная 80% и более, характеризует насаждение (группу деревьев) как «здоровое», 50–79% – «ослабленное», 20–49% – «сильно ослабленное», менее 20% – отмирающее, или деградированное [Алексеев, 1989].

Для оценки угрозы (вероятности) гибели сильно ослабленных деревьев в г. Уфе применяли «систему штрафных очков» [Берриман, 1990], модифицированную нами следующим образом: к числу градаций состояния по длине хвои был добавлен пункт «хвоя нормальная или близкая к нормальной, с достоверной разницей между верхней (хвоя короче) и нижней (хвоя длиннее) частями кроны» (см. также прил. 43). По сумме штрафных очков в этой системе выделяют следующие категории угрозы: низкая (I степени – 0 штрафных очков, II степени – 1–4, III – 5–7); высокая (IV степени => 8 штрафных очков).

Показатель ОЖС и формулу его расчета [Алексеев, 1989] использовали также для оценки жизненного состояния 2–6-летних сеянцев и саженцев, при этом растения по своей жизненности дифференцировали на те же группы: здоровые, ослабленные (с наличием хлороза хвои слабой или средней степени), сильно ослабленные (с сильным хлорозом хвои, уменьшением размеров), отмирающие (с сильным хлорозом и некрозом хвои, снижением размеров, утончением стебля, сильным полеганием стебля), погибшие.

Интегральную оценку жизнеспособности и перспективности интродукции кедра сибирского на интродукционных участках в г. Уфе проводили согласно методике, предложенной П.И. Лапыным и С.В. Сидневой [1973]. Вид оценивали по следующим показателям: степень одревеснения побегов (100% – 20 баллов, 75% – 15, 50% – 10, 25% – 5, 5% – 1); группа зимостойкости (I – 25 баллов, II – 20, III – 15, IV – 10, V – 5, VI – 3, VII – 1); природная форма роста (сохраняется – 10 баллов, восстанавливается – 5, не восстанавливается – 1); побегообразовательная способность (высокая – 5 баллов, средняя – 3, низкая – 1); прирост в высоту (ежегодный – 5, не ежегодный – 2); развитие генеративной сферы (семена созревают – 25 баллов, не созревают – 20, растения «цветут», но не «плодоносят» – 15, не «цветут» – 1); размножение в культуре (самосев – 10 баллов, искусственный посев – 7, естественное вегетативное размножение – 5, искусственное вегетативное размножение – 3, повторное привлечение растений извне – 1). В итоге участки относили к одной из следующих групп перспективности интродукции (ГПИ): I – наиболее перспективные (получившие 91–100 баллов), II – перспективные (76–90), III – менее перспективные (61–75), IV – малоперспективные (41–60), V – неперспективные (21–40), VI – непригодные (5–20).

Для характеристики интродукционной устойчивости кедра сибирского на интродукционных участках в г. Уфе, в дополнение к изложенной выше процедуре оценки перспективности интродукции, применяли шкалу Н.В. Трулевич [1991], детализированную нами по составляющим ее показателям (см. ниже в скобках). Методика основана на оценке сохранения растениями вида природной фенологической ритмики

(сохраняется / не сохраняется), естественных темпов онтогенеза (сохраняются / не сохраняются), жизненной формы (сохраняется / восстанавливается после нарушения / не восстанавливается), возможности прохождения полного цикла развития побегов (цикл полный / неполный), способности к семенному размножению («плодоносит» и возобновляется семенным путем / «плодоносит» регулярно, но не возобновляется / «плодоносит» слабо / только «пылит» / не «цветет»), степени жизненного состояния насаждений или групп деревьев (здоровое / ослабленное / сильно ослабленное / деградированное). В результате участки растения распределяли по 4 категориям интродукционной устойчивости (КИУ) [Трулевич, 1991; Рязанова, Путенихин, 2012] с учетом наших собственных дополнений: А – высокоустойчивые (при снижении оценки на один пункт не более чем по одному показателю), Б – устойчивые (при снижении оценок на один пункт по 2 показателям), В – слабоустойчивые (по 3–4 показателям или по 2–3 показателям со снижением оценки на 2–3 пункта), Г – неустойчивые (при значительном снижении оценок по большинству показателей).

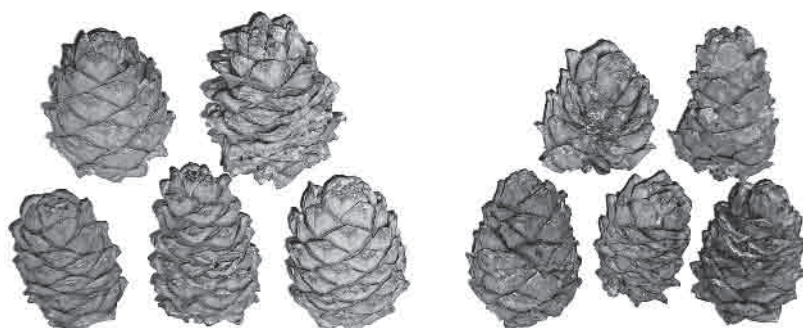
Для выделения «лучших» в таксационно-лесоводственном и селекционно-генетическом отношении участков лесных культур составляли таблицу, в которой «плюсами» отмечали участки с наилучшими показателями: по высоте деревьев, диаметру ствола, запасу древесины; по уровню «плодоношения» (участки со средним баллом 1,5 и выше); по степени возобновления (2 градации – участки с наличием возобновления до 2000 шт./га и более 2000 шт./га в среднем); по товарности (участки I-II классов товарности); по селекционной ценности (участки с наличием нормальных лучших деревьев); по уровню генетического разнообразия (участки с наблюдаемой гетерозиготностью 0,140 и выше); по жизненному состоянию (участки «здорового» жизненного состояния) [Путенихин и др., 2004]. К наилучшим относили участки, получившие наибольшее число «плюсов».

Основные количественные показатели семян кедра сибирского разных лет урожая

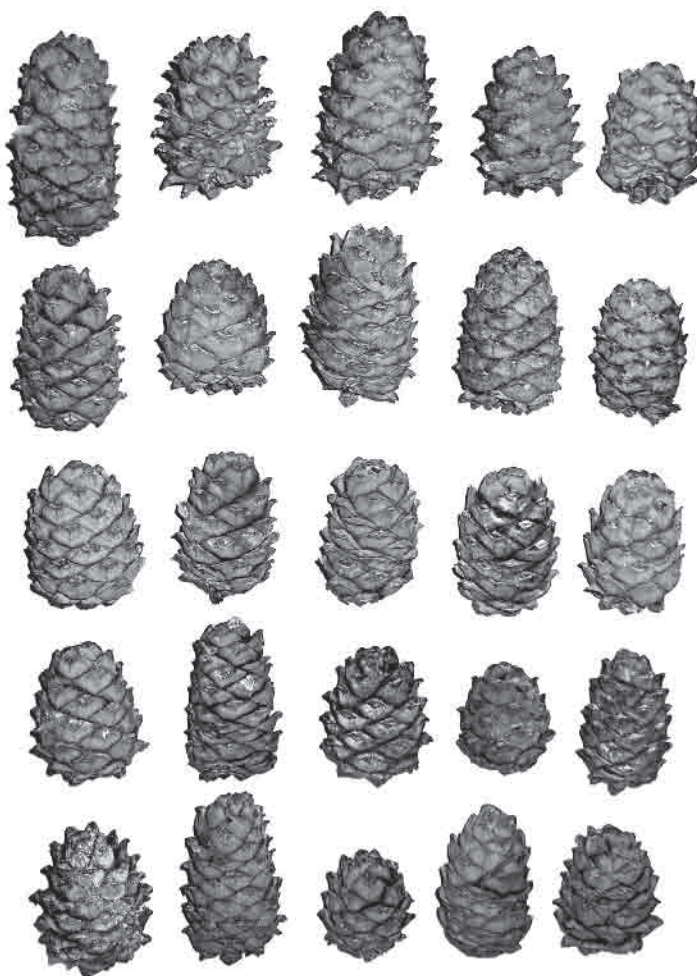
Признак	2013		2014		2015		2016	
	Среднее / пределы	CV, %	Среднее / пределы	CV, %	Среднее / пределы	CV, %	Среднее / пределы	CV, %
Длина семени, мм	10,71±0,043 (а)* 8,2–13,4	8,3	10,54±0,105 (аб) 8,1–13,4	9,9	10,37±0,069 (б) 8,3–12,3	6,7	10,62±0,078 (а) 9,1–12,7	7,3
Ширина семени, мм	7,55±0,042 (а) 5,1–10,3	11,1	7,76±0,102 (а) 5,0–10,3	13,2	7,26±0,093 (б) 5,1–11,7	12,8	7,68±0,080 (а) 5,9–10,5	10,4
Толщина семени, мм	6,09±0,039 (а) 3,5–8,6	12,8	6,36±0,095 (б) 4,5–9,4	14,9	5,84±0,078 (в) 3,7–10,2	13,3	6,61±0,061 (г) 4,9–8,4	9,2
Масса одного семени, г	0,209±0,0035 (а) 0,074–0,445	32,9	0,175±0,0061 (б) 0,069–0,384	35,2	0,169±0,0063 (б) 0,058–0,356	36,5	0,215±0,0031 (а) 0,087–0,385	26,9

Примечание. * Средние арифметические значения признаков, не имеющие одних и тех же букв в круглых скобках (а, б, в, г), статистически достоверно различаются между собой хотя бы на 5%-м уровне значимости.

Зрелые шишки кедр сибирского



Нормальные по структуре (слева) и в той или иной степени деформированные (справа) шишки



Морфологическое разнообразие шишек

Масса 1000 семян кедрового в 2013–2016 гг.

Дата измерения массы семян	Масса 1000 семян, г				
	Повторности				Среднее
	1	2	3	4	
<i>Семена урожая 2013 г. (сбор шишек 30.IX – 3.X.2013 г.)</i>					
9.XI.2013 г. по ГОСТ	–	–	–	–	205,584
9.XI.2013 г.	205,921	214,801	205,636	209,490	208,962
6.XII.2013 г.	204,728	199,466	222,327	198,157	206,170
<i>В среднем</i>	–	–	–	–	206,905
8.XI.2014 г. по ГОСТ (после одного года хранения)	–	–	–	–	205,143
8.XI.2014 г. (после одного года хранения)	212,004	204,224	205,775	201,736	205,935
<i>В среднем (после одного года хранения)</i>	–	–	–	–	205,539
30.X.2015 г. по ГОСТ (после двух лет хранения)	–	–	–	–	204,204
30.X.2015 г. (после двух лет хранения)	188,442	214,423	186,876	223,372	203,278
<i>В среднем (после двух лет хранения)</i>	–	–	–	–	203,741
<i>Семена урожая 2014 г. (сбор шишек 24.IX.2014 г.)</i>					
8.XI.2014 г. по ГОСТ	–	–	–	–	175,044
8.XI.2014 г.	179,954	174,075	165,677	173,054	173,190
8.I.2015 г.	177,029	177,501	182,222	153,960	172,678
<i>В среднем</i>	–	–	–	–	173,637
<i>Семена урожая 2015 г. (сбор шишек 21.IX.2015 г.)</i>					
30.X.2015 г. по ГОСТ	–	–	–	–	168,443
30.X.2015 г.	167,941	171,885	177,169	162,075	169,768
7.I.2016 г.	162,076	181,084	164,152	163,127	167,610
<i>В среднем</i>	–	–	–	–	168,607
<i>Семена урожая 2016 г. (сбор шишек 30.VIII.2016 г.)</i>					
30.IX.2016 г. по ГОСТ	–	–	–	–	213,892
30.IX.2016 г.	213,758	208,526	213,175	220,851	214,078
10.X.2016 г.	212,403	216,081	215,494	208,843	213,205
<i>В среднем</i>	–	–	–	–	213,725

Всхожесть семян кедра сибирского в 2015 г. (урожай семян 2014 г.)

Вариант посева	Повтор- ность	Всхожесть, %		
		на 7-й день*	на 20-й день	на 45-й день
<i>Лабораторная</i>				
После 4-месячной стратификации, семена урожая 2014 г.	1	5	28	40
	2	1	23	35
	3	3	35	40
	4	1	21	25
	<i>В среднем</i>	–	2,5	26,8
После 4-месячной стратификации, семена урожая 2013 г. (после одного года хранения)	1	1	30	34
	2	3	35	38
	3	1	19	25
	4	3	21	24
	<i>В среднем</i>	–	2,0	26,3
<i>Грунтовая</i>				
Подзимний посев семян урожая 2014 г.	1	15	27	29
	2	9	23	27
	3	6	19	22
	4	5	14	17
	<i>В среднем</i>	–	8,8	20,8
Подзимний посев семян урожая 2013 г. (после одного года хранения)	1	4,0	16,0	18,0
	2	5,0	18,0	21,0
	3	9,0	29,0	30,0
	4	11,0	31,0	35,0
	<i>В среднем</i>	–	7,3	23,5

Примечание. * Энергия прорастания.

Всхожесть семян кедра сибирского в 2016 г. (урожай семян 2015 г.)

Вариант посева	Повторность	Всхожесть, %		
		на 7–15-й день*	на 20–30-й день	на 45–60-й день
<i>Лабораторная</i>				
После 4 месячной стратификации, семена урожая 2015 г.	1	1	3	5
	2	0	2	4
	3	4	5	7
	4	0	1	3
	<i>В среднем</i>	–	1,3	2,7
После 4-месячной стратификации, семена урожая 2013 г. (после двух лет хранения)	1	0	4	9
	2	0	1	3
	3	0	3	5
	4	0	1	4
	<i>В среднем</i>	–	0	2,3
<i>Грунтовая</i>				
Подзимний посев семян урожая 2015 г.	1	7	12	13
	2	5	9	10
	3	5	9	11
	4	3	7	9
	<i>В среднем</i>	–	5,0	9,3
Подзимний посев семян урожая 2013 г. (после двух лет хранения)	1	0	1	3
	2	0	3	5
	3	0	3	5
	4	0	4	8
	<i>В среднем</i>	–	0	2,8

Примечание. * Энергия прорастания.

Рост всходов кедр сибирского, выращенных в лабораторном посеве в 2014 г.

Признак	Возраст всходов*					Поздние всходы на конец вегетации***
	20 дней	45 дней	3 месяца	5 месяцев**		
Высота всходов (длина стебля), см	4,22±0,174	7,64±0,152	8,53±1,129	8,78±0,201		4,70±0,158
Длина гипокотыля, см	4,22±0,174	7,64±0,152	8,06±1,068	8,28±0,213		4,34±0,168
Диаметр стебля, мм	1,52±0,030	1,73±0,023	1,85±0,033	1,92±0,028		1,80±0,040
Число семядолей, шт.	10,47±0,374	11,07±0,209	11,05±0,233	11,09±0,214		10,70±0,231
Длина семядолей, см	2,72±0,082	3,09±0,066	3,16±0,075	3,18±0,079		2,94±0,091
Длина ювенильной хвои, см	0,70±0,047	1,19±0,051	1,25±0,049	1,40±0,054		1,20±0,067
Длина «вторичного» прироста (эпикотыля), мм	0	0	1,83±0,089	1,87±0,092		0,97±0,064
Число верхушечных почек, шт.	0	0	1,37±0,091	1,52±0,099		1,13±0,074
Длина терминальной почки, мм	–	–	2,89±0,097	3,04±0,104		2,67±0,093
Ширина терминальной почки, мм	–	–	1,28±0,038	1,40±0,039		1,31±0,033
Доля всходов, сформировавших брахибласты, %	0	0	15,0	41,7		23,3
Число брахибластов****, шт.	0	0	0,15±0,046 (0-1) 1,0	0,87±0,129 (0-4) 2,08±0,166		0,30±0,097 (0-2) 1,29±0,184
Длина хвои на брахибластах, см	–	–	1,17±0,054	1,87±0,087		1,16±0,152
Длина главного корня, см	4,96±0,232	6,38±0,271	9,70±0,586	9,69±0,295		8,55±0,396
Число боковых корней, шт.	0,50±0,009	1,93±0,279	10,33±2,848	13,17±0,671		10,60±0,707
Длина крупного бокового корня, см	0,10±0,022	0,57±0,047	1,79±1,300	3,62±0,423		2,35±0,216
Доля всходов, сформировавших корни III порядка, %	–	–	–	56,7		16,6

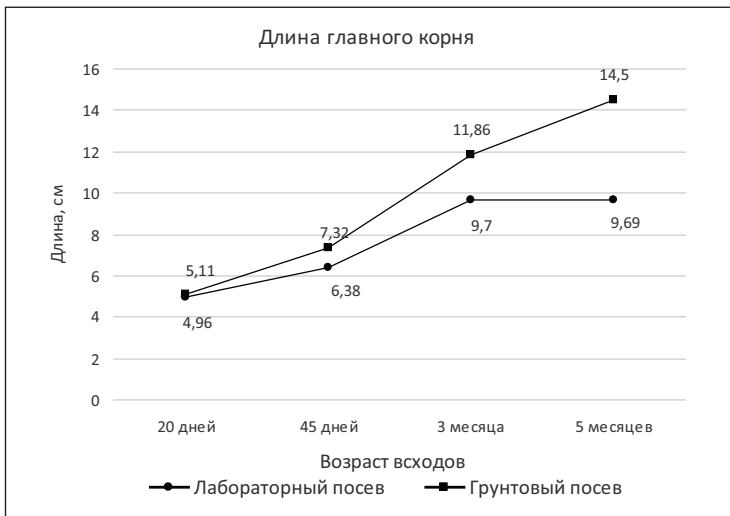
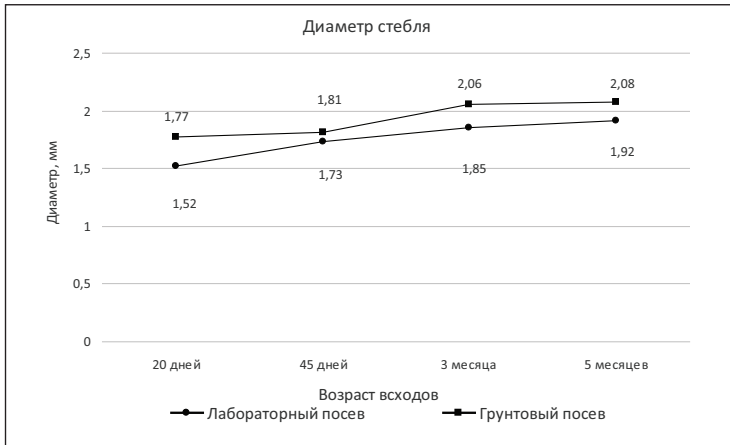
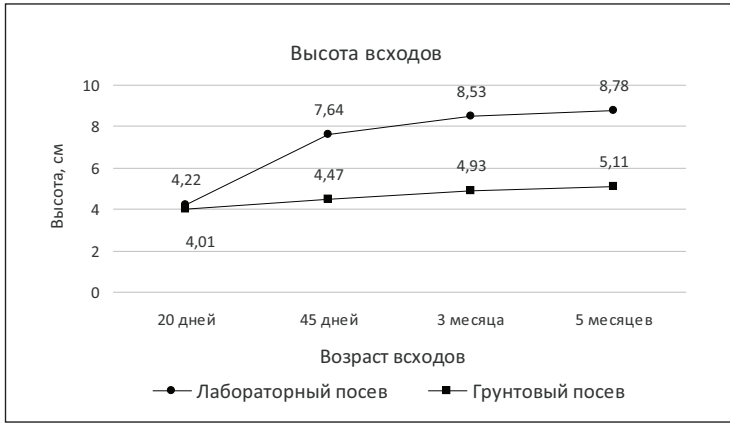
Примечание. * В возрасте 45 дней «лабораторные» всходы пересажены в кюветы с почвенным субстратом и выставлены в открытую теплицу; ** Конец вегетации; *** Параметры поздно взошедших всходов на момент окончания вегетации; **** В скобках – пределы, ниже – среднее число брахибластов в пересчете на количество семян, сформировавших брахибласты.

Рост всходов кедрового сибирского в 2014 г. при грунтовом посеве

Признак	Возраст всходов				
	20 дней	45 дней	3 месяца	5 месяцев*	
Высота всходов (длина стебля), см	4,01±0,087	4,47±0,077	4,93±0,095	5,11±0,076	
Длина гипокотиля, см	4,01±0,087	4,21±0,112	4,26±0,114	4,41±0,105	
Диаметр стебля, мм	1,77±0,031	1,81±0,027	2,06±0,024	2,08±0,041	
Число семядолей, шт.	11,57±0,259	11,51±0,206	11,65±0,170	11,62±0,215	
Длина семядолей, см	3,29±0,076	3,23±0,074	3,38±0,052	3,44±0,107	
Длина ювенильной хвои, см	0,55±0,045	1,20±0,055	1,40±0,043	1,42±0,055	
Длина «вторичного» прироста (эпикотиля), мм	0	2,57±0,146**	1,66±0,088	1,65±0,081	
Число верхушечных почек, шт.	0	0	1,07±0,073	1,17±0,062	
Длина терминальной почки, мм	-	-	5,01±0,091	5,39±0,088	
Ширина терминальной почки, мм	-	-	2,38±0,045	2,47±0,040	
Доля всходов, сформировавшихся брахибласты, %	0	0	6,7	28,3	
Число брахибластов***, шт.	0	0	0,13±0,048 (0-2)	0,20±0,065 (0-4)	
Длина хвои на брахибластах, см	-	-	1,50±0,189	1,64±0,278	
Длина главного корня, см	5,11±0,277	7,32±0,413	2,57±0,566	3,06±0,412	
Число боковых корней, шт.	0,91±0,104	10,30±0,732	11,86±0,816	14,50±0,532	
Длина крупного бокового корня, см	0,15±0,041	1,75±0,107	15,71±1,116	17,27±0,479	
Доля всходов, сформировавших корни III порядка, %	-	-	9,07±0,466	13,12±0,757	
			-	100,0	

Примечание. * Конец вегетации; ** Длина прироста вместе с формирующейся (визуально неразличимой) верхушечной почкой; *** См. примечание к табл. в прил. 13.

Динамика роста всходов кедра сибирского в 2014 г.



**Показатели роста и развития 2-летних сеянцев
кедра сибирского (2015 г.)**

Признак	Средние значения / CV, % для сеянцев, выращенных		
	в лабораторном посеве*	в лабораторном посеве (поздно взошедшие)*	в грунтовом посеве*
Высота сеянца, см	9,72±0,207 11,9	6,06±0,169 14,1	7,85±0,199 13,9
Годичный прирост, см	1,02±0,038 16,5	1,25±0,055 27,2	2,67±0,091 30,1
Диаметр стебля, мм	2,53±0,058 12,9	2,40±0,092 21,1	3,15±0,058 10,1
Число верхушечных почек, шт.	1,74±0,131 41,8	1,53±0,142 50,6	1,83±0,167 49,8
Длина терминальной почки, мм	5,50±0,117 11,8	5,01±0,119 13,1	5,95±0,146 13,5
Ширина терминальной почки, мм	2,81±0,085 16,8	2,4±0,05 12,9	2,72±0,089 17,9
Доля сеянцев, сформировавших брахибласты, %	100,0	100,0	100,0
Число брахибластов на приросте последнего года, шт.	6,68±0,332 (4–14) 27,7	6,30±0,353 (3–13) 30,7	8,87±0,462 (5–17) 28,5
Длина хвои на брахибластах, см	5,62±0,243 24,1	4,01±0,134 18,4	4,82±0,227 25,8
Доля сеянцев, сформировавших боковые побеги, %	22,8	25,0	36,9
Число боковых побегов, шт.	0,32±0,062 (0–3) 214,9	0,33±0,105 (0–2) 189,7	0,53±0,0,63 (0–3) 143,5 (по 149)
Длина крупного бокового побега, см	0,81±0,108 35,0	0,27±0,077 80,5	0,72±0,079 38,2
Длина главного корня, см	15,28±0,879 16,0	11,35±0,971 27,0	17,05±0,562 11,1
Число боковых корней, шт.	19,80±1,388 21,1	16,90±1,260 23,6	22,68±1,574 17,3
Длина крупного бокового корня, см	11,29±1,124 35,5	7,92±0,824 32,9	16,04±0,812 17,1
Доля сеянцев, сформировавших корни IV порядка, %	76,7	73,3	100,0

Примечание. * В возрасте одного года все сеянцы пересажены из кювет на гряду питомника.

Показатели роста и развития 3-летних сеянцев кедра сибирского (2016 г.)

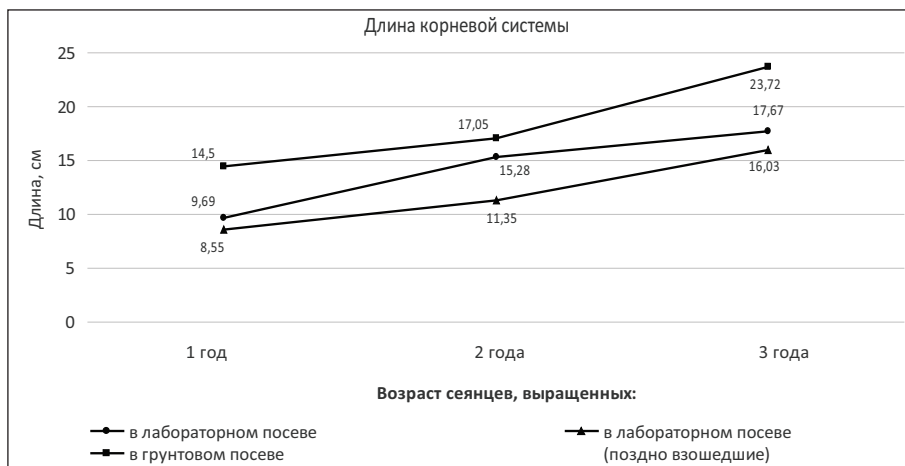
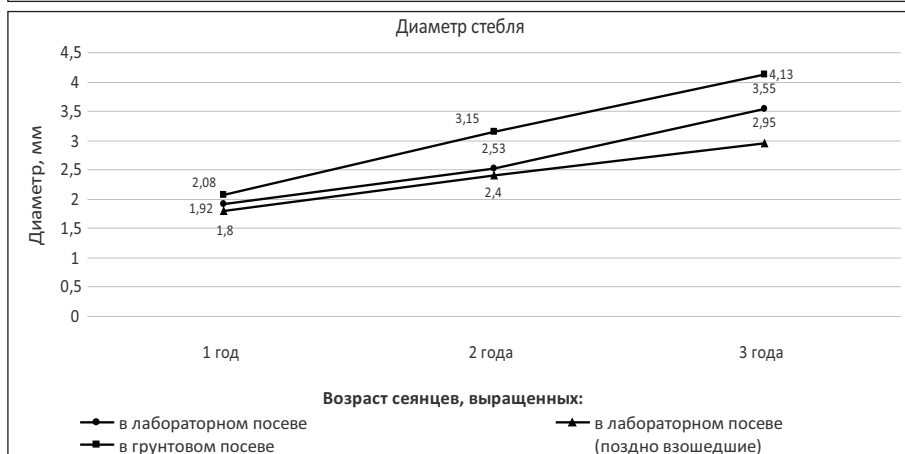
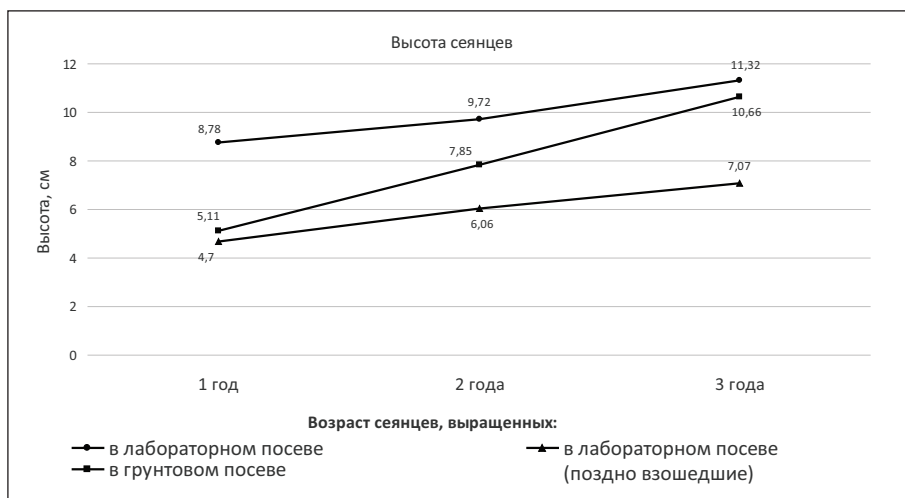
Признак	Средние значения / CV, % для сеянцев, выращенных		
	в лабораторном посеве	в лабораторном посеве (поздно взошедшие)	в грунтовом посеве
Высота сеянца, см	11,32±0,372 18,0	7,07±0,302 23,4	10,66±0,344 17,7
Средний прирост по высоте за 3 года, см/год	3,77±0,124 18,0	2,36±0,101 23,4	3,55±0,115 17,7
Годичный прирост 2016 г., см	1,66±0,097 29,4	1,08±0,076 36,0	2,78±0,151 32,0
Диаметр стебля, мм	3,55±0,160 24,7	2,95±0,157 29,1	4,13±0,136 18,1
Средний прирост по диаметру за 3 года, мм/год	1,08±0,065 32,8	0,95±0,059 34,2	1,38±0,046 18,2
Число верхушечных почек, шт.	1,13±0,063 30,5	1,00 0	1,17±0,069 32,5
Длина терминальной почки, мм	7,00±0,262 20,5	5,33±0,219 22,6	7,90±0,232 16,1
Ширина терминальной почки, мм	3,04±0,108 19,6	2,36±0,097 22,4	3,50±0,079 12,4
Общее число брахибластов, шт.	16,73±1,181 38,7	13,27±0,681 28,1	20,57±1,306 34,8
Длина хвои на брахибластах, см	6,31±0,234 20,3	4,56±0,204 24,5	6,52±0,250 21,0
Доля сеянцев, сформировавших боковые побеги (в т.ч. 1, 2, 3 и 4 побега), %	65,4 (46,9; 14,2; 3,7; 0,6)	46,9 (25,0; 18,8; 3,1; 0)	68,9 (43,6; 21,1; 3,9; 0,3)
Число боковых побегов, шт.	1,17±0,173 (0–4) 81,4	0,83±0,192 (0–3) 126,4	1,60±0,170 (0–4) / 58,3
Длина крупного бокового побега, см	1,65±0,162 47,1	1,46±0,226 60,0	2,41±0,169 37,0
Усредненная длина боковых побегов, см	1,53±0,138 43,2	1,26±0,152 46,5	2,09±0,134 33,9
Длина корневой системы, см	17,67±0,893 22,6	16,03±0,995 26,1	23,72±0,587 11,1
Число боковых корней, шт.	30,90±1,583 22,9	23,70±1,875 35,4	38,75±2,210 25,5
Длина крупного бокового корня, см	12,57±0,783 27,8	11,14±0,660 26,5	18,07±0,841 20,8
Ширина корневой системы, см	8,94±0,413 20,7	8,06±0,532 29,5	11,56±0,960 37,2
Доля сеянцев, сформировавших корни IV / V порядка, %	100,0 / 0	95,0 / 5,0	100,0 / 36,4
Доля сеянцев, сформировавших микоризу, %	80,9	70,0	100,0

**Биоморфологические показатели 1–3-летних сеянцев
в условиях открытого грунта**

Признак	1-летки	2-летки	3-летки
<i>Сеянцы, выращенные в лабораторном посеве</i>			
Высота сеянца, см	8,78±0,201	9,72±0,207	11,32±0,372
Диаметр стебля, мм	1,92±0,028	2,53±0,058	3,55±0,160
Доля сеянцев с боковыми побегами, %	0	22,8	65,4
Длина корневой системы, см	9,69±0,295	15,28±0,879	17,67±0,893
Число боковых корней, шт.	13,17±0,671	19,80±1,388	30,90±1,583
<i>Сеянцы, выращенные в грунтовом посеве</i>			
Высота сеянца, см	5,11±0,076	7,85±0,199	10,66±0,344
Диаметр стебля, мм	2,08±0,041	3,15±0,058	4,13±0,136
Доля сеянцев с боковыми побегами, %	0,3	36,9	68,9
Длина корневой системы, см	14,50±0,532	17,05±0,562	23,72±0,587
Число боковых корней, шт.	17,27±0,479	22,68±1,574	38,75±2,210

Примечание. В возрасте 45 дней «лабораторные» всходы пересажены в кюветы с почвенным субстратом, которые выставлены в открытый грунт; в возрасте одного года все сеянцы (как «лабораторные», так и грунтовые, выращенные изначально в кюветах с почвенным субстратом в условиях открытого грунта) пересажены в питомник.

Динамика роста сеянцев кедра сибирского в возрасте 1–3 лет



Показатели роста и развития 6-летних саженцев кедра сибирского

Признак	Среднее	Минимум	Максимум	CV, %
Высота, см	26,69±1,316	22,3	31,0	14,8
Среднегодовалый прирост по высоте, см	4,45±0,234	3,72	5,17	14,8
Годичный прирост 2016 г., см	2,71±0,177	2,1	3,8	19,6
Годичный прирост 2015 г., см	8,13±0,926	4,2	11,4	29,9
Средний прирост за последние 3 года, см	5,05±0,398	4,43	5,80	21,4
Высота на 2013 г. (в возрасте 3 лет), см	11,54±0,479	9,0	13,6	12,4
Среднегодовалый прирост на 2013 г., см	3,85±0,147	3,0	4,53	12,4
Диаметр стебля, мм	7,48±0,225	6,8	8,6	9,0
Среднегодовалый прирост по диаметру, мм	1,25±0,032	1,13	1,43	9,0
Число верхушечных почек, шт.	2,78±0,147	2	3	15,9
Длина терминальной почки, мм	7,57±0,368	6,0	9,2	14,6
Ширина терминальной почки, мм	3,61±0,063	3,3	3,8	5,3
Общее число брахибластов, шт.	43,89±1,678	37	50	11,5
Длина хвои на брахибластах, см	7,36±0,539	5,70	9,53	22,0
Число боковых побегов, шт.	4,78±0,662	2	7	41,6
Длина крупного бокового побега, см	8,88±0,909	5,5	11,6	30,7
Усредненная длина боковых побегов, см	5,13±0,456	3,26	6,83	26,7
Ширина кроны, см	12,00±0,777	9,0	15,0	19,4
Длина корневой системы, см	24,32±0,749	22,9	27,0	6,9
Число боковых корней (II порядка), шт.	33,40±3,906	24	41	26,2
Длина крупного бокового корня, см	23,10±1,485	18,9	26,5	14,4
Ширина корневой системы, см	15,04±1,342	12,0	19,0	20,0

Биоморфологические показатели побегов различного типа у свободно растущих деревьев кедра сибирского виргинильного и молодого генеративного возраста

Признак	Ботанический сад-плантация (23 года)				Ботанический сад-биограмма (38 лет)			
	Вегетативные побеги		Женские побеги		Вегетативные побеги		Женские побеги	
	Среднее	CV, %	Среднее	CV, %	Среднее	CV, %	Среднее	CV, %
Длина годичных приростов боковых ветвей за последние 4–5 лет, см	5,40±0,557	32,6	8,96±0,405	14,3	8,10±1,474	31,5	15,68±2,762	30,5
Число брахибластов на годичных приростах последних 3 лет, шт.	22,43±1,180	23,7	34,83±1,496	19,0	28,67±2,356	26,3	59,4±5,469	33,4
Число брахибластов на 1 см годичного прироста последних 3 лет, шт.	4,49±0,239	16,8	3,93±0,191	15,4	3,41±0,305	15,5	3,67±0,129	6,1
Число боковых побегов на приростах последних 5 лет, шт.	2,70±0,423	49,5	4,90±0,407	26,3	3,33±0,332	17,3	6,00±0,854	33,3
Длина хвои, мм	98,06±2,687	8,7	105,83±2,555	7,6	102,53±2,8521	4,8	101,00±3,716	8,1
Ширина хвои, мм	0,694±0,0192	8,8	0,782±0,0248	10,0	0,877±0,0133	2,6	1,070±0,0351	5,7
Диаметр побега прироста последнего года, мм	3,35±0,156	14,7	4,04±0,161	12,6	4,31±0,403	16,2	5,54±0,381	12,0
Длина верхушечной почки, мм	8,85±0,390	13,9	10,31±0,705	21,6	10,37±0,956	16,0	14,87±1,159	20,5
Ширина верхушечной почки, мм	3,31±0,222	21,2	4,00±0,259	20,5	4,16±0,542	22,6	5,59±0,796	24,7
Продолжительность жизни хвои, лет	4,20±0,249	18,8	4,51±0,224	15,7	5,00±0,577	20,0	4,33±0,333	13,3

Фенологическое развитие кедровых сосен и сосны обыкновенной

Фенофаза	Год	Фенодаты по видам (порядковые номера)*			
		<i>P. sibirica</i> (g ₂)**	<i>P. sibirica</i> (v, g ₁)**	<i>P. koraiensis</i>	<i>P. sylvestris</i>
1	2	3	4	5	6
Набухание почек и начало роста побегов (Пб _{1,3})	2014	25.IV (3)	23.IV (1–2)	1.V (4)	23.IV (1–2)
	2015	26.IV (3–4)	23.IV (2)	26.IV (3–4)	21.IV (1)
	2016	18.IV (4)	14.IV (2)	17.IV (3)	13.IV (1)
	<i>Средняя</i>	23.IV (3)	20.IV (2)	25.IV (4)	19.IV (1)
Распускание почек (Пб ₂)	2014	18.V (2)	16.V (1)	22.V (4)	19.V (3)
	2015	23.V (2)	19.V (1)	29.V (4)	26.V (3)
	2016	15.V (2)	10.V (1)	23.V (4)	19.V (3)
	<i>Средняя</i>	19.V (2)	15.V (1)	25.V (4)	21.V (3)
Начало обособления хвои (Л ₁)	2014	22.V (2–3)	19.V (1)	27.V (4)	22.V (2–3)
	2015	28.V (2)	24.V (1)	3.VI (4)	1.VI (3)
	2016	22.05 (2)	16.V (1)	2.VI (4)	28.V (3)
	<i>Средняя</i>	24.V (2)	20.V (1)	31.V (4)	27.V (3)
Начало пыления (Ц ₁)	2013	26.V (2)	–	–	18.V (1)
	2014	23.V (2)	–	2.VI (4)	17.V (1)
	2015	30.V (3)	27.V (2)	6.VI (4)	24.V (1)
	2016	22.V (2–3)	22.V (2–3)	29.V (4)	16.V (1)
	<i>Средняя</i>	25.V (3)	24.V (2)	2.VI (4)	19.V (1)
Окончание пыления (Ц ₂)	2013	4.VI (2)	–	–	26.V (1)
	2014	31.V (3)	–	6.VI (4)	27.V (1)
	2015	5.VI (3)	4.VI (2)	10.VI (4)	2.VI (1)
	2016	29.V (3)	28.V (2)	3.VI (4)	24.V (1)
	<i>Средняя</i>	1.VI (3)	31.V (2)	6.VI (4)	28.V (1)
Продолжительность пыления (Ц ₂ – Ц ₁), дней	2013	9	–	–	8
	2014	8	–	4	10
	2015	6	8	4	9
	2016	7	6	5	8
	<i>Средняя</i>	7	7	4	9
Полное обособление хвои (Л ₂)	2014	7.VII (2)	29.VI (1)	15.VII (4)	13.VII (3)
	2015	13.VII (2)	8.VII (1)	24.VII (4)	20.VII (3)
	2016	27.VI (1)	28.VI (2)	9.VII (3)	18.VII (4)
	<i>Средняя</i>	6.VII (2)	2.VII (1)	16.VII (3)	17.VII (4)
Окончание роста побегов (Пб ₄)	2014	13.VII (2)	17.VII (3)	3.VIII (4)	12.VII (1)
	2015	14.VII (2)	21.VII (3)	27.VII (4)	9.VII (1)
	2016	25.VI (3)	23.VI (2)	1.VII (4)	18.VI (1)
	<i>Средняя</i>	7.VII (2)	10.VII (3)	21.VII (4)	3.VII (1)
Начало одревеснения побегов (О ₁)	2014	19.VII (3)	14.VII (2)	20.VII (4)	11.VII (1)
	2015	5.VII (3–4)	30.VI (1)	5.VII (3–4)	1.VII (2)
	2016	1.VII (3)	27.VI (2)	8.VII (4)	23.VI (1)
	<i>Средняя</i>	8.VII (3)	4.VII (2)	11.VII (4)	2.VII (1)

1	2	3	4	5	6
Продолжительность роста побегов (Пб ₄ – Пб _{1,3}), дней	2014	79	85	94	80
	2015	79	89	92	79
	2016	68	70	75	66
	<i>Средняя</i>	75	81	87	75
Образование верхушечной почки (Пч)	2014	18.VIII (3)	16.VIII (2)	24.VIII (4)	15.VIII (1)
	2015	3.VIII (3)	27.VII (2)	10.VIII (4)	26.VII (1)
	2016	13.VII (3)	11.VII (2)	21.VII (4)	9.VII (1)
	<i>Средняя</i>	1.VIII (3)	28.VII (2)	8.VIII (4)	27.VII (1)
Начало созревания шишек (Пл ₂)	2013	8.VIII (1)	–	–	2.IX (2)
	2014	18.VIII (1)	–	–	22.IX (2)
	2015	31.VII (2)	25.VII (1)	–	9.IX (3)
	2016	7.VIII (2)	28.VII (1)	19.IX (4)	18.IX (3)
<i>Средняя</i>	8.VIII (2)	27.VII (1)	19.IX (4)	16.IX (3)	
Пожелтение хвои (Л ₃)	2014	10.VIII (2)	4.VIII (1)	10.IX (4)	8.IX (3)
	2015	15.VIII (2)	7.VIII (1)	2.IX (4)	28.VIII (3)
	2016	8.VIII (2)	1.VIII (1)	8.IX (4)	3.IX (3)
	<i>Средняя</i>	11.VIII (2)	4.VIII (1)	7.IX (4)	3.IX (3)
Начало опадания хвои (Л ₄)	2014	19.VIII (2)	14.VIII (1)	24.IX (4)	22.IX (3)
	2015	23.VIII (2)	20.VIII (1)	10.IX (4)	8.IX (3)
	2016	22.VIII (2)	17.VIII (1)	18.IX (4)	16.IX (3)
	<i>Средняя</i>	21.VIII (2)	17.VIII (1)	17.IX (4)	15.IX (3)
Полное созревание шишек (Пл ₃)	2013	26.VIII (1)	–	–	25.IX (2)
	2014	28.VIII (1)	–	–	26.X (2)
	2015	19.VIII (2)	15.VIII (1)	–	10.X (3)
	2016	17.VIII (2)	7.VIII (1)	27.X (3)	1.XI (4)
<i>Средняя</i>	21.VIII (2)	11.VIII (1)	27.X (4)	23.X (3)	
Начало опадания / раскрытия шишек (Пл ₄)	2013	3.IX (1)	–	–	5.X (2)
	2014	6.IX (1)	–	–	17.XI (2)
	2015	25.VIII (2)	18.VIII (1)	–	18.X (3)
	2016	28.VIII (2)	16.VIII (1)	8.XI (3)	25.XI (4)
<i>Средняя</i>	30.VIII (2)	17.VIII (1)	8.XI (3)	10.XI (4)	
Полное одревеснение побегов (О ₂)	2014	30.IX (3)	26.IX (2)	3.X (4)	13.IX (1)
	2015	27.IX (3)	16.IX (1)	29.IX (4)	17.IX (2)
	2016	15.IX (3)	11.IX (2)	23.IX (4)	5.IX (1)
	<i>Средняя</i>	24.IX (3)	18.IX (2)	28.IX (4)	12.IX (1)
Полное опадание хвои (Л ₅)	2014	18.X (2)	14.X (1)	2.XI (3)	3.XI (4)
	2015	7.X (3)	21.IX (1)	6.X (2)	15.X (4)
	2016	15.X (2)	25.IX (1)	24.X (3)	13.XI
	<i>Средняя</i>	13.X (2)	30.IX (1)	21.X (3)	31.X (4)
Продолжительность вегетации (О ₂ – Пб _{1,3}), дней	2014	158	156	155	143
	2015	154	146	156	149
	2016	150	150	159	145
	<i>Средняя</i>	154	151	157	146

Примечание. * В скобках – порядковые номера видов по сроку прохождения фенофазы; ** Кедр сибирский двух возрастных состояний: g₂ – генеративного, v, g₁ – виргинильного и молодого генеративного.

**Влияние видовых особенностей, годовых изменений метеоусловий
и фактора возраста на прохождение фенологических фаз**

Фенологическая фаза	F-критерий			
	Фактор вида	Фактор года	Совместное влияние факторов вида и года	Фактор возраста
Набухание почек и начало роста побегов (Пб _{1,3})	6,05**	47,62***	11,28**	1,76
Распускание почек (Пб ₂)	11,28***	21,26***	2,50	2,16
Начало обособления хвои (Л ₁)	5,24*	4,41*	3,24*	1,98
Начало пыления (Ц ₁)	52,74***	7,51**	6,40**	0,12
Окончание пыления (Ц ₂)	24,50***	14,74***	1,50	0,12
Продолжительность пыления (Ц ₂ – Ц ₁)	84,28***	0,98	4,19*	0,01
Полное обособление хвои (Л ₂)	16,74***	11,49***	27,10***	1,01
Окончание роста побегов (Пб ₄)	9,13**	39,57***	15,80***	1,07
Начало одревеснения побегов (О ₁)	5,86*	42,46***	9,20**	1,38
Продолжительность роста побегов (Пб ₄ – Пб _{1,3})	13,88***	26,12***	6,24**	1,77
Образование верхушечной почки (Пч)	10,70***	181,10***	6,70**	1,06
Начало созревания шишек (Пл ₂)	148,20***	2,13	3,44*	3,73
Пожелтение хвои (Л ₃)	130,23***	0,54	12,90***	6,68*
Начало опадания хвои (Л ₄)	100,74***	1,43	12,90**	4,22
Полное созревание шишек (Пл ₃)	311,09***	1,04	25,35***	3,82
Начало опадения / раскрытия шишек (Пл ₄)	182,22***	1,71	36,77***	7,60*
Полное одревеснение побегов (О ₂)	30,52***	8,99**	7,90**	1,92
Полное опадание хвои (Л ₅)	8,19**	21,56***	6,40**	8,23*
Продолжительность вегетации (О ₂ – Пб _{1,3})	40,00***	0,33	20,60***	2,88

**Пыление деревьев 21–23-летнего возраста на интродукционном участке
«Ботанический сад-плантация» в г. Уфе в 2014–2016 гг.**

Деревья	Балл пыления (число собраний мужских «цветков», шт.)			
	2014	2015	2016	Средний балл
1-БС/1994	0	0	I (2)	0,3 (0–I)
2-БС/1994	0	0	0	0
3-БС/1994	0	0	0	0
4-БС/1994	0	0	0	0
5-БС/1994	0	0	0	0
6-БС/1994	0	0	0	0
7-БС/1994	0	0	0	0
8-БС/1994	0	0	0	0
9-БС/1994	0	0	0	0
10-БС/1994	0	0	0	0
11-БС/1994	0	0	0	0
12-БС/1994	0	0	0	0
13-БС/1994	0	0	0	0
14-БС/1994	0	0	0	0
15-БС/1994	0	0	0	0
16-БС/1994	0	0	0	0
17-БС/1994	0	II (7)	0	0,7 (0–II)
18-БС/1994	0	0	0	0
19-БС/1994	0	0	0	0
20-БС/1994	0	I (2)	0	0,3 (0–I)
21-БС/1994	0	0	0	0
22-БС/1994	0	0	0	0
23-БС/1994	0	0	0	0
24-БС/1994	0	0	0	0
25-БС/1994	0	0	0	0
В среднем	0	0,1 (0–II)	0,04 (0–I)	0,05 (0–II)

Пыление деревьев 36–76-летнего возраста на интродукционных участках в г. Уфе в 2014–2016 гг.

Деревья	Балл пыления			
	2014	2015	2016	Средний балл
<i>Ботанический сад-биограмма (36–38 лет)</i>				
1-БС/1979	II	III	II	II,3 (II–III)
2-БС/1979	I	I	I	I,0 (I)
3-БС/1979	0	0	0	0 (0)
Среднее	I,0 (0–II)	I,3 (0–III)	I,0 (0–II)	I,1 (0–III)
<i>Санаторий «Зеленая роща» (56–58 лет)</i>				
1-ЗР/1959	III	III	III	III,0 (III)
5-ЗР/1959	III	III	IV	III,3 (III–IV)
6-ЗР/1959	II	III	II	II,3 (II–III)
7-ЗР/1959	III	III	IV	III,3 (III–IV)
13-ЗР/1959	III	III	III	III,0 (III)
Среднее	II,8 (II–III)	III,0 (III)	III,2 (II–IV)	III,0 (II–IV)
<i>Ботанический сад-аллея (74–76 лет)</i>				
1-БС/1941	II	II	II	II,0 (II)
2-БС/1941	II	I	I	I,3 (I–II)
3-БС/1941	II	II	II	II,0 (II)
4-БС/1941	III	III	II	II,7 (II–III)
5-БС/1941	III	IV	I	II,7 (I–IV)
6-БС/1941	III	III	II	II,7 (II–III)
7-БС/1941	III	III	III	III,0 (III)
8-БС/1941	III	IV	II	III,0 (II–IV)
9-БС/1941	III	IV	II	III,0 (II–IV)
Среднее	II,7 (II–III)	II,9 (I–IV)	I,9 (I–III)	II,5 (I–IV)
<i>Кедр корейский (34–36 лет)</i>				
1-Кк/1981	0	III	I	I,3 (0–III)
2-Кк/1981	I	III	II	II,0 (I–III)
3-Кк/1981	I	III	II	II,0 (I–III)
4-Кк/1981	0	I	0	0,3 (0–I)
Среднее	0,5 (0–I)	II,5 (I–III)	I,3 (0–II)	I,4 (0–III)
<i>Сосна обыкновенная (около 37–39 лет)</i>				
1-Со/1987	V	V	IV	IV,7 (IV–V)
2-Со/1987	V	V	IV	IV,7 (IV–V)
3-Со/1987	V	V	IV	IV,7 (IV–V)
4-Со/1987	V	IV	V	IV,7 (IV–V)
5-Со/1987	IV	IV	III	III,7 (III–IV)
Среднее	IV,8 (IV–V)	IV,6 (IV–V)	IV,0 (III–V)	IV,5 (III–V)

Жизнеспособность пыльцы деревьев кедра сибирского разного возраста в 2015 г.

Интродукционный участок (возраст деревьев)	непроросших	Доля пыльцевых зерен, %				Жизнеспособность пыльцы, %
		проросших слабо		проросших нормально		
		с 1-й п/ц*	с 2-мя п/ц	с 1-й п/ц	с 2-мя п/ц*	
Ботанический сад-плантация (22 года)	4,7	44,3	6,8	43,4	0,8	43,4
Ботанический сад-биограмма (37 лет)	0	42,4	7,1	49,5	1,0	49,5
Санаторий «Зеленая роща» (57 лет)	0	36,0	4,0	58,7	1,3	58,7
Ботанический сад-аллея (75 лет)	1,1	34,2	3,4	56,4	4,9	56,4
В среднем**	0,4	37,5	4,8	54,9	2,4	54,9
Пыльца 2014 года***	8,2	69,1	11,8	10,9	0	10,9

Примечание. * П/ц – пыльцевая трубка; у нормально проросших зерен с 2-мя пыльцевыми трубками одна из них, как правило, малой длины; ** В среднем без группы 22-летних деревьев; *** Жизнеспособность пыльцы 2014 года сбора (смесь пыльцы с 36–74-летних деревьев) после одного года хранения.

Жизнеспособность пыльцы деревьев кедра сибирского разного возраста в 2016 г.

Интродукционный участок (возраст деревьев)	непроросших	Доля пыльцевых зерен, %				Жизнеспособность пыльцы, %
		проросших слабо		проросших нормально		
		с 1-й п/ц*	с 2-мя п/ц	с 1-й п/ц	с 2-мя п/ц	
Ботанический сад-плантация (23 года)	36,7	51,0	6,1	6,2	0	6,2
Ботанический сад-биограмма (38 лет)	8,8	35,1	3,5	50,9	1,7	50,9
Санаторий «Зеленая роща» (58 лет)	11,8	32,3	8,8	47,1	0	47,1
Ботанический сад-аллея (76 лет)	15,8	24,1	4,9	51,3	3,9	51,3
В среднем*	12,1	30,5	5,7	49,8	1,9	49,8

Примечание. * В среднем без группы 23-летних деревьев.

**«Плодоношение» деревьев на интродукционном участке
«Ботанический сад-плантация» (21–23 года) в 2014–2016 гг.**

Деревья	2014		2015		2016		Средний балл	
	Озимь*	Шишки**	Озимь	Шишки	Озимь	Шишки	Озимь	Шишки
1-БС/1994	0	0	I (3)	0	I (1)	0	0,7	0
2-БС/1994	0	0	II (8)	I (1)	II (6)	0	I,3	0,3
3-БС/1994	0	0	0	0	I (1)	0	0,3	0
4-БС/1994	0	0	0	0	I (1)	0	0,3	0
5-БС/1994	0	0	0	0	II (6)	0	0,7	0
6-БС/1994	0	0	I (2)	0	II (9)	0	I,0	0
7-БС/1994	0	0	I (1)	0	II (4)	0	I,0	0
8-БС/1994	0	0	0	0	0	0	0	0
9-БС/1994	0	0	I (1)	0	I (3)	0	0,7	0
10-БС/1994	0	0	0	0	I (1)	0	0,3	0
11-БС/1994	0	0	0	0	I (3)	0	0,3	0
12-БС/1994	0	0	0	0	I (1)	0	0,3	0
13-БС/1994	0	0	0	0	I (3)	0	0,3	0
14-БС/1994	0	0	0	0	II (8)	0	0,7	0
15-БС/1994	0	0	0	0	0	0	0	0
16-БС/1994	0	0	0	0	0	0	0	0
17-БС/1994	0	0	0	0	III (14)	0	I,0	0
18-БС/1994	0	0	0	0	0	0	0	0
19-БС/1994	0	0	0	0	I (2)	I (1)	0,3	0,3
20-БС/1994	0	0	0	0	II (7)	0	0,7	0
21-БС/1994	0	0	0	0	0	0	0	0
22-БС/1994	0	0	0	0	0	0	0	0
23-БС/1994	0	0	0	0	III (14)	0	I,0	0
24-БС/1994	0	0	0	0	I (1)	0	0,3	0
25-БС/1994	0	0	0	0	II (6)	0	0,7	0
В среднем	0	0	0,2 (0–II)	0,04 (0–I)	1,2 (0–III)	0,04 (0–I)	0,5 (0–III)	0,02 (0–I)

Примечание. * Балл «плодоношения» для прошлогодних озимых шишечек весной текущего года (в скобках – число шишечек, шт.); ** Балл «плодоношения» для зрелых шишек осенью текущего года (число шишек, шт.).

**«Плодоношение» деревьев 35–76-летнего возраста
на интродукционных участках в г. Уфе в 2013–2016 гг.**

Деревья	Балл «плодоношения»				
	2013	2014	2015	2016	В среднем
<i>Ботанический сад-био группа (35–38 лет)</i>					
1-БС/1979	0	I	I	I	0,8 (0–I)
2-БС/1979	0	0	I	0	0,3 (0–I)
3-БС/1979	0	0	0	0	0
Среднее	0	0,3 (0–I)	0,7 (0–I)	0,3 (0–I)	0,4 (0–I)
<i>Санаторий «Зеленая роща» (55–58 лет)</i>					
1-ЗР/1959	0	I	I	II	1,0 (0–II)
5-ЗР/1959	I	I	II	II	1,5 (I–II)
6-ЗР/1959	I	I	I	III	1,5 (I–III)
7-ЗР/1959	I	I	I	I	1,0 (I)
13-ЗР/1959	I	I	I	II	1,3 (I–II)
Среднее	0,8 (0–I)	1,0 (I–I)	1,II (I–II)	II,0 (I–III)	1,3 (0–III)
<i>Ботанический сад-аллея (73–76 лет)</i>					
1-БС/1941	0	0	0	I	0,3 (0–I)
2-БС/1941	0	0	0	II	0,5 (0–II)
3-БС/1941	0	0	0	0	0
4-БС/1941	0	I	I	II	1,0 (0–II)
5-БС/1941	0	I	I	II	1,0 (0–II)
6-БС/1941	I	I	I	II	1,3 (I–II)
7-БС/1941	I	I	I	II	1,3 (I–II)
8-БС/1941	0	I	I	II	1,0 (0–II)
9-БС/1941	I	I	I	II	1,3 (I–II)
Среднее	0,3 (0–I)	0,7 (0–I)	0,7 (0–I)	1,7 (0–II)	0,9 (0–II)
<i>Кедр корейский (33–36 лет)</i>					
1-Кк/1981	0	0	0	I	0,3 (0–I)
2-Кк/1981	0	0	0	I	0,3 (0–I)
3-Кк/1981	0	0	I	II	0,8 (0–II)
4-Кк/1981	0	0	0	II	0,5 (0–II)
Среднее	0	0	0,3 (0–I)	1,5 (I–II)	0,5 (0–II)
<i>Сосна обыкновенная (около 36–39 лет)</i>					
1-Со/1987	III	IV	III	III	III,3 (III–IV)
2-Со/1987	III	III	II	III	II,7 (II–III)
3-Со/1987	II	III	II	IV	II,8 (II–III)
4-Со/1987	I	II	II	II	1,8 (I–II)
5-Со/1987	II	III	III	III	II,8 (II–III)
Среднее	II,2 (I–III)	III,0 (II–IV)	II,4 (II–III)	III,0 (II–IV)	II,7 (I–IV)

«Плодоношение» кедра сибирского в лесных культурах



Вверху – участок Уфимский-1; внизу – Мишкинский; оба участка в Башкирском Предуралье)



Вверху – Янаульский участок в Башкирском Предуралье, внизу – Учалинский участок на Южном Урале

Краткая характеристика условий местопрорастания в лесных культурах кедра сибирского

Участок лесных культур	Крутизна, °	Экспозиция*	Почвенные горизонты**, см				Тип почвы	Механический состав почвы	Влажность почвы	ТУМ***
			A ₀	A ₁	A ₂	A _B				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Башкирское Предуралье</i>										
Аскинский	0	–	0–2	2–33	33–47	> 47	темно-серая лесная	среднесуглинистая	влажная	C ₃
Бакалинский	1–3	3	0–3	3–25	25–38	> 38	серая лесная	легкосуглинистая	свежая	C ₂
Бирский	5–10	3, ЮЗ	0–1	1–15	15–34	> 34	дерново-лесная буроземчатая	среднесуглинистая	сухая-свежая	C ₁
Караидельский	0–2	С	0–2	2–9	9–41	> 41	серая лесная слабооподзоленная	легкосуглинистая	свежая	C ₂
Мишкинский	3–5	С	0–2	2–9	9–37	> 37	серая лесная	легкосуглинистая	свежая	C ₂
Стерлитамакский	0	–	0–1	1–34	34–55	> 55	темно-серая лесная черноземовидная	среднесуглинистая	свежая	C ₂
Татышлинский	0–2	СВ	0–3	3–20	20–37	> 37	серая лесная	легкосуглинистая	свежая	C ₂
Туймазинский	7–10	ЮЗ	0–1	1–35	35–53	> 53	темно-серая лесная	среднесуглинистая	сухая-свежая	C ₁
Уфимский-1	3–10	ЮЗ	0–1	1–22	22–40	> 40	серая лесная	среднесуглинистая	свежая	C ₂
Уфимский-2	1–3	ЮВ	0–1	1–38	38–51	> 51	темно-серая лесная	тяжелосуглинистая	свежая	D ₂
Янаульский	2–3	ЮЗ	0–1	1–13	13–36	> 36	серая лесная	легкосуглинистая	свежая	C ₂

Южный Урал										
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Белорецкий-1	7-10	СВ	0-2	2-26	26-46	> 46	горнолесная темно-серая	легкосуглинистая	свежая	С ₂
Белорецкий-2	1-3	СЗ	0-2	2-32	32-48	> 48	горнолесная темно-серая черноземовидная	среднесуглинистая	свежая	С ₂
Белорецкий-3	6-7	СЗ	0-2	2-20	20-43	> 43	горнолесная серая	легкосуглинистая	свежая	С ₂
Белорецкий-4	3-6	ЮЗ	0-3	3-27	27-46	> 46	горнолесная темно-серая	среднесуглинистая	свежая	С ₂
Бурзянский	0-2	СЗ	0-2	2-13	13-39	> 39	горнолесная светло-серая	легкосуглинистая- супесчаная	свежая	В ₂
Салаватский	2-3	ЮВ	0-1	1-24	24-36	> 36	горнолесная темно-серая	легкосуглинистая	свежая	С ₂
Учалинский	3-4	СЗ	0-2	2-14	14-38	> 38	горнолесная бурая (?)	легкосуглинистая	свежая	С ₂

Примечание. * Экспозиция: С – север, Ю – юг, З – запад, В – восток; *** Почвенные горизонты: А₀ – подстилка, А₁ – гумусово-аккумулятивный, А₂ – элювиальный, В – иллювиальный; *** ТУМ – тип условий местообразования; В₂ – условия свежих суборей с относительно бедными почвами, С₁ – условия сравнительно сухих сугрудков с достаточно богатыми почвами, С₂ – то же свежих сугрудков (сураменей), С₃ – то же влажных сугрудков (сураменей), D₂ – условия свежих грудков (раменей) с очень богатыми почвами [Редько и др., 1985].

Краткая характеристика нижних ярусов растительности в лесных культурах кедра сибирского

Участок лесных культур	Травяной ярус		Кустарниковый ярус		Тип леса	Возобновление**	
	Пр/п*, %	Вид-доминант	Пр/п, %	Вид-доминант		Самосев	Подрост
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Башкирское Предуралье</i>							
Аккинский	60	<i>Urtica dioica</i> L.	15	<i>Lonicera xylosteum</i> L.	Крапивно-хвощевый	ед. ЕПК	ед. ЕП
Бакалинский	50	<i>Chelidonium majus</i> L.	7-10	<i>Rosa majalis</i> Hegm.	Разнотравный	-	ед. Е
Бирский	1-15	<i>Chelidonium majus</i> L.	10	<i>Tilia cordata</i> Mill.	Редкотравный	ед. С	-
Караидельский	2-5	<i>Alchemilla vulgaris</i> L.	1-3	<i>Rubus idaeus</i> L.	Редкотравный	редк.-хор. К	-
Мишкинский	15-20	<i>Chelidonium majus</i> L.	10	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	Разнотравный	ед. С, редк. К	-
Стерлитамакский	15-30	<i>Chelidonium majus</i> L.	15	<i>Sambucus sibirica</i> Nakai	Разнотравный	ед. К	-
Татышлинский	15-20	<i>Aegorodium podagraria</i> L.	5-10	<i>Tilia cordata</i> Mill.	Снытьевый	сред. Е, редк. П	ед. К, редк. ЕП
Туймазинский	10-15	<i>Chelidonium majus</i> L.	10	<i>Saragana arbores-cens</i> Lam.	Снытьево- редкотравный	-	-
Уфимский-1	10-20	<i>Chelidonium majus</i> L.	5-7	<i>Acer negundo</i> L.	Разнотравный	редк. К	-
Уфимский-2	5-10	<i>Chelidonium majus</i> L.	20	<i>Acer platanoides</i> L.	Редкотравно- кустарниковый	-	-
Янаульский	15-20	<i>Chelidonium majus</i> L.	5-7	<i>Radus avium</i> Mill.	Разнотравный	редк. Е, ед. К	редк. Е

1	2	3	4	5	6	7	8
Южный Урал							
Белорецкий-1	40–50	<i>Aegorodium podagrarica</i> L.	10	<i>Betula pendula</i> Roth	Снытьево-разнотравный	ед. КС	–
Белорецкий-2	5–15	<i>Rubus saxatilis</i> L.	5	<i>Radix avium</i> Mill.	Редкогравно-костяничный	редк.-хор. К, редк. СЕ	ед. СЕК
Белорецкий-3	15–20	<i>Aegorodium podagrarica</i> L.	5–7	<i>Rubus idaeus</i> L.	Снытьево-кисличниковый	редк. КС	ед. С
Белорецкий-4	20 и 90***	Виды <i>Roaceae</i> , <i>Rubus saxatilis</i> L.	3–5	<i>Viburnum opulus</i> L.	Злаково-разнотравный	ед. СК	ед. С
Бурзянский	10–15	<i>Rubus saxatilis</i> L.	5–7	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	Костяничниковый	редк. С	ед. С
Салаватский	30–40	<i>Aegorodium podagrarica</i> L.	15	<i>Tilia cordata</i> Mill.	Снытьево-разнотравный	ед. С	–
Учалинский	3–5 и 70–90***	Виды <i>Roaceae</i>	5–7	<i>Chamaecyclus ruthenicus</i> L. (Fish. ex Wot.) Klask.	Злаково-разнотравный	редк. СК	ед. СК

* *Примечание.* Пр/п – проективное покрытие; ** Наличие и обилие возобновления хвойных пород (ед. – единичное, редк. – редкое, сред. – среднее, хор. – хорошее (Е – ель сибирская, П – пихта сибирская, К – кедр сибирский, С – сосна обыкновенная); *** Пр/п в пределах посадочных площадок (или сомкнутых групп деревьев) и между площадками (группами).

Особенности размещения и исходная густота посадки растений в лесных культурах кедра сибирского

Участок лесных культур	Размещение посадочных мест	Расстояние между рядами (гнездами, площадками), м	Исходное расстояние в ряду (гнезде, площадке), м	Расчетная густота посадки, шт./га
1	2	3	4	5
<i>Башкирское Предуралье</i>				
Аскинский	Групповое (гнездовое)	3,45 и 5,46*	0,25-0,52 (5-6 шт. в гнездах 1,5×1,5 м)	2378
Бакалинский	Рядовое	1,91	0,80	7564
Бирский	Рядовое	2,89	0,45	7548
Караидельский	Рядовое	2,13	0,82	5566
Мишкинский	Рядовое	1,67	0,65	8874
Стерлитамакский	Рядовое	1,59	0,68	9052
Татышлинский	Рядовое	3,18	0,50	5970
Туймазинский	Рядовое	3,0**	2,0***	1650 (в т.ч. К=1100)**
Уфимский-1	Рядовое	2,96	0,72	4547
Уфимский-2	Рядовое (К x C***)	1,5-2,0 1,5**	1,75 0,7**	3249 около 9000
Янаульский	Рядовое	2,68	0,70	5112

1	2	3	4	5
<i>Южный Урал</i>				
Белорецкий-1	Рядовое	2,55	0,97	3846
Белорецкий-2	Случайное (?)	5 (?)	1 (?)	2000 (?)
Белорецкий-3	Рядовое	2,27	0,93	4601
Белорецкий-4	Рядовое (К х С**)	2,50	0,97	3978
Бурзянский	Групповое (гнездовое)	3,20 и 4,16*	0,22–0,45 (10 шт. в гнездах 1,5×2,0 м)	7440
Салаватский	Рядовое	2,67	0,57	6264
Учалинский	Групповое (площадками)	5,04 и 8,25*	0,53×0,80 (10–15 шт. в площадках 2,53×4,07 м)	2850

Примечание. * Схема посадки с неравным расстоянием между гнездами (площадками) во взаимно перпендикулярных направлениях; ** Точные данные по Туймазинскому [Хусаинов, 1967] и Уфимскому-2 [Рябчинская, Рябчинский, 1958] участкам; *** К х С – культуры кедр сибирского, привитого на сосну обыкновенную.

Таксационная структура лесных культур кедра сибирского в Башкирском Предуралье

Участок лесных культур	Год посадки / возраст*	Таксационные показатели						Запас древесины / средний прирост, м ³ /га
		Состав древостоя (яруса), основные элементы леса	Средняя высота / средний прирост, м	Средний диаметр / средний прирост, см	Класс бонитета	Полнога		
1 Аскинский	2 1965 / 51	3	4	5	6	7	8	
		4КЗЕ1С1П1П+Б	16,8 / 0,33	29,0 / 0,57	II	0,71	181 / 3,55	
		К	15,9 / 0,31	21,0 / 0,41	II	0,28	66 / 1,29	
		Е	18,4 / 0,36	39,4 / 0,77	I	0,17	48 / 0,94	
		С	17,3 / 0,34	34,5 / 0,68	II	0,08	20 / 0,39	
		П	17,5 / 0,34	28,6 / 0,56	I	0,06	16 / 0,31	
		Лп	14,1 / 0,28	24,7 / 0,48	III	0,11	21 / 0,41	
Бакалинский	1957 / 59	8К2Е+Б	13,5 / 0,23	19,4 / 0,33	IV	0,86	174 / 2,95	
		К	13,2 / 0,23	18,6 / 0,32	IV	0,69	134 / 2,27	
		Е	14,6 / 0,25	22,7 / 0,38	III	0,16	33 / 0,56	
		7К3С ед. БКл	13,2 / 0,26	18,1 / 0,36	III	0,81	155 / 3,10	
Бирский	1967 / 50	К	12,2 / 0,24	14,9 / 0,30	III	0,62	108 / 2,16	
		С	15,6 / 0,31	25,5 / 0,51	II	0,18	42 / 0,84	
		9К1Б+С	13,8 / 0,26	21,4 / 0,40	III	1,23	239 / 4,51	
Карандельский	1963 / 53	К	13,5 / 0,25	19,4 / 0,37	III	1,02	204 / 3,85	
		Б	16,4 / 0,31	39,0 / 0,73	II	0,20	34 / 0,64	
Мишкинский	1965 / 51	6К4С ед. Вз	15,6 / 0,31	23,6 / 0,46	II	1,16	268 / 5,25	
		К	14,6 / 0,29	18,9 / 0,37	II	0,76	165 / 3,24	
		С	17,1 / 0,34	30,7 / 0,60	II	0,39	101 / 1,98	
Стерлитамакский	1963 / 53	10К	16,9 / 0,32	15,4 / 0,29	II	1,13	291 / 5,49	
Татышлинский	1963 / 53	6К4Е+ПВ1в ед. ЛпОс	15,8 / 0,30	22,4 / 0,42	II	1,14	281 / 5,30	
		К	15,2 / 0,29	20,6 / 0,39	II	0,71	157 / 2,96	
		Е	16,8 / 0,32	25,2 / 0,48	II	0,41	104 / 1,96	

1	2	3	4	5	6	7	8		
Туймазинский	1949 / 66	1-й + 2-й ярусы	-	-	-	0,83	204 / 3,09		
		1-й ярус 5С5Б	20,4 / 0,31	30,9 / 0,47	II	0,21	67 / 1,02		
		С	21,5 / 0,33	31,7 / 0,48	II	0,11	35 / 0,53		
		Б	19,3 / 0,29	30,1 / 0,46	II	0,10	32 / 0,48		
		2-й ярус 7К3Кл+Лп ед. Д	15,3 / 0,23	17,6 / 0,27	III	0,62	137 / 2,08		
		К	15,9 / 0,24	18,7 / 0,28	III	0,45	108 / 1,64		
		Кл	13,3 / 0,20	13,6 / 0,21	IV	0,14	21 / 0,32		
		Уфимский-1	1961 / 53	10К	15,3 / 0,29	20,1 / 0,38	II	0,97	218 / 4,11
		Уфимский-2	1955 / 62	10К+С ед. Бх	14,5 / 0,23	24,4 / 0,39	III	0,88	188 / 3,03
		Янаульский	1972 / 44	9К1С+Е ед.Б	К	14,5 / 0,23	24,4 / 0,39	III	0,87
К	14,8 / 0,32				21,0 / 0,48	II	0,82	180 / 4,09	
К	14,3 / 0,32				19,5 / 0,44	II	0,75	159 / 3,61	
С	18,9 / 0,32				34,3 / 0,57	I	0,05	12 / 0,27	
В среднем	54,1	8К1С1Е+ПБЛпКл ед. В3ДЮсБх	15,05±0,371 /	21,17±1,138 /	II,5	0,96	217,2±13,99 /		
			0,279±0,0114	0,392±0,0258	II,6	-	4,043±0,2912		
			14,68±0,410 /	19,26±0,804 /	1,8	-	-		
			0,274±0,0113	0,358±0,0153	II,0	-	-		
			17,23±0,675 /	30,60±1,880	-	-	-		
	0,319±0,0058	0,568±0,0229							
	16,60±0,651 /	29,10±3,200							
	0,308±0,0322	0,540±0,0869							

Примечание. * Возраст на момент таксационного описания (с учетом года описания; таксационные описания выполнены преимущественно в 2015 г.; участок Уфимский-1 в 2013 г., Туймазинский – в 2014 г., Бирский и Уфимский-2 – в 2016 г.).

Таксационная структура лесных культур кедра сибирского на Южном Урале

Участок лесных культур	Год посадки / возраст*	Таксационные показатели					
		Состав древостоя (яруса), основные элементы леса	Средняя высота / средний прирост, м	Средний диаметр / средний прирост, см	Класс бонитета	Пол- нота	Запас древе- сины / средний прирост, м ³ /га
1	2	3	4	5	6	7	8
Белорецкий-1	1959 / 57	8К2С ед. Б	15,9 / 0,28	24,1 / 0,42	III	0,69	185 / 3,25
		К	15,8 / 0,28	24,8 / 0,44	III	0,53	149 / 2,61
		С	16,5 / 0,29	21,2 / 0,37	III	0,14	34 / 0,60
Белорецкий-2	1907 / 110	10К	23,8 / 0,22	33,6 / 0,31	III	1,15	435 / 3,99
Белорецкий-3	1964 / 52	8К2С+Б	15,8 / 0,30	19,5 / 0,38	II	1,14	273 / 5,25
		К	15,3 / 0,29	18,8 / 0,36	II	0,92	208 / 4,00
		С	17,7 / 0,34	22,7 / 0,44	I	0,20	50 / 0,96
Белорецкий 4	1962 / 54	8К2С+Б	15,4 / 0,29	28,8 / 0,53	II	1,04	244 / 4,52
		К	14,9 / 0,27	28,9 / 0,54	III	0,86	190 / 3,52
		С	17,6 / 0,33	28,5 / 0,53	II	0,17	46 / 0,85
Бурзянский	1965 / 51	4К3С1Б1Ое1Лп+Д ед. Кл	14,9 / 0,29	18,3 / 0,36	II	1,19	246 / 4,82
		К	13,3 / 0,26	13,2 / 0,26	III	0,40	101 / 1,98
		С	15,6 / 0,31	19,9 / 0,39	II	0,31	72 / 1,41
		Б	16,8 / 0,33	21,9 / 0,43	II	0,17	28 / 0,55
		Ос	17,0 / 0,33	19,1 / 0,37	II	0,24	45 / 0,88
		Лп	14,5 / 0,28	21,1 / 0,41	III	0,06	15 / 0,29

1	2	3	4	5	6	7	8
Салаватский	1963 / 53	7К2С1Б	16,4 / 0,31	20,9 / 0,38	II	1,15	286 / 5,40
		К	15,8 / 0,30	17,7 / 0,33	II	0,82	192 / 3,62
		С	18,0 / 0,34	23,1 / 0,44	II	0,20	53 / 1,00
		Б	19,4 / 0,28	39,4 / 0,56	II	0,13	41 / 0,59
Учалинский	1960 / 56	6К2С2Б ед. Ос	15,5 / 0,28	19,0 / 0,34	III	0,88	188 / 3,36
		К	14,7 / 0,26	16,6 / 0,30	III	0,52	115 / 2,05
		С	16,6 / 0,30	23,8 / 0,43	II	0,14	33 / 0,59
		Б	16,8 / 0,30	25,2 / 0,45	II	0,21	37 / 0,66
В среднем (без участка Белорещкий-2)	53,8	7К2С1Б ед. ЛпДКлОс	15,65±0,208 / 0,292±0,0048	21,77±1,675 / 0,402±0,0278	II,3	1,02	237,0±17,25 / 4,433±0,3788
		К	15,01±0,381 / 0,277±0,0067	20,01±2,358 / 0,372±0,0418	II,5	-	-
		С	17,00±0,375 / 0,316±0,0087	23,20±1,206 / 0,431±0,0226	II,0	-	-

Примечание. * Возраст на момент таксационного описания (с учетом года описания, таксационные описания выполнены в 2015 г.).

Густота лесных культур кедров сибирского в Башкирском Предуралье и на Южном Урале

Участок лесных культур	Год посадки / возраст	Густота посадки*, шт./га	Состав дровостоя	Густота культур, шт./га			Сохранность / отпад***, %
				Общая	В т.ч. по породам	Частная**	
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Башкирское Предуралье</i>							
Аскинский	1965 / 51	2378	4К3Е1С1П1Лп+Б	609	К-331, Е-44, С-32, П-34, Лп-99, Б-69	441	18,5 / 81,5
Бакалинский	1957 / 59	7564	8К2Е+Б	1213	К-1213, Е-89, Б-21	1192	15,8 / 84,2
Бирский	1967 / 50	7548	7К3С ед. БКл	1467	К-1316, С-123, Б-8, Кл-20	1439	19,1 / 80,9
Карадельский	1963 / 53	5566	9К1Б+С	1602	К-1552, Б-31, С-19	1571	28,2 / 71,8
Мишкинский	1965 / 51	8874	6К4С ед. В3	1605	К-1342, С-202, В3-59	1546	17,4 / 82,6
Стерлитамакский	1963 / 52	9052	10К	2320	К-2320	2320	25,6 / 74,4
Татышлинский	1963 / 53	5970	7К3Е+ПБИв ед. ЛпОс	1268	К-918, Е-262, П-17, Б-19, Ив-27, Лп-15, Ос-10	1197	20,0 / 80,0
Туймазинский	1949 / 65	1650 (в т.ч. К=1100)**	1-й ярус 5С5Б; 2-й ярус 7К3Кл+Лп ед. Д	824	С-47, Б-65, К-504, Кл-170, Лп-25, Д-13	551	33,4 / 66,6 (в т.ч. К=45,8 / 54,2)
Уфимский-1	1961 / 53	4547	10К	967	К-967	967	21,3 / 78,7
Уфимский-2	1955 / 62	3249	10К ед. СБх	696	К-646, С-25, Бх-25	671	20,7 / 79,3
Янаульский	1972 / 44	5112	9К1С+Е ед. Б	1035	К-964, С-47, Е-16, Б-8	1027	20,1 / 79,9
В среднем по Башкирскому Предуралью	54,1	5592	8К1С1Е+ БЛпКлП ед. ВзДЮсБх	1237	К-1097, С-45, Е-37, Б-17, Лп-13, Кл-17, П-3, В3-5, Д-1, Ос-1, Бх-1.	1175	21,0 / 79,0

Южный Урал							
1	2	3	4	5	6	7	8
Белорецкий-1	1959 / 57	3846	8К2С ед. Б	824	К – 683, С – 125, Б – 16	808	21,0 / 79,0
Белорецкий-2	1907 / 109	2000 (?)	10К	611	К – 611	611	30,6 / 69,4
Белорецкий-3	1964 / 52	4601	8К2С+Б	1252	К – 1046, С – 149, Б – 57	1195	26,0 / 74,0
Белорецкий-4	1962 / 54	3978	8К2С+Б	625	К – 528, С – 78, Б – 19	606	15,2 / 84,8
Бурзянский	1965 / 51	7440	4К3С1Б1Ос+ЛпД ед. Кл	2119	К – 1195, С – 392, Б – 125, Ос – 157, Лп – 63, Д – 132, Кл – 55	1587	21,3 / 78,7
Салаватский	1963 / 53	6264	7К2С1Б	1506	К – 1250, С – 205, Б – 53	1455	23,2 / 76,8
Учалинский	1960 / 56	2850	6К2С2Б ед.Ос	1092	К – 928, С – 81, Б – 71, Ос – 12	1009	35,4 / 64,6
В среднем	61,7	4295	7К2С1Б+ед. ЛпДКлОс	1147	К – 878, С – 148, Б – 47, Лп – 9, Д – 19, Ос – 38, Кл – 8	1039	24,2 / 75,8
В среднем без участка Белорецкий-2	53,8	4830	7К2С1Б ед. ЛпДКлОс	1236	К – 923, С – 172, Б – 55, Лп – 11, Д – 22, Ос – 44, Кл – 9	1110	23,0 / 77,0

Приложение. * Данные скопированы из приложения 32; ** Густота культур без учета лиственных пород.

**Количество и доля растений возобновления кедра сибирского
в лесных культурах по возрастам**

Возраст самосева и подроста	Количество растений возобновления, шт./га / доля от общего количества растений, %			Доля растений в среднем, % (доля, или сохранность относительно числа 1-леток, %)
	2014	2015	2016	
<i>Башкирское Предуралье</i>				
1-летки	267 / 100,0	95 / 95,0	1399 / 98,5	97,8 (100,0)*
2-летки	0	5 / 5,0	21 / 1,5	2,2 (2,3)
3–8-летки	0	0	0	0
<i>Южный Урал</i>				
1-летки	97 / 75,2	148 / 71,8	1665 / 94,9	80,6 (100,0)
2-летки	19 / 14,7	34 / 16,5	55 / 3,2	11,5 (15,3)
3-летки	7 / 5,4	13 / 6,3	20 / 1,2	4,3 (5,7)
4-летки	4 / 3,1	6 / 2,9	6 / 0,3	2,1 (2,9)
5-летки	0 / 0	4 / 2,0	4 / 0,2	0,7 (1,0)
6-летки	1 / 0,8	0 / 0	4 / 0,2	0,4 (0,4)
7-летки	1 / 0,8	0 / 0	0 / 0	0,3 (0,3)
8-летки	0 / 0	1 / 0,5	0 / 0	0,1 (0,2)
<i>Весь регион</i>				
1-летки	182 / 85,0	137 / 74,1	1533 / 94,9	84,7 (100,0)
2-летки	19 / 8,9	24 / 13,0	48 / 3,0	8,3 (10,3)
3-летки	7 / 3,3	13 / 7,0	20 / 1,2	3,8 (4,9)
4-летки	4 / 1,8	6 / 3,2	6 / 0,4	1,8 (2,3)
5-летки	0 / 0	4 / 2,2	4 / 0,3	0,8 (1,1)
6-летки	1 / 0,5	0 / 0	3 / 0,2	0,2 (0,2)
7-летки	1 / 0,5	0 / 0	0 / 0	0,2 (0,2)
8-летки	0 / 0	1 / 0,5	0 / 0	0,2 (0,2)

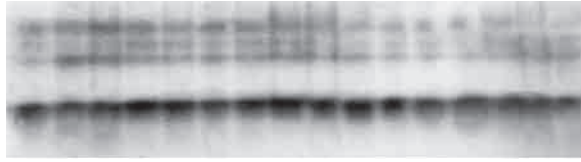
Примечание. * Если численность (долю) однолеток принять за 100%, то доля растений каждого последующего года относительно численности однолеток будет опосредованно показывать, какой процент самосева и подроста выживает по мере увеличения возраста растений возобновления.

Сохранность растений возобновления с середины лета до осени 2016 г.

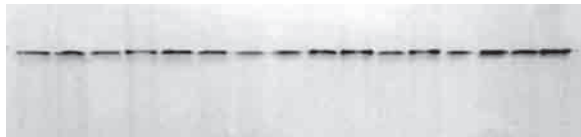
Участок лесных культур	Численность и состав возобновления, шт./га				Сохранность, %
	Июнь-июль 2016		Октябрь 2016		
	Самосев	Подрост	Самосев	Подрост	
<i>Башкирское Предуралье</i>					
Аскинский	9 (К ₁)	0	0 (-К ₁)	0	0 (К ₁)
Карандельский	6359 (6338К ₁ + 21К ₂)	0	663 (К ₁) (-К ₂)	0	10,6 (К ₁) 0 (К ₂)
Мишкинский	285 (К ₁)	0	30 (К ₁)	0	10,5 (К ₁)
Уфимский-1	354 (К ₁)	0	0 (-К ₁)	0	0 (К ₁)
Янаульский	12 (К ₁)	0	4 (К ₁)	0	33,3 (К ₁)
<i>Южный Урал</i>					
Белорецкий-1	137 (129К ₁ + 8К ₂)	0	39 (35К ₁ + 4К ₂)	0	27,1 (К ₁) 50,0 (К ₂)
Белорецкий-2	7595 (7504К ₁ + 74К ₂ + 8К ₃ + 6К ₄ + 3К ₅)	3 (К ₆)	2288 (2226К ₁ + 47К ₂ + 6К ₃ + 6К ₄ + 3К ₅)	3 (К ₆)	29,7 (К ₁) 63,5 (К ₂) 75,0 (К ₃) 100,0 (К ₄) 100,0 (К ₅) 100,0 (К ₆)
Белорецкий-3	402 (339К ₁ + 63К ₂)	0	195 (161К ₁ + 34К ₂)	0	47,5 (К ₁) 53,9 (К ₂)
Белорецкий-4	78 (К ₁)	0	7 (К ₁)	0	9,0 (К ₁)
Учалинский	391 (277К ₁ + 73К ₂ + 32К ₃ + 5К ₄ + 4К ₅)	4 (4К ₆) (-К ₈)	245 (150К ₁ + 64К ₂ + 23К ₃ + 4К ₄ + 4К ₅)	4 (4К ₆)	54,2 (К ₁) 87,7 (К ₂) 71,9 (К ₃) 80,0 (К ₄) 100,0 (К ₅); 100,0 (К ₆); 0 (К ₈)
В среднем для всего региона	-	-	-	-	22,2 (К ₁); 51,0 (К ₂); 73,5 (К ₃); 90,0 (К ₄); 100,0 (К ₅); 100,0 (К ₆)

Примечание. К₁₋₅ – самосев кедр 1–5-летнего возраста, К₆₋₈ – подрост кедр в возрасте 6–8 лет; (-К) – растения соответствующего возраста к осени 2016 г. не сохранились.

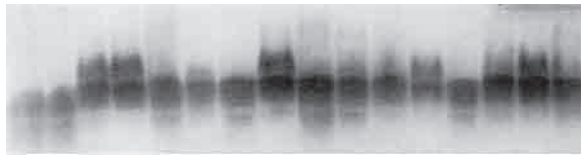
Электрофореграммы использованных ферментных систем



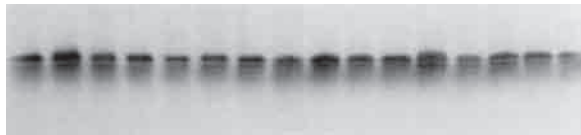
Аспаргатаминотрансфераза (AAT)



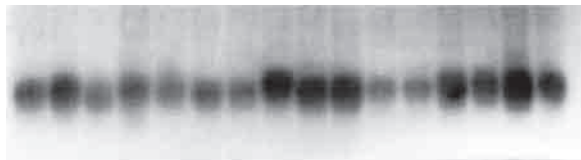
Глутаматдегидрогеназа (GDH)



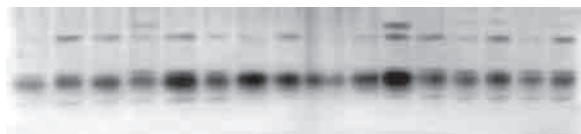
Малатдегидрогеназа (MDH)



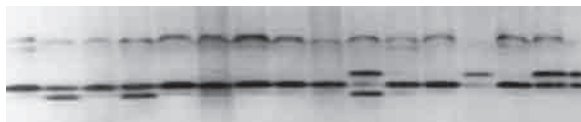
6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-PGD)



Кислая фосфатаза (ACP)



Лейцинаминопептидаза (LAP)



Шикиматдегидрогеназа (SKDH)

Генетические расстояния Нея (D) между участками лесных культур кедров сибирского

Участок лесных культур	Бел-1	Бел-2	Бир	Бур	Кар	Сал	Миш	Стр	Таг	Туй	Учл	Уфм	Янл
Бакалинский	0,002	0,002	0,001	0,009	0,005	0,002	0,004	0,001	0,002	0,001	0,001	0,002	0,001
Белорецкий-1	–	0,002	0,004	0,010	0,001	0,005	0,002	0,003	0,001	0,003	0,002	0,001	0,001
Белорецкий-2		–	0,003	0,007	0,004	0,004	0,003	0,002	0,001	0,001	0,002	0,002	0,001
Бирский			–	0,006	0,006	0,004	0,006	0,001	0,002	0,001	0,003	0,004	0,003
Бурзянский				–	0,009	0,009	0,008	0,006	0,008	0,007	0,006	0,007	0,008
Караидельский					–	0,006	0,002	0,005	0,003	0,006	0,003	0,001	0,003
Салаватский						–	0,005	0,002	0,005	0,002	0,002	0,002	0,002
Мишкинский							–	0,005	0,003	0,005	0,003	0,001	0,003
Стерлитамакский								–	0,002	0,000	0,002	0,003	0,001
Татышлинский									–	0,002	0,003	0,002	0,002
Туймазинский										–	0,002	0,003	0,001
Учалинский											–	0,001	0,001
Уфимский												–	0,001
Янаульский													–

Примечание. Бел-1 – участок Белорецкий-1, Бел-2 – Белорецкий-2, Бир – Бирский, Бур – Бурзянский, Кар – Караидельский, Сал – Салаватский, Миш – Мишкинский, Стр – Стерлитамакский, Таг – Татышлинский, Туй – Туймазинский, Учл – Учалинский, Уфм – Уфимский-1, Янл – Янаульский.

**Состояние верхушки и число «перевершиниваний»
у деревьев кедра сибирского на участке
«Ботанический сад-плантация» (на 2016 г.)**

Дерево	Верхушка дерева				Число «перевершиниваний» за последние 10 лет
	Здоровая	Ослабленная	Отмирающая	Погибшая	
1-БС/1994	+*	–	+ (Доп)*	–	2
2-БС/1994	+			+ (Доп)	2
3-БС/1994	–	+	–	–	2
4-БС/1994	+	–	–	–	3
5-БС/1994	+	–	–	–	2
6-БС/1994	+	–	–	–	0
7-БС/1994	+	–	–	+ (Доп)	2
8-БС/1994	+	–	–	–	1
9-БС/1994	+	–	–	+ (Доп)	2
10-БС/1994	+	–	–	–	1
11-БС/1994	+		+ (Доп)	–	3
12-БС/1994	+	–	–	–	3
13-БС/1994	+	–	–	–	2
14-БС/1994	+	–	–	–	2
15-БС/1994	+	–	–	–	2
16-БС/1994	+	–	–	–	2
17-БС/1994	+	–	+ (Доп)	–	1
18-БС/1994	+	–	–	–	2
19-БС/1994	+	–	–	–	2
20-БС/1994	–	+		–	1
21-БС/1994	+	–	–	–	1
22-БС/1994	–	+	–	–	2
23-БС/1994	+	–	–	–	1
24-БС/1994	+	–	–	–	1
25-БС/1994	+	–	–	–	1
Всего без учета Доп, шт. / %	22 / 88	3 / 12	–	–	43 (в среднем 1,7±0,15)
Всего с учетом Доп, шт. / %	16 / 64	3 / 12	3 / 12	3 / 12	–

Примечание. * Двойное указание на состояние верхушки (+ и + Доп) означает следующее: первое указание характеризует состояние главного верхушечного побега – осевого побега или нового «лидерного» побега, сменившего основной побег некоторое время тому назад в результате «перевершинивания», второе указание характеризует состояние второстепенного побега в верхней мутовке или прежнего осевого побега, ослабленного и потерявшего лидерство в последние годы или погибшего в текущем году.

**Продолжительность жизни хвои у деревьев кедра сибирского
на интродукционных участках в г. Уфе**

Интродукционный участок (возраст растений)	Продолжительность жизни хвои, лет		
	Среднее	Минимум	Максимум
Питомник (6 лет)	4,22±0,147	4	5
Ботанический сад-плантация (23 года)	4,36±0,127	3	6
Ботанический сад-био группа (38 лет)	4,67±0,333	4	5
Санаторий «Зеленая роща» (58 лет)	3,84±0,172	2	6
Ботанический сад-аллея (76 лет)	3,78±0,222	3	5
В среднем	4,17±0,166	2	6

**Продолжительность жизни хвои у кедра сибирского в лесных культурах
в Башкирском Предуралье и на Южном Урале**

Участок лесных культур	Продолжительность жизни хвои, лет		
	Среднее	Минимум	Максимум
<i>Башкирское Предуралье</i>			
Бакалинский	3,11±0,053	3	5
Бирский	3,16±0,082	2	6
Караидельский	4,31±0,148	3	7
Мишкинский	3,78±0,094	3	6
Стерлитамакский	4,62±0,143	3	7
Татышлинский	3,80±0,113	3	5
Туймазинский	3,59±0,142	2	6
Уфимский-1	4,28±0,118	3	6
Янаульский	3,71±0,093	3	5
В среднем	3,82±0,171	2	7
<i>Южный Урал</i>			
Белорецкий-1	3,80±0,081	3	5
Белорецкий-2	4,22±0,072	3	6
Бурзянский	4,94±0,115	3	7
Салаватский	3,71±0,116	3	6
Учалинский	3,75±0,080	3	5
В среднем	4,08±0,236	3	7
В среднем по всему региону	3,91±0,138	2	7

Жизненное состояние двухлетних сеянцев в 2015 и 2016 гг.

Категория жизненного состояния	Доля 2-леток, %						
	лабораторный посев			лабораторный посев (поздно взошедшие)	грунтовый посев		
	2015	2016	Среднее	2015	2015	2016	Среднее
Здоровые сеянцы	70,2	69,5	69,9	50,7	84,1	90,3	87,2
Ослабленные	7,5	14,7	11,1	18,3	4,9	6,2	5,6
Сильно ослабленные	2,4	6,3	4,3	7,1	2,6	2,8	2,7
Отмирающие	1,5	1,1	1,3	3,4	1,1	0,7	0,9
Погибшие	18,4	8,4	13,4	20,5	7,3	0	3,6
ОЖС*, %	76,5	82,3	79,5	66,5	88,6	95,8	92,2
Выжимание корневой системы**	8,9	7,6	8,3	3,4	7,6	0,7	4,2
Полегание стебля**	47,5	16,1	31,8	20,6	22,6	2,1	12,4

Примечание: * ОЖС – относительное жизненное состояние [Алексеев, 1989], долю сеянцев различных жизненных категорий определяли на второй год жизни осенью; ** Долю сеянцев определяли весной в начале второго года жизни.

Жизненное состояние трехлетних сеянцев в 2016 г.

Категория жизненного состояния	Доля 3-леток, %		
	лабораторный посев	лабораторный посев (поздно взошедшие)	грунтовый посев
Здоровые сеянцы	79,6	59,7	87,3
Ослабленные	13,2	20,3	6,0
Сильно ослабленные	3,0	8,6	3,5
Отмирающие	1,2	2,8	0,8
Погибшие	3,0	8,6	2,4
ОЖС, %*	90,1	77,5	92,9
Выжимание корневой системы**	5,6	3,1	2,5
Полегание стебля**	10,5	21,9	0,8

Примечание: * Долю сеянцев различных жизненных категорий и ОЖС определяли на третий год жизни осенью; ** Долю сеянцев определяли весной в начале третьего года жизни.

**Вероятность гибели сильно ослабленных деревьев
на интродукционном участке «Санаторий “Зеленая роща”» в г. Уфе**

Состояние / фактор	Штрафные очки	Дерево 3-ЗР/1959	Дерево 14-ЗР/1959
<i>Состояние хвои: степень охвоенности</i>			
Нормальная	0	–	–
Ниже нормальной, но без контраста между верхней и нижней частями кроны	2	–	2
Слабая в верхней части кроны и нормальная в нижней	5	5	–
<i>Состояние хвои: длина хвои</i>			
Нормальная	0	–	–
Нормальная или близкая к нормальной, с достоверной разницей между верхней (хвоя короче) и нижней (хвоя длиннее) частями кроны	2	2 (100,6±0,96 111,0±0,73) t = 8,62***	2 (93,5±2,17 110,8±0,85) t = 7,42***
Короче нормальной по всей кроне, без контраста между верхней и нижней частями кроны	2	–	–
Короткая у вершины, нормальная по остальной кроне, с заметным контрастом	5	–	–
<i>Состояние хвои: цвет хвои</i>			
Нормальный	0	–	–
Неполноценный	2	2	2
Блеклый	8	–	–
<i>Состояние мелких и крупных ветвей</i>			
Мертвые ветви отсутствуют	0	–	–
Небольшое число разбросанных в кроне мертвых или отмирающих ветвей	1	1	–
Много разрозненных мертвых или отмирающих ветвей в кроне	2	–	2
Мертвые или усыхающие ветви образуют четкий ослабленный участок кроны, особенно в верхней ее трети	3	–	–
То же, несколько участков, особенно в верхней ее трети	5	–	–
<i>Состояние верхней части кроны</i>			
Отмирания нет	0	0	0
Давнее отмирание, без прогрессирующего ослабления или отмирания зеленой нижней части кроны	5	–	–
Происходящее отмирание	8	–	–
Гибель верхней части кроны недавнего происхождения, менее трети	5	–	–
То же, более трети	8	–	–
То же, давнего происхождения, без прогрессирующего ослабления	2	–	–
Сумма «штрафных очков»	–	10	8

Примечание: Длина хвои в скобках (в числителе – в верхней части кроны, в знаменателе в нижней).

Жизненное состояние лесных культур кедра сибирского в Башкирском Предуралье и на Южном Урале

Участок лесных культур	Категории жизненного состояния, %				ОЖС, %	Жизненное состояние насаждения
	Здоровые деревья	Ослабленные	Сильно ослабленные	Отмирающие		
<i>Башкирское Предуралье</i>						
Аскинский	68,3	15,8	3,2	0,3	12,4	Здоровое
Бакалинский	66,1	18,6	9,5	3,1	2,7	Здоровое
Бирский	32,3	26,6	14,3	7,0	19,8	Ослабленное
Карадельский	75,4	14,5	2,5	1,3	6,3	Здоровое
Мишкинский	76,0	10,6	2,1	0,8	10,5	Здоровое
Стерлитамакский	75,5	11,4	3,9	1,6	7,6	Здоровое
Татышлинский	74,1	8,3	1,9	0,8	14,9	Здоровое
Туймазинский	38,5	24,1	10,2	5,9	21,3	Ослабленное
Уфимский-1	69,2	23,9	3,9	0	3,0	Здоровое
Уфимский-2	49,8	21,9	2,5	9,4	16,4	Ослабленное
Янаульский	79,6	9,5	4,6	2,6	3,7	Здоровое
В среднем	64,1	16,8	5,3	3,0	10,8	Ослабленное
<i>Южный Урал</i>						
Белорецкий-1	73,5	19,7	5,6	0	1,2	Здоровое
Белорецкий-2	84,3	10,7	3,2	0,6	1,2	Здоровое
Белорецкий-3	70,8	12,8	2,7	1,8	11,9	Здоровое
Белорецкий-4	68,5	20,7	4,1	1,0	5,7	Здоровое
Бурзянский	66,9	18,8	8,6	2,9	2,8	Здоровое
Салаватский	69,4	14,4	7,7	2,4	6,1	Здоровое
Учалинский	63,6	27,9	5,3	0	3,2	Здоровое
В среднем	71,0	17,9	5,3	1,2	4,6	Здоровое
В среднем для всего региона	66,8	17,2	5,3	2,3	8,4	Здоровое

Примечание. * ОЖС – относительное жизненное состояние.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, ИНТРОДУКЦИЯ КЕДРА СИБИРСКОГО (PINUS SIBIRICA DU TOUR)	5
1.1. Таксономическое положение, естественный ареал, морфологические и биоэкологические особенности	5
1.2. Интродукция кедра сибирского.....	7
Глава 2. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	14
2.1. Природные условия района исследований (Башкирское Предуралье и Южный Урал)	14
2.2. Объекты исследования	15
2.3. Методы интродукционного изучения кедра сибирского	23
Глава 3. РЕПРОДУКТИВНЫЕ КАЧЕСТВА КЕДРА СИБИРСКОГО ПРИ ИНТРОДУКЦИИ	29
3.1. Морфологические и репродуктивные показатели шишек и семян	29
3.1.1. Количественные показатели шишек и семян.....	29
3.1.2. Качественные (непараметрические) показатели шишек и семян	35
3.2. Качество семян кедра сибирского в условиях интродукции	39
3.2.1. Масса и полнозернистость семян	39
3.2.2. Лабораторная и грунтовая всхожесть семян	41
Глава 4. БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЕДРА СИБИРСКОГО ПРИ ИНТРОДУКЦИИ	47
4.1. Рост и развитие растений на начальных этапах онтогенеза (ювенильные и имматурные растения)	47
4.1.1. Однолетние растения (всходы)	47
4.1.2. Двухлетние (ювенильные) растения.....	50
4.1.3. Трехлетние растения (переход из ювенильного возрастного состояния в имматурное)	52
4.1.4. Шестилетние саженцы (имматурное возрастное состояние)	54
4.2. Возраст вступления кедра сибирского в генеративный период развития при интродукции	56
4.3. Габитуальные показатели виргинильных и молодых генеративных растений	58

4.4. Габитуальные показатели деревьев генеративного возраста	61
4.5. Биоморфологические особенности побегов в кроне кедра сибирского.....	67
4.5.1. Побег свободно растущих деревьев.....	67
4.5.2. Побег кедра сибирского в лесных культурах.....	70
Глава 5. ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЕДРА СИБИРСКОГО В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ	74
5.1. Сезонный ритм развития	74
5.2. Пыление и качество пыльцы у кедра сибирского	79
5.2.1. Уровень пыления.....	79
5.2.2. Жизнеспособность пыльцы	81
5.3. «Плодоношение» кедра сибирского.....	83
5.3.1. Уровень «плодоношения» деревьев на интродукционных участках в г. Уфе	83
5.3.2. Уровень «плодоношения» лесных культур кедра сибирского	86
Глава 6. ЛЕСОВОДСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ КЕДРА СИБИРСКОГО В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ И НА ЮЖНОМ УРАЛЕ	91
6.1. Таксационная структура лесных культур кедра сибирского	91
6.1.1. Общая характеристика лесных культур	91
6.1.2. Таксационные показатели лесных культур	92
6.1.3. Таксационная структура старовозрастного кедровника	100
6.1.4. Таксационные особенности культур, созданных биогруппами	102
6.1.5. Таксационные особенности культур кедра сибирского, привитого на сосну обыкновенную	105
6.1.6. Сравнительная таксационная характеристика кедра сибирского в Башкирском Предуралье и на Южном Урале.....	108
6.1.7. Товарные и селекционные качества кедра сибирского в лесных культурах.....	110
6.2. Естественное возобновление кедра сибирского в лесных культурах	113
Глава 7. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КЕДРА СИБИРСКОГО В ЛЕСНЫХ КУЛЬТУРАХ	120
7.1. Генетические изоферментные локусы и аллели	120
7.2. Генетическое разнообразие лесных культур кедра сибирского	123
7.3. Генетическая дифференциация культур кедра сибирского	127

Глава 8. ИНТРОДУКЦИОННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ КЕДРА СИБИРСКОГО	130
8.1. Зимостойкость	130
8.2. Устойчивость к насекомым-вредителям	130
8.3. Продолжительность жизни хвои	135
8.4. Приживаемость, сохранность и жизненное состояние сеянцев и саженцев	137
8.5. Жизненное состояние деревьев и насаждений кедра сибирского	141
8.5.1. <i>Жизненное состояние деревьев на интродукционных участках в г. Уфе</i>	141
8.5.2. <i>Жизненное состояние лесных культур кедра сибирского</i>	144
8.6. Интегральная оценка интродукционной устойчивости и перспективы дальнейшего введения кедра сибирского в культуру	146
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	152
ЛИТЕРАТУРА	156
ПРИЛОЖЕНИЯ	183

ДЛЯ ЗАМЕТОК

Научное издание

Путенихин Валерий Петрович
Путенихина Карина Валерьевна
Шигапов Зиннур Хайдарович

**КЕДР СИБИРСКИЙ В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ
И НА ЮЖНОМ УРАЛЕ
биологические и лесоводственные особенности при интродукции**

В авторской редакции

Технический редактор *Д. Н. Махмутова*
Компьютерная верстка *Е. Т. Хомяковой*

Портрет Ф.К. Кёрбера на задней обложке из:
<https://ru.m.wikipedia.org/wiki/Кёрберы>

Подписано в печать 15.09.2017. Формат 70×100^{1/16}. Бумага офисная «Снегурочка».

Гарнитура «TimesNewRoman». Печать на ризографе.

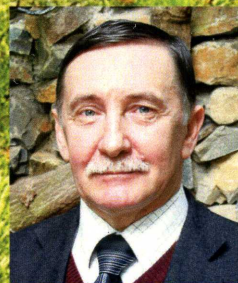
Усл. печ. л. 20,15+0,65 цв. вкл. Уч.-изд. л. 20,88+1,09 цв. вкл.

Тираж 500 экз. Заказ № 41.

ГАУН РБ «Башкирская энциклопедия».
450006, г. Уфа, ул. Революционная, 55. Тел.: (347) 250-06-72.
<http://www.bashenc.ru>
E-mail: gilem@bashenc.ru

Отпечатано с предоставленных файлов в ООО «Альфа-реклама».
450015, г. Уфа, ул. К. Маркса, д. 37, корп. 3, оф. 205. Тел.: (347) 291-13-60.

Путенихин Валерий Петрович, доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки Республики Башкортостан, заведующий лабораторией дендрологии, лесной селекции и интродукции древесных растений Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН.



Путенихина Карина Валерьевна, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории генетики и биотехнологии растений Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН.



Шиганов Зиннур Хайдарович, доктор биологических наук, заслуженный деятель науки Республики Башкортостан, директор Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН.



Ф.К. Кёрбер (1849-1909)