

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 582.475.2+575.174.015.3+574.2
doi: 10.17223/19988591/17/9

О.Г. Бендер¹, С.Н. Велисевич¹, О.Ю. Читоркина¹,
А.П. Зотикова^{1,2}, Н.А. Чернова^{1,2}

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск)

²Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ КАЧЕСТВА ПОЧВЕННОГО СУБСТРАТА И ПРОИСХОЖДЕНИЯ СЕМЯН НА МОРФОГЕНЕЗ СЕЯНЦЕВ КЕДРА СИБИРСКОГО

Проведен анализ всхожести семян и роста 1-летних сеянцев сосны кедровой сибирской в микробиотопах, имитирующих природные условия 4 ценопопуляций лесоболотного экологического профиля, в которых были собраны семена, а также в контрастных по влажности и трофности почвенных субстратах. Показано, что основным фактором, определяющим успех появления и развития 1-летних всходов, является размер зародыша. Избыточная влажность почвы, как и ее повышенная трофность, в целом негативно сказываются на всхожести семян и росте сеянцев. Однако у семян, сформированных в условиях высокой трофности почвы, энергия прорастания, грунтовая всхожесть и рост ювенильного побега были выше в микробиоте, имитирующей условия существования «материнской» ценопопуляции, и в богатом почвенном субстрате.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*; семена; всхожесть; почва; влажность; трофность.

Введение

В ходе предшествующих исследований, выполненных на основе разнообразных подходов, был накоплен значительный фактический материал, прямо или косвенно касающийся проблемы влияния происхождения семян хвойных на их дальнейшее развитие. На данный момент подробно изучены зонально-типологические особенности возобновления сосны кедровой сибирской [1, 2], получены обширные сведения по агротехнике выращивания семенного потомства этого вида [3, 4], исследованы всхожесть и качество сеянцев различного географического происхождения [4]. В рамках селекционных исследований, проведенных на примере различных видов хвойных [5, 6] и сосны кедровой сибирской в том числе [7], было показано, что важным фактором, определяющим рост сеянцев, является развитие генеративных органов «материнских» деревьев.

Экологические особенности роста сеянцев, обусловленные влажностью почвы, детально рассмотрены на примере лиственницы сибирской [8], сосны обыкновенной [6, 9], ели и пихты [10]. Сосна кедровая сибирская в этом отношении гораздо менее изучена. Известно лишь, что этот вид хорошо

возобновляется на дренированных легкосуглинистых влажных почвах, его выраженное влаголюбие позволяет выдерживать даже умеренное заболачивание, однако при избыточном увлажнении формируются сеянцы худшего качества [11]. Роль трофности почвы исследовалась ранее с целью выявления экологических условий, благоприятных для искусственного выращивания сосны кедровой сибирской в лесных питомниках [3, 4].

Обобщение накопленных сведений о характере влияния лесотипологического происхождения семян на их рост в различных экологических условиях ставит вопрос о существовании почвенных (эдафических) рас. Однако по этому поводу среди исследователей нет единого мнения. Ряд авторов придерживается мнения, что условия, в которых существуют «материнские» деревья, влияют на качество семян и рост потомства [12–15]. Другие исследователи считают, что между потомством деревьев из различных типов леса при выращивании в однородных почвенных условиях существенных различий не наблюдается [17–19] либо они сложным образом проявляются в ходе онтогенеза сеянцев [20, 21].

Противоречивость полученных результатов свидетельствует о том, что вопрос о существовании эдафических рас на сегодняшний день остается открытым и актуальным для исследований. Поэтому цель нашей работы состояла в попытке установить на примере сосны кедровой сибирской, влияют ли происхождение семян и качество почвенного субстрата на развитие сеянцев.

Материалы и методики исследования

Исследовали энергию прорастания, грунтовую всхожесть и морфоструктуру 1-летних сеянцев сосны кедровой сибирской, выращенных из семян четырех ценопопуляций (ЦП) лесоболотного экологического профиля. Профиль располагался в северной части междуречья Оби и Томи, на правом берегу болота Таган ($56^{\circ}11'$ с.ш., $84^{\circ}25'$ в.д. – $56^{\circ}12'$ с.ш., $84^{\circ}24'$ в.д.), в южной подзоне тайги Западной Сибири. Выбранные 4 ценопопуляции характеризовались сменой экологических ступеней по градиенту влажности почвы: ЦП 1 – кедровник мелкотравный в верхней части склона (5К3П1Е1Б+С; III бонитет); ЦП 2 – кедровник зеленомошный в нижней части склона (7К1Е1Б1П+Ос; III бонитет); ЦП 3 – кедровник травяно-болотный (согра) в долине притеррасного ручья (7К2Е1Б+П; III бонитет); ЦП 4 – сосняк сфагновый с рябовым кедром в центральной части верхового болота (9С1Б+К; Vб бонитет).

В каждой ценопопуляции в 2007 г. был собран смешанный образец шишек. В навеске из 100 полнозернистых семян определены их масса и доля ядра по весу. В конце октября в год сбора семян проведен их биохимический анализ. В навеске из 100 покоящихся семян определено содержание белка, жира и углеводов [22]. Количество вышеуказанных веществ определяли и

рассчитывали в процентах на сухой вес семян. Размеры эмбрионального ложа и зародышей семян измеряли на отсканированных рентгенограммах с помощью аппаратно-программного комплекса SiamsMesoPlant «СИАМС» (Россия).

В октябре 2007 г. семена были заложены на стратификацию в траншею глубиной 1,5 м. Предварительно они были замочены в растворе 1%-ного марганцево-кислого калия, после чего смешаны с песком и помещены в контейнеры.

Для проведения анализа всхожести семян и роста сеянцев были заложены экспериментальные площадки в условиях научного стационара «Кедр» (56°13' с.ш., 84°51' в.д., 78 м над ур. м.), расположенного в 25 км от лесоболотного экологического профиля. В траншее глубиной 30 см были помещены 8 вариантов почвенных субстратов (табл. 1), площадь каждого составляла 1 м². Первые четыре варианта (А–Г) имитировали лесорастительные условия 4 ценопопуляций лесоболотного экологического профиля: сосняка сфагнового (ЦП 4), кедровника травяно-болотного (ЦП 3), кедровника зеленомошного (ЦП 2) и кедровника мелкотравного (ЦП 1). В каждом из этих экотопов были взяты монолитные блоки почвы (глубиной 30 см) с ненарушенными почвенными горизонтами. Транспортировка в ящиках и аккуратная установка блоков на дно траншеи позволили воссоздать естественные условия экотопов.

В апреле 2008 г. во всех вариантах субстратов был произведен точечный посев полнозернистых семян каждой ценопопуляции на глубину 4 см по 200 шт./м². Морфогенез 1-летних сеянцев оценивали по числу семядольных листьев, их длине, активности заложения пазушных органов ювенильного побега (ювенильной хвои и ауксибластов) и росту побега растяжением.

Таблица 1

Характеристика почвенных субстратов

Микробиотоп	Условные обозначения	Почвенный субстрат	Запас влаги, мм	Запас гумуса, т/га
Имитация природных экотопов	А	Почвенный субстрат сосняка сфагнового (частично разложившийся сфагновый очес)	78,5	–
	Б	Почва кедровника травяно-болотного (перегнойно-глеевая)	59,1	110,2
	В	Почва кедровника зеленомошного (подзол глееватый)	16,6	24,8
	Г	Почва кедровника мелкотравного (подзол иллювиально-железистый)	13,5	29,1
Контрастная влажность	Д	Сухой супесчаный	11,0	34,2
	Е	Мокрый супесчаный	29,9	29,2
Контрастная трофность	Ж	Богатый суглинистый	27,9	57,0
	З	Бедный супесчаный	20,8	22,7

Для оценки влияния фактора влажности почвы в траншеях «Д» и «Е» был помещен однородный супесчаный субстрат, в котором искусственно поддерживалась недостаточная (11%) и избыточная (40%) влажность почвы. Влажность и трофность почвы определялась в верхнем 10-сантиметровом слое. Для оценки влияния фактора трофности траншея «Ж» была заполнена богатым суглинистым субстратом, «З» – бедным супесчаным. Энергию прорастания семян оценивали по их всхожести на 30-й день после посева. Грунтовую всхожесть семян определяли в конце августа.

Статистическую обработку данных и построение графиков проводили с помощью компьютерной программы Microsoft Exel. В таблицах и графиках приведены средние значения и их стандартные отклонения. Корреляционный и факторный анализ проведен с помощью программы StatSoft STATISTICA 6.0.

Результаты исследования и обсуждение

При изучении всхожести семян очень важно иметь представление об их посевных качествах. Масса семян характеризует общее накопление органического вещества, связанное с формированием эндосперма зародыша. Несмотря на отсутствие выраженной географической изменчивости по этому признаку, ранее была установлена тенденция к уменьшению массы семян сосны кедровой сибирской по направлению к северной [23] и верхней [24, 25] границам распространения. По нашим данным, минимальным весом также характеризуются семена деревьев самого экстремального местообитания (ЦП 4), однако общая потеря массы у них компенсируется повышенным выходом ядра (табл. 2).

Таблица 2

Характеристика семян

Признак	Ценопопуляция – источник семян				
	1	2	3	4	
Масса 100 семян, г	21,1	19,1	19,0	17,1	
Доля ядра по весу, %	66,5	62,9	63,2	70,4	
Содержание в сухом веществе, мг%	Сырой протеин	26,9	26,9	24,8	23,8
	Сырой жир	44,9	48,7	47,3	52,2
	Сахар	11,4	9,6	11,9	11,4
Длина зародышевого ложа, мм	8,38±0,97	8,05±0,79	8,66±1,21	8,07±0,66	
Длина зародыша, мм	5,20±0,96	4,58±0,77	5,84±1,19	4,98±0,71	
Доля длины зародыша от длины ложа, %	62,1	56,9	67,4	61,7	

Биохимический анализ содержания белка, жира и углеводов в сухом веществе эндосперма семян показал увеличение содержания жира в семенах ценопопуляции № 4 (табл. 2). Известно, что жир является основным энергетическим веществом, образованию которого подчинена вся запасаящая де-

тельность семени. Окончание морфологического формирования зародыша и эндосперма характеризуется максимальным накоплением жира на фоне снижения содержания углеводов [26]. С этой точки зрения семена деревьев самого экстремального местообитания можно рассматривать как наиболее «физиологически зрелые».

Степень зрелости и пригодности семян к посеву определяется также развитием зародышей. Предшествующие исследования показали, что даже в случаях максимальной зрелости семян не все из них оказываются жизнеспособными, а лучшей всхожестью отличаются семена, полностью занимающие зародышевое ложе [26]. На примере низкогорных и высокогорных популяций сосны кедровой сибирской было установлено, что даже в годы с хорошими погодными условиями у большинства семян субальпийских кедровников зародыш занимает лишь около половины ложа [24, 25, 27]. Аналогичное качество семян было зафиксировано в редкостойных кедровниках на северной границе ареала [24]. По нашим данным, длина зародышевого ложа и самого зародыша оказалась меньшей у семян, взятых в ценопопуляциях кедровника зеленомошного (ЦП 2) и сосняка сфагнового (ЦП 4), характеризующихся, несмотря на различия по влажности, низкой трофностью почвы. Более длинные зародыши были у семян кедровника мелкотравного (ЦП 1), а самыми крупными оказались семена кедровника травяно-болотного (ЦП 3), произрастающего на влагоемких, но при этом высокоплодородных почвах.

Сосна кедровая сибирская считается видом с довольно широкой экологической амплитудой, предпочитает богатые суглинистые и достаточно увлажненные почвы и избегает поселяться в слишком сухих для нее местообитаниях [28]. Согласно схеме оптимальных эколого-фитоценологических ареалов хвойных древесных пород Западной Сибири Г.В. Крылова [29] граница сухости для этого вида совпадает с границами достаточно влаголюбивых ели и пихты, а граница влажности почвы включает даже переувлажненные и заболоченные почвы с тяжелым механическим составом. Исходя из этого, мы предположили, что семена этого вида более успешно будут прорасти при избыточной влажности почвенного субстрата, нежели при его повышенной сухости.

В вопросах потребности семян во влаге в период их прорастания наиболее изученным видом является сосна обыкновенная. В опытах с различными по влажности почвенными субстратами была установлена минимальная (3–7%) и максимальная (40%) объемная влажность, при которой может существовать этот вид [6]. К сожалению, аналогичных исследований по сосне кедровой сибирской ранее не проводилось. Результаты настоящего исследования показали, что на этапе прорастания семян не наблюдалось выраженных тенденций связи между происхождением семян и их энергией прорастания на 30-й день после посева в «родные» или сходные по влажности и трофности субстраты. Не выявлено статистически значимых

различий между количеством всходов из семян суходольных и заболоченных местообитаний как в микробиотопах, имитирующих природные условия, так и в различающихся по влажности искусственных почвенных субстратах (рис. 1). Однако в богатых субстратах (Б, Ж) энергия прорастания семян высокоплодородного кедровника травяно-болотного (ЦП 3) была выше, а в бедном (В, З) – ниже, чем у семян из других ценопопуляций. Очень низкая энергия прорастания семян отмечена в самом экстремальном микробиотопе – сосняке сфагновом (А), избыточно влажном и с выраженной анаэробностью условий.

Суммарная грунтовая всхожесть в целом имеет те же тенденции: минимальная доля всходов была зафиксирована в субстратах не только избыточно влажных, но и с низкой трофностью (сосняк сфагновый – А и мокрый субстрат – Е). Максимальной всхожестью характеризовались микробиотопы с высоким плодородием почвы (кедровник травяно-болотный – Б и богатый субстрат – Ж).

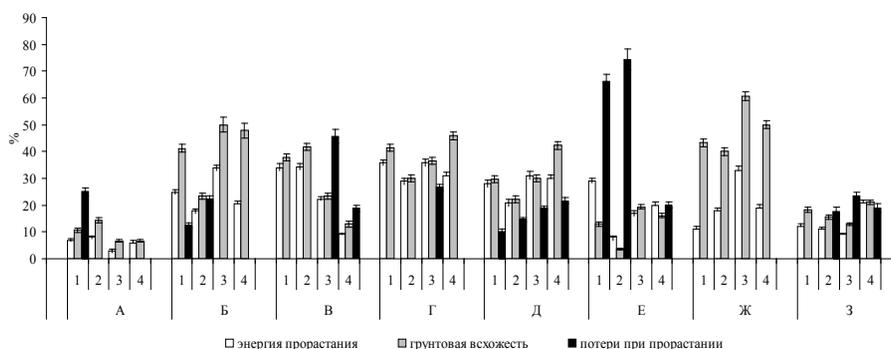


Рис. 1. Энергия прорастания, грунтовая всхожесть и потери при прорастании семян кедровника сибирского. Ценопопуляции – источники семян: 1 – кедровник мелкотравный в верхней части склона; 2 – кедровник зеленомошный в нижней части склона; 3 – кедровник травяно-болотный (согра) в долине притеррасного ручья; 4 – сосняк сфагновый с рямовым кедром в центральной части верхового болота. Почвенные субстраты: А – частично разложившийся сфагновый очес; Б – перегнойно-глеевый; В – подзол глееватый; Г – подзол иллювиально-железистый; Д – сухой супесчаный; Е – мокрый супесчаный; Ж – богатый суглинистый; З – бедный супесчаный

Анализ грунтовой всхожести семян из контрастных по фактору влажности природных экотопов не показал ожидаемой положительной реакции на сходный по гидрологическому режиму почвенный субстрат. Однако максимальная доля погибших после прорастания сеянцев из суходольных экотопов (ЦП 1, 2) была зафиксирована именно в избыточно влажном субстрате (Е). Более 40% из всходов кедровника травяно-болотного (ЦП 3) погибло в течение вегетационного сезона в сухой почве кедровника зеленомошного (В).

Всхожесть семян ценопопуляций, контрастных по трофности почвы, – высокоплодородного кедровника травяно-болотного (ЦП 3) и низкоплодородного кедровника зеленомошного (ЦП 2) в «родные» и противоположные по плодородию субстраты показали следующее. В почве кедровника травяно-болотного (Б) и на богатом субстрате (Ж) зафиксирована максимальная численность всходов ценопопуляции № 3 и низкая – ценопопуляции № 2. В почве кедровника зеленомошного (В) и на бедном гумусом субстрате (З) семена ценопопуляции № 3, напротив, продемонстрировали более низкую всхожесть. Эта тенденция подтверждается данными, приведенными в табл. 3.

Таблица 3

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена: влияние влажности и трофности почвы на всхожесть семян

Признак	Происхождение семян	Запас влаги	Запас гумуса
Энергия прорастания	Кедровник зеленомошный	-0,29	-0,30
	Кедровник травяно-болотный	+0,64	+0,81*
Грунтовая всхожесть	Кедровник зеленомошный	-0,33	-0,26
	Кедровник травяно-болотный	+0,57	+0,76

* Статистически значимая корреляция ($p < 0,05$).

Анализ морфоструктуры 1-летних сеянцев показал, что число семядольных листьев, сформированных еще в эмбриональной фазе развития зародыша, во всех почвенных субстратах минимальным было у сеянцев из семян кедровника зеленомошного (10,34 шт.), максимальным – из более «качественных» семян кедровника травяно-болотного (10,60 шт.) и сосняка сфагнового (10,66 шт.). Более длинные семядольные листья отмечены у сеянцев, взошедших на почвах кедровника зеленомошного (В) и кедровника мелкотравного (Г), имеющих в различной степени выраженный моховой покров (рис. 2). Самые короткие семядольные листья сформировались, как это ни странно, на плодородной почве кедровника травяно-болотного (Б) и на богатом субстрате (Ж). Оба эти субстрата характеризуются повышенным содержанием валового (соответственно 4,91 и 2,6 т/га) и легкогидролизуемого (соответственно 981,2 и 285,6 кг/га) азота. Ранее в исследованиях Н.Е. Судачковой [30] и В.Н. Габеева [3] была отмечена повышенная чувствительность сеянцев сосны кедровой сибирской к избытку азота. По нашим данным, более выраженной реакцией отличаются сеянцы из семян кедровника зеленомошного, произрастающего на низкоплодородных подзолистых почвах. Длина их семядольных листьев была отрицательно связана с запасами валового и легкогидролизуемого азота ($r = -0,69^*$ и $r = -0,63$ соответственно; * – статистически значимая корреляция ($p < 0,05$). Следует отметить, что у сеянцев из семян высокоплодородного кедровника травяно-болотного реакция на повышенное содержание азота была почти нейтральной ($r = +0,01$ и $r = -0,11$ соответственно).

Минимальная длина ювенильных побегов у «суходольных» ценопопуляций (ЦП 1 и 2) отмечена на избыточно влажных, а максимальная – на бедных субстратах. У ценопопуляций из «болотных» местообитаний (ЦП 3 и 4), напротив, более короткие побеги сформировались на сухом почвенном субстрате, длинные – на богатом.

Дисперсионный анализ влияния фактора влажности почвы на удлинение ювенильного побега показал несущественность различий между «суходольными» и «болотными» сеянцами на сухих почвенных субстратах (В, Г, Д) и достоверное превосходство «болотных» сеянцев над «суходольными» в избыточно влажных (А, Б, Е) субстратах ($F = 5,433$; $p = 0,0218$). По фактору трофности почвы также отмечено положительное влияние плодородных почв (Б, Ж) на рост ювенильных побегов сеянцев кедровника травяно-болотного ($F = 5,101$; $p = 0,0178$), в то время как на бедных почвах различия оказались менее значимыми. На активность заложения метамеров ювенильных побегов ни влажность, ни трофность почвы не оказали существенного влияния, однако следует отметить тенденцию к снижению активности органогенеза сеянцев на избыточно влажных почвах.

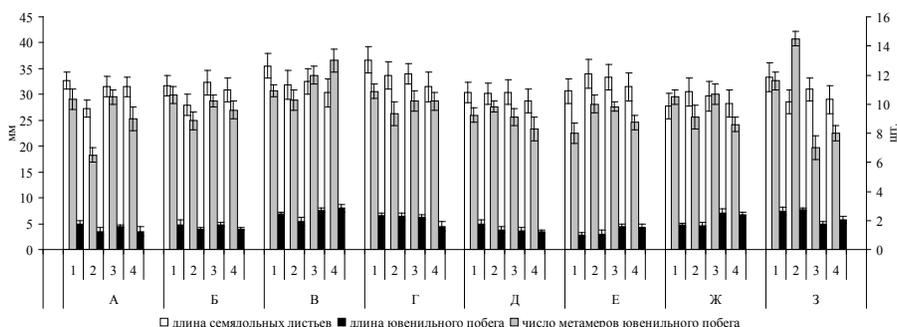


Рис. 2. Рост и органогенез 1-летних сеянцев кедра сибирского. Левая ось ординат – длина ювенильных сеянцев и ювенильного побега; правая ось ординат – число метамеров ювенильного побега. Обозначения см. на рис. 1

В целом полученные результаты показывают, что 1-летние сеянцы хуже развиваются в микробиотопах с более влагоемкими почвами, нежели на дренированных или даже сухих почвах. Причем избыточная влага плохо влияет как на «чужие» семена из суходольных экотопов, так и на «родные» из заболоченных. Отрицательное влияние оказывает и повышенная трофность почвы: на богатых субстратах (Б и Ж) заложилось на 6% меньше пазушных органов, на 8% были короче семядольные листья и на 10% меньше растянулся ювенильный побег. Однако здесь сеянцы из семян высокоплодородного кедровника травяно-болотного превосходили сеянцы из остальных 3 экотопов на 34% по длине ювенильного побега и на 9% по количеству органов на нем.

Планируя это исследование, мы предполагали, что по мере развития сеянцев будет ослабевать связь исследованных нами признаков с качеством семян и нарастать их зависимость от почвенных характеристик. Однако анализ корреляционных связей показал, что основным фактором, определяющим судьбу сеянца в начале онтогенеза, является развитость зародыша, которую мы в данной работе оценивали по его длине (табл. 4). Масса семян, косвенно характеризующая качество эндосперма, оказывает гораздо меньшее, но при этом положительное влияние на прорастание и морфогенез сеянцев, причем ее роль более важна в процессах роста семядольных листьев и ювенильного побега. Следует отметить, что во всех ценопопуляциях длина семядольных листьев ($r = +0,66$) и ювенильных побегов ($r = +0,76$) была слабо положительно связана с содержанием углеводов в эндосперме семян. На появление всходов влажность почвенного субстрата влияет слабо отрицательно, а на запас гумуса – слабо положительно. Однако развитие 1-летних сеянцев хуже протекает как при повышенной влажности, так и при повышенной трофности почвы.

Т а б л и ц а 4

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена: влияние влажности, трофности почвы и качества семян на прорастание и развитие сеянцев

Показатель	Энергия прорастания	Грунтовая всхожесть	Длина семядольных листьев	Длина ювенильного побега	Число метамеров
Запас влаги	-0,60	-0,56	-0,43	-0,43	-0,38
Запас гумуса	+0,31	+0,60	-0,34	-0,41	-0,33
Длина зародыша	-0,98*	+0,94*	+0,87*	+0,88*	+0,84*
Масса семян	+0,33	+0,21	+0,72	+0,61	+0,16

* Статистически значимая корреляция ($p < 0,05$).

Заключение

Основным фактором, определяющим успех появления и развития 1-летних всходов сосны кедровой сибирской, является качество семян, прежде всего развитость зародыша, которую мы оценивали по его длине. Избыточная влажность почвы, как и ее повышенная трофность, в целом негативно сказываются на всхожести семян и росте сеянцев. Однако при этом по ряду признаков (энергия прорастания, грунтовая всхожесть и длина ювенильного побега) прослеживается тенденция к положительной реакции всходов на «родной» субстрат, что указывает на их биологические особенности, обусловленные происхождением. Особенно это заметно на примере семян, сформированных в условиях высокой трофности почвы (ценопопуляция кедровника травяно-болотного), демонстрирующих повышенную жизнеспособность на богатом почвенном субстрате и в микробиотопе, имитирующем природные условия «материнского» экотопа.

Мы полагаем, что одной из наиболее вероятных причин появления различий в биологических свойствах прорастающих семян является генетиче-

ская дифференциация «материнских» групп популяций [6, 31]. По Г. Стеббину [32], успешность эволюционного прогресса у растений во многом определяется адаптациями к распространению семян и укоренению сеянцев. Изучение механизма связи «генотип – среда» в жизненном цикле сосны обыкновенной показало, что почвенный субстрат селекционирует генофонд зародышей на совместимость с собой [33]. При расселении семена попадают в различные условия, а новая среда (почвенный субстрат) из предоставленных для отбора растений вычлениет наиболее адаптированные к ней; чем ближе почвенные условия произрастания «дочерней» популяции (всходов) к условиям роста «материнской», тем выше качество отбора и теснее связь «генотип – среда».

Ранее нами была установлена выраженная фенотипическая и генотипическая дифференциация «материнских» ценопопуляций сосны кедровой сибирской лесоболотного экологического профиля по факторам влажности и трофности почвы [34]. Это позволяет предположить, что выявленные существенные различия между экологическими группами «материнских» деревьев способствовали формированию биологической разнокачественности их семенного потомства. Учитывая, что на уровне «материнских» ценопопуляций более сильное дифференцирующее влияние оказала не влажность почвы, а ее трофность, тенденция к положительной реакции у семян, сформированных в условиях высокого плодородия, на богатые почвенные субстраты вполне закономерна и полученные результаты могут свидетельствовать в пользу объективности существования почвенных экотипов.

Литература

1. Семечкин И.В., Поликарпов Н.П., Ирошников А.И. Кедровые леса Сибири. Новосибирск : Наука, 1985. 256 с.
2. Смолоногов Е.П. Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины (эколого-лесоводственные основы оптимизации хозяйства). Свердловск : Изд-во УрО АН СССР, 1990. 288 с.
3. Габеев В.Н. Экология выращивания хвойных. Красноярск : ИЛИД СО РАН, 1992. 187 с.
4. Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф. Ускоренное выращивание сеянцев и культур кедрового в Восточной Сибири. Красноярск : СибГТУ, 2001. 254 с.
5. Голиков А.М., Кирюхина Н.А. Величина семян и рост однолетних тепличных сеянцев ели // Выращивание и формирование высокопродуктивных насаждений в южной подзоне тайги. Л. : Изд-во ЛенНИИЛХ, 1984. С. 16–21.
6. Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Естественное лесовозобновление в Западной Сибири (эколого-географический очерк). Екатеринбург : УрО РАН, 2004. 198 с.
7. Данченко А.М., Кабанова С.А. Оценка роста полусибирского потомства сосны кедровой сибирской в открытом грунте и теплице // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV, № 2–3. С. 174–178.
8. Ефремов С.П., Седельникова Т.С., Пименов А.В. Морфологические особенности шишек лиственницы сибирской в условиях болотной согры и суходола // Хвойные бореальной зоны. 2006. Т. XXIII, № 2. С. 223–227.

9. Ефремов С.П., Пименов А.В. Посевные качества семян болотных и суходольных экотипов *Pinus sylvestris* L. // Хвойные бореальной зоны. 2004. Вып. 2. С. 56–61.
10. Седельникова Т.С., Пименов А.В. Репродуктивные показатели хвойных в болотной согре и на суходоле // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2006. № 7. С. 116–120.
11. Поликарпов Н.П., Дашко Н.В. Выращивание посадочного материала // Кедровые леса Сибири. Новосибирск : СО АН СССР, 1985. С. 162–171.
12. Auld T.D., Morrison D.A. Genetic determination of erect and prostrate growth habit in five shrubs from windswept headlands in the Sydney Region // Australian Journal of Botany. 1992. Vol. 40. P. 1–11.
13. Пихельгас Э. Зависимость качества семян и роста лесных культур от местопроизрастания материнских насаждений сосны // Сборник научных трудов Эстонской сельскохозяйственной академии. 1973. № 89. С. 26.
14. Этверк И.Э. Разнообразие ели обыкновенной в Эстонской ССР : автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Таллин, 1974. 131 с.
15. Кречетова Н.В. Экологическая разнокачественность саженцев сосны обыкновенной в Поволжье // Восстановление, выращивание и комплексное использование сосновых лесов России на базе боров Среднего Поволжья : тез. докл. всерос. науч.-техн. конф. Йошкар-Ола, 1995. С. 31–32.
16. Ефимов Ю.П. Итоги многолетнего испытания материнских деревьев сосны обыкновенной по семенному потомству // Генетическая оценка исходного материала в лесной селекции. Воронеж : НИИЛГиС, 2000. С. 33–44.
17. Päävänen J. Development of mire originated Scots pine on mineral soil // SUO. 1989. Vol. 40. P. 310.
18. Рубцов В.И., Смирнова М.Ю. К вопросу о влиянии лесотипологического происхождения семян сосны на рост молодяков // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 1976. № 2. С. 22–24.
19. Авров Ф.Д., Воробьев В.Н. Проблемы и перспективы лесовосстановления и лесного семеноводства // Лесное хозяйство. 1992. № 5. С. 39–41.
20. Долголиков В.И. Семенное потомство быстрорастущих деревьев хвойных пород // Выращивание и формирование высокопродуктивных насаждений в южной подзоне тайги. Л. : Наука, 1984. С. 55–60.
21. Поджарова З.С., Руденкова О.Ф. Семенная продуктивность сосны обыкновенной в зависимости от происхождения семян // Интенсификация лесного хозяйства в БССР. М. : Наука, 1987. С. 70–78.
22. Ермаков А.И. Методы биохимического исследования растений. Л. : Колос, 1972. 456 с.
23. Некрасова Т.П. Плодоношение кедра в Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1961. 71 с.
24. Ирошников А.И. Изменчивость качества семян хвойных пород в Восточной Сибири // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск : ИЛИД СО АН СССР, 1974. С. 58–77.
25. Воробьев В.Н. Особенности плодоношения кедра сибирского в горных условиях // Биология семенного размножения хвойных в Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1974. С. 15–70.
26. Воробьев В.Н. Семена кедра сибирского. Новосибирск : Наука, 1979. 129 с.
27. Заборовский Е.Н. Прорастание семян кедра сибирского и вопросы подготовки их к весеннему посеву // Сборник работ по лесному хозяйству. М. ; Л., 1961. Вып. IV. С. 201–227.
28. Горожанкина С.М., Константинов В.Д. География тайги Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1978. 190 с.
29. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1961. 236 с.

30. Судачкова Н.Е. Условия развития и минерального питания подроста семян кедрового сибирского // Физиологическая характеристика древесных пород Средней Сибири. Красноярск : Краснояр. кн. изд-во, 1965. С. 5–24.
31. Stern K., Roche L. Genetics of forest ecosystems. Berlin : Springer, 1974. 330 p.
32. Stebbins G.L. Flowering plants: evolution above the species level. Cambridge : Harvard Univ. press, 1974. 399 p.
33. Кузнецова Г.В. Семеношение и качество семян клонов кедрового сибирского разного происхождения на плантации в Красноярской лесостепи // Лесоведение. 2003. № 6. С. 42–48.
34. Велисевич С.Н., Петрова Е.А., Бендер О.Г., Зотикова А.П. Формирование структуры популяций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в заболоченных экотопах юга Томской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 2. С. 13–22.

Поступила в редакцию 15.11.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 1 (17). P. 109–121

doi: 10.17223/19988591/17/9

**Olga G. Bender¹, Svetlana N. Velisevich¹, Olga Yu. Chitorkina¹,
Albina P. Zotikova^{1,2}, Natalya A. Chernova^{1,2}**

*¹Institute for Monitoring of Climatic and Ecological Systems of Siberian
Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia*

²Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

ANALYSIS OF THE INFLUENCE OF SOIL PROPERTIES AND SEED ORIGIN ON SIBERIAN STONE PINE SEEDLING MORPHOGENESIS

*The influence of seed origin and quality of soil substrate on the germination activity, total germination and morphostructure of 1-year Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour), seedlings was investigated. Seeds for analysis were collected in 4-subpopulations in the southern subzone in the West Siberian taiga, between the Ob and the Tom rivers. Subpopulations were characterized by consecutive environmental change in the soil humidity gradient: *P. sibirica* forest with low herbs, *P. sibirica* forest with green mosses, swampy *P. sibirica* forest and mixed pine forest with sphagnum. Boggy *P. sibirica* forest was characterized by increased soil fertility. All seeds were germinated in 8 different micro-sites: 4 sites simulated forest soil conditions of mother subpopulations, 2 sites consisted of homogenous sandy-loam substrate with contrast humidity and 2 sites consisted of loam soil and sandy-loam substrate with contrast soil fertility. Seed quality was valuated by the total seed weight and the endosperm weight, the crude protein, fat and sugar contents. The embryo development was valuated by its length and the embryo chamber length. The tree seeds from mixed pine forest with sphagnum were characterized by minimum weights, but the total mass loss was compensated by their increased kernel mass. Biochemical analysis of proteins, lipids and carbohydrates in the seed endosperm showed increased lipids content in the seeds collected in pine forest with sphagnum. It is established that the main factor determining the success of germination and development of 1-year-old seedlings was the seed quality and the embryo development. The length of the embryo and the embryo chamber of seeds collected in forest with green mosses and forest with sphagnum were minimum,*

despite the moisture differences and low fertility soil. Longer seeds were in the seeds of P. sibirica forest with low herbs but seeds of swampy P. sibirica forest growing on the water capacity but the highly fertile soils were characterized the biggest size. High soil humidity as well as its increased fertility influenced seed germination and seedling growth generally in a negative way. However, the seeds formed at high soil fertility (swampy P. sibirica forest), seed germination activity, total seed germination and juvenile shoots size were higher in the rich loam soil and micro-site simulating conditions of mother subpopulation. The maximum number of dead seedlings after germination of terrestrial ecotopes was recorded in an excessively humid substrate. More than 40% of the seedlings of swampy P. sibirica forest died during the growing season in dry soil of P. sibirica forest with green mosses. It is hypothesized that the Siberian stone pine soil (edaphic) races can be identified primarily by soil fertility rather than soil humidity.

Key words: *Pinus sibirica*; seeds; germination; soil; humidity; fertility.

Received November 15, 2011