

## БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 634.0.228.7: 582.475.4

# ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ МУЖСКИХ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ У КЛОНОВ КЕДРА СИБИРСКОГО (*Pinus sibirica* Du Tour) РАЗНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В УСЛОВИЯХ КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

©2004г. Г.В.Кузнецова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН  
660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 26.12.02 г.  
Окончательный вариант получен 25.03.03 г.

Проведены исследования формирования мужских генеративных органов у клонов кедров сибирского различного происхождения в условиях Красноярской лесостепи в многолетнем цикле. Показана географическая и индивидуальная изменчивость по количеству формирования микростробиллов и жизнеспособности пыльцы. Установлено, что наступление "цветения", обилие микростробиллов, регулярность их образования существенно варьируют и при прочих равных условиях определяются наличием клонов, их наследственными особенностями и условиями внешней среды, а также влиянием подвоя.

**Ключевые слова:** кедр сибирский, клон, микростробиллы, изменчивость, пыльца, жизнеспособность, экотип.

Согласно некоторым представлениям (Chalupka, Giertych, 1977; Kleinschmit et al., 1980), у различных видов хвойных растений повышенная температура и пониженная влажность благоприятствуют мужской сексуализации. Литературные данные о влиянии погодных условий на органогенез мужских побегов кедров сибирского тем не менее противоречивы. Земляной (1971) считает, что сухая и жаркая погода отрицательно влияет на заложение микростробиллов кедров сибирского на Северо-Восточном Алтае. Наблюдения Николаевой (1975) в сходных условиях Западного Саяна показали, что повышение температуры воздуха в период заложения микростробиллов существенно увеличивает их количество. По данным Горошкевича (1989), увеличение количества тепла влияет на степень мужской сексуализации положительно, а сумма осадков - отрицательно. В условиях же средней тайги, как считает Горошкевич (1992), число микростробиллов, так же как и число женских шишек, возрастает с увеличением количества осадков в период заложения генеративных органов. Поэтому такие противоречивые мнения разных авторов требуют дальнейших исследований.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом изучения являлась географическая клоновая плантация кедровых сосен, созданная сотрудниками лаборатории лесной генетики и селекции Института леса СО РАН Н.Ф. Колеговой,

М.А. Щербаковой и др. в 1965 г. При создании архива клонов кедров прививки выполняли черенками из более 40 пунктов ареала кедров сибирского. В качестве подвоя использовали растения сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) на вырубке в местах естественного возобновления.

Исследования на клоновой плантации кедров сибирского проведены на экспериментальной базе Института леса ("Погорельский бор"), находящейся в Красноярской лесостепи в бассейне реки Бузим в 38 км от г. Красноярска. Климат района работ - резко континентальный со значительными колебаниями температуры по годам, среднегодовая температура воздуха — 1,3°C, сумма температур выше 5°C - 1968, годовое количество осадков - 410 мм, средняя продолжительность вегетационного периода - 149 дней.

Большая коллекция клонов кедров сибирского различного происхождения дала возможность изучить характер индивидуальной и географической изменчивости образования микростробиллов у климатипов кедров сибирского в одинаковых условиях произрастания.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение мужского "цветения" на клоновой плантации кедров в многолетнем цикле показало неравномерность пыления и различную интенсивность образования мужских стробиллов у разных клонов по годам. Число деревьев, имеющих

микростробилы на клоновой плантации в первые годы, было невелико (от 1-10%) в результате отпада, неравномерности роста подвоев. Репродуктивные органы привоя кедр в начале жизни имеют несколько замедленный темп развития, что можно объяснить общим ослаблением роста привитого побега в период срастания его с подвоем и приспособления к новым условиям (Храмова, 1974). Первые единичные мужские стробилы наблюдались у деревьев в возрасте 5-7 лет, характер пыления отличался нестабильностью (Колегова, 1977). С возрастом количество мужских побегов на прививках увеличилось. В 20-летнем возрасте число мужских соцветий достигало 900, в 37-летнем - более 9000 шт. на дерево в благоприятные для "цветения" годы.

На плантации растения кедр сибирского, различающиеся по происхождению, характеризуются повышенной изменчивостью особей по количеству микроспорофилловых колосков на мужском побеге (табл. 1). Ирошников (1974) выявил высокую вариабельность этого показателя ( $C = 25-59\%$ ) в пределах кроны одного дерева и выделил малоколосковые (7.4 шт. микроспорофиллов в колоске) и многоколосковые (16.9 шт.) формы в 70-80-летнем возрасте. В наших исследованиях на клоновой плантации кедр многоколосковая форма наблюдается у растений клонов кедр, черенки которых взяты с деревьев равнинных популяций Красноярского края (Козульский, Енисейский, Балахтинский лесхозы), Томской и Тюменской областей. В основном же количество микроспорофиллов, приходящихся на один мужской побег, а также количество микростробиллов на деревьях колеблются по годам как между клонами, так и в пределах клона. Среднее количество микроспорофиллов на одном мужском побеге составляет 4.5-14 шт., достигая максимального значения 29-31 шт. у отдельных деревьев разных клонов. По крупности, количеству микростробиллов выделяются клоны из равнинных популяций Красноярского края (Козульский, Енисейский лесхозы) и Тюменской области (Вагайский лесхоз): среднее количество микроспорофиллов на мужском побеге от 14 до 16 шт. По обилию микроспорофилловых колосков на одном мужском годичном побеге изменчивость значительно выше среди рамет клона, чем между клонами (табл. 1). Отмечается неравномерность развития формирования мужских стробиллов по годам, что объясняется как индивидуальными особенностями деревьев, так и неблагоприятными абиотическими факторами внешней среды в период закладки и формирования генеративных структур (Тучин, Сироткин, 1983; Горошкевич, 1989).

От числа формируемых микростробиллов на побегах зависит выход пыльцы на деревьях. У 20-летних клонов кедр сибирского разного происхождения была подсчитана средняя масса проду-

цируемой пыльцы на одно дерево. Для этого на дереве учитывалось число всех мужских стробиллов и среднее число микроспорофиллов в одном мужском соцветии. Массу образующейся пыльцы определяли путем учета мужских побегов на ветвях каждой мутовки в кронах деревьев и вычисления среднего выхода пыльцы из 100 мужских соцветий (Некрасова, 1972). Рассчитанная средняя масса продуцируемой пыльцы кедр сибирского с одного дерева у разных клонов колебалась от 2.1 до 82.9 г (табл. 2). Средняя масса пыльцы с одного дерева составляет  $50.7 \pm 9.6$  г (при коэффициенте вариации  $C_v = 68.4\%$ ). Максимальная масса пыльцы (244 г) отмечена у близкого к местному происхождению дерева (Козульский лесхоз).

С ухудшением условий произрастания маточных популяций и сокращением вегетационного периода связана неустойчивость образования пыльцы у южных клонов кедр (республика Бурятия, Селенгинский лесхоз), проявляющаяся в снижении значений как отдельных показателей, так и пыльцевой продукции в целом (12-132 г).

Различия между клонами кедр в продуцировании пыльцы связаны с генотипическими особенностями материнских популяций в разных условиях произрастания. Поэтому массу продуцируемой пыльцы деревьями различных климатипов на плантации следует рассматривать как генотипически закрепленную норму реакции кедр сибирского разного происхождения в новых условиях произрастания.

На данной прививочной плантации кедр сибирского площадью 0.8 га средняя продукция пыльцы всех климатипов (при 100%-ном цветении) может составлять 10.1 кг, в пересчете на 1 га - 12.6 кг. Известно, что у взрослых деревьев кедр сибирского в кедровниках Западного Саяна масса пыльцы на одно дерево колеблется от 0.03 до 8.60 кг, в среднесомкнутых насаждениях - 30-40, а в изреженных припоселковых - 110-150 кг/га (Ирошников, 1974). В естественных древостоях кедр на Алтае суммарная пыльцевая продукция у деревьев кедр сибирского с хорошо развитыми кронами в черневом подпоясе (450 м над уровнем моря) и на равнине при благоприятных условиях почти одинакова - 2.62 и 2.54 кг (с одного дерева) соответственно, и несколько больше (3 кг) она в припоселковых кедровниках (Некрасова, 1972, 1983; Земляной, 1982).

Наши исследования по продуктивности пыльцы с деревьев разных экотипов кедр сибирского на клоновой плантации показали, что даже в благоприятные годы плантация клонов кедр 20-летнего возраста слабо обеспечивается собственной пыльцой для перекрестного опыления. Поэтому требуется постоянное доопыление имеющихся деревьев, особенно в годы слабого образования мужских стробиллов.

Таблица 1. Изменчивость микростробилов на мужском побеге кедров сибирского у клонов разного происхождения

Происхождение клона, число клонов/число рамет	Годы наблюдений и фенные показатели микростробилов									
	1986		1994		1996		1998		2002	
	$X \pm m_x$ , шт.	$c_v, \%$	$X \pm m_x$ , шт.	$c_v, \%$	$X \pm m_x$ , шт.	$c_v, \%$	$X \pm m_x$ , шт.	$c_v, \%$	$X \pm m_x$ , шт.	$c_v, \%$
Красноярский край										
Козульский лесхоз, 82-85/23	$\frac{7.4 \pm 0.71}{13}$	38	$\frac{4.9 \pm 0.61}{15}$	117	$\frac{8.2 \pm 0.76}{15}$	38	$\frac{14.4 \pm 2.80}{20}$	39	$\frac{12.1 \pm 0.63}{28}$	<b>46</b>
Байкитский лесхоз, 131-132/9	$\frac{6.9 \pm 0.77}{12}$	35	$\frac{6.9 \pm 0.81}{8}$	16	$\frac{7.2 \pm 0.18}{8}$	9	$\frac{9.0 \pm 0.77}{11}$	17	$\frac{7.8 \pm 0.54}{15}$	44
Бирилюсский лесхоз 92-94/16	$\frac{9.3 \pm 1.30}{17}$	37	$\frac{9.5 \pm 2.05}{14}$	37	$\frac{7.8 \pm 0.65}{14}$	30	$\frac{12.1 \pm 0.73}{13}$	12	$\frac{7.7 \pm 0.66}{15}$	<b>41</b>
Ермаковский лесхоз (урочище Кулумыс), 32-34/1	$\frac{8.5 \pm 1.12}{13}$	32	$\frac{7.9 \pm 1.0}{12}$	31	$\frac{8.4 \pm 0.66}{12}$	27	$\frac{12.2 \pm 0.60}{15}$	14	$\frac{10.4 \pm 0.64}{27}$	46
Республика Бурятия										
Закаменую лесхоз, 1/9	$\frac{5.1 \pm 0.28}{6}$	11	$\frac{7.4 \pm 0.55}{9}$	15	$\frac{6.5 \pm 0.58}{9}$	28	$\frac{10.6 \pm 0.80}{13}$	15	$\frac{5.4 \pm 0.35}{13}$	32
Республика Казахстан										
Лениногорский лесхоз, 2-4/15	$\frac{7.8 \pm 0.85}{11}$	27	$\frac{8.7 \pm 0.94}{13}$	29	$\frac{8.4 \pm 0.62}{13}$	33	$\frac{12.5 \pm 0.80}{14}$	11	$\frac{9.8 \pm 0.53}{21}$	
Республика Алтай										
Верхне-Катунский лесхоз, 72-76/29	$\frac{7.0 \pm 0.39}{8}$	39	$\frac{7.4 \pm 0.52}{10}$	20	$\frac{7.9 \pm 0.49}{12}$	25	$\frac{9.4 \pm 0.97}{13}$	23	$\frac{8.8 \pm 0.77}{17}$	46
Иркутская область										
Черемховский лесхоз, 95-97/9	$\frac{8.9 \pm 1.27}{10}$	25	$\frac{8.3 \pm 0.60}{9}$	25	$\frac{7.8 \pm 0.61}{9}$	17	$\frac{9.9 \pm 1.0}{13}$	20	$\frac{6.0 \pm 0.32}{11}$	33
Тюменская область										
Вагайский лесхоз, 1/1	$\frac{18.5 \pm 1.10}{20}$	50	$\frac{13.2 \pm 1.13}{14}$	43	-	-	$\frac{13.8 \pm 2.45}{17}$	25	$\frac{9.9 \pm 0.83}{26}$	45
Сургутский лесхоз, 20-21/8	$\frac{6.2 \pm 0.92}{7}$	18	$\frac{5.6 \pm 0.48}{7}$	19	$\frac{6.8 \pm 0.43}{9}$	21	$\frac{10.4 \pm 0.55}{13}$	13	$\frac{7.1 \pm 0.36}{16}$	46

Примечание. В числителе указано среднее, а в знаменателе максимальное число.

Таблица 2. Формирование мужских генеративных органов и масса пыльцы у клонов кедров сибирского

Происхождение клона, число клонов/число рамет	Число, шт.						Вес пыльцы с дерева, г	Число, шт.		
	микростробилов на дереве		микроспорофиллов на дереве		микроспорофиллов в соцветии			микростро- билов на дереве	микроспорофиллов в соцветии	
	среднее	макс.	среднее	макс.	среднее	макс.	среднее		макс.	
	1986 г.						2002 г.			
Красноярский край										
Козульский лесхоз, 82-85/23	425	950	6120	27550	14.4	3-29	83/244	9021	12.1	20
Енисейский лесхоз, 107-108/12	330	-	5215	-	15.8	7-23	71	-	-	-
Балахтинский лесхоз, 110-113/9	283	352	4471	7744	15.8	6-22	61/89	-	-	-
Байкитский лесхоз, 131-132/13	18	213	854	2566	4.8	5-12	12/24	1300	7.8	15
Бириллюский лесхоз, 92-94/16	195	-	3061	-	15.7	9-24	41	7.7	15	-
Ермаковский лесхоз (урочище Кулумыс), 32-34/15	286	360	3065	4860	10.7	8-13	42/66	2520	10.4	27
Республика Бурятия										
Селенгинский лесхоз, 16.18/13	ПО	-	891	-	8.1	3-11	12	-	-	-
Закаменский лесхоз, 1/9	670	-	9715	-	14.5	9-25	132	3969	5.4	13
Республика Казахстан										
Лениногорский лесхоз, 2-4/15	199	390	2055	9700	10.3	5-25	28/76	2625	9.8	21
Республика Алтай										
Верхне-Катунский лесхоз, 72-76/29	16	-	152	-	9.5	5-14	2	728	8.8	17
Томская область										
Тимирязевский лесхоз, 130/8	269	410	3572	9020	13.3	11-22	48/99	-	-	-
Иркутская область										
Черемховский лесхоз, 95-97/9	236	461	2956	9358	12.5	8-20	40/124	-	-	-
Тюменская область										
Вагайский лесхоз, 1/1	370	-	6401	-	17.3	8-20	-	6768	9.9	26
Сургутский лесхоз, 20-21/8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание. "-" - данных нет.

На клоновой плантации кедра отмечаются различия в сроках начала "цветения" по годам. Так, раннее "цветение" мужских стробилов наблюдалось в первой декаде июня - 10-13 июня (1989, 1990, 1997, 2002 гг.), а позднее "цветение" отмечалось в третьей декаде июня - 25-28 июня (1985, 1987 гг.). Сроки зацветания прививок кедра связаны с накопленными суммами положительных температур. Считается, что сумма температур, предшествующих цветению, является показателем адаптации древесных растений к длительности вегетационного периода (Сарвас, 1970). В связи с совпадением времени прохождения нескольких ответственных процессов эмбрионального развития особое значение имеет погода в течение месяца перед опылением, в зоне южной тайги это - конец мая - первая половина июня. Известно, что митотические деления в стробилах начинаются только после подъема среднесуточной температуры выше 15°C при дневных максимумах до 25°C (Некрасова, 1983).

В наших исследованиях сумма эффективных температур  $>+5^{\circ}\text{C}$  на день вылета пыльцы колебалась в разные годы от 289 до 348 градусо-дней при средней многолетней, равной 312 градусо-дней. Близкие суммы эффективных температур от 272 до 354 градусо-дней и средней многолетней (308 градусо-дней), при которых происходило рассеивание пыльцы кедра сибирского в Новосибирской и Томской областях, получены Земляным (1982) и Некрасовой (1983). Вылет пыльцы кедра сибирского в западно-саианской популяции происходит при сумме эффективных температур в разные годы от 247 до 351.3 градусо-дней (Ирошников, 1974; Третьякова, 1990). Поданным метеорологической станции Красноярска, в условиях расположения прививочной плантации ("Погорельский бор") в мае-начале июня погода неустойчива, характерны поздневесенние заморозки до  $-5 \dots -9^{\circ}\text{C}$ , в это время весна оказывается критическим временем для урожая семян на прививочной плантации. Воздействие поздневесенних заморозков в период созревания микростробилов часто приводит к слабому "цветению" и даже полному отсутствию пыльцы кедра в эти годы.

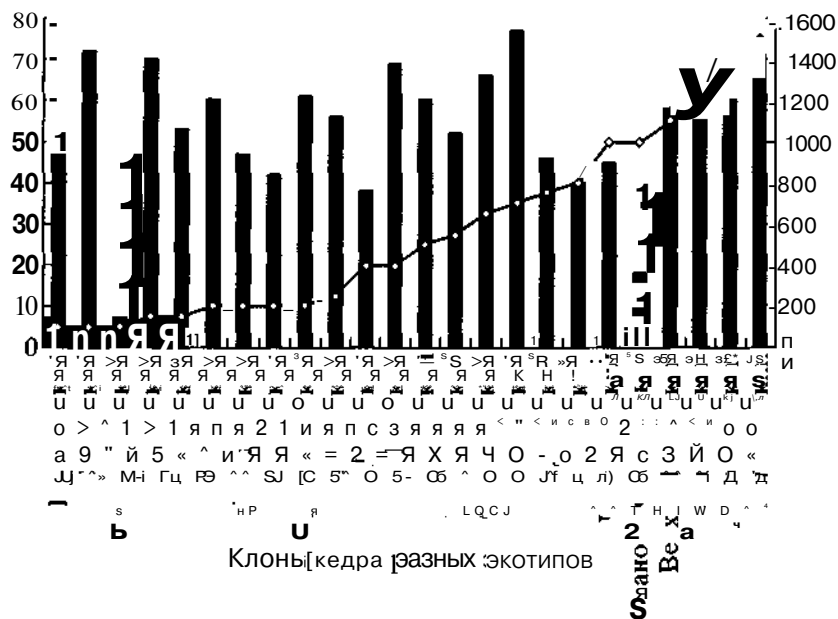
Обширные исследования отрицательного влияния температуры на развитие пыльцы почти 30 видов хвойных выполнены в Чехословакии (Chira, 1963, 1965; Kantor, Chira, 1965), в Швеции (Andersson et al, 1969; Eriksson et al., 1970), Канаде (Di-Giovanni, Kevan, 1991). У кедра сибирского понижение температуры (до  $-5^{\circ}\text{C}$ ) накануне или во время мейоза в микроспороцитах вызывает уменьшение количества и снижение качества пыльцы, вследствие чего происходит преждевременный отпад неопыленных мегастробилов, а в оставшихся содержится много недоразвитых и пустых семязачатков (Земляной, 1971, 1982).

Длительная дождливая погода в период цветения также резко ухудшает условия для развития и рассеяния пыльцы, в результате чего многие семязачатки не опыляются, происходит отпад шишек (Ирошников, 1985).

В наших исследованиях на прививочной плантации в 1987, 1988 гг. на количество микростробилов и качество пыльцы повлияло понижение температуры в начальный период микроспорогенеза (похолодание в мае до  $-3^{\circ}\text{C}$ ). Вследствие этого наблюдалось значительное уменьшение числа микростробилов на деревьях, они сформировались у небольшой части климатипов (от 10 до 25%), а жизнеспособность пыльцы была низкой. В 1989, 1991 и 1992 гг. в период созревания микростробилов на стадии сформировавшегося колоска вследствие заморозков в начале июня от  $-3$  до  $-7^{\circ}\text{C}$  произошло массовое обмерзание мужских генеративных органов. Наблюдалось полное отсутствие пыльцы на отдельных деревьях как результат того, что микростробилы погибли, не раскрываясь.

В 1986, 1994 гг. на прививочной плантации кедра отмечалось обилие мужских стробилов, при этом число цветущих привоев у клонов экотипов кедра: козульский, бирилюсский, ермаковский - Красноярский край; верхне-катунский - республика Алтай; лениногорский - республика Казахстан - достигало 76-100%. Особенно массовое "цветение" (82.7%) и обилие мужских стробилов у всех клонов кедра разных местопроизрастаний отмечено в 1998 г. Наиболее стабильный характер формирования микростробилов и выхода пыльцы у кедра на прививочной плантации в неблагоприятные периоды наблюдается у клонов из северных и горных популяций Красноярского края: Енисейский и Ермаковский лесхозы (урочище Кулумыс - 1500 м над уровнем моря). С ухудшением условий произрастания, сокращением вегетационного периода отмечается неустойчивость образования пыльцы у клонов из южных местопроизрастаний кедра, проявляющаяся в снижении значений как отдельных показателей, так и пыльцевой продукции в целом (табл. 2). Так, за период наблюдений с 1989 по 2002 гг. отмечено слабое "цветение" южных популяций Западной Сибири, республик Хакасии и Тувы.

Известно также, что не только заморозки в период вылета пыльцы, но и засуха в период заложения флоральных меристем приводят к ее стерильности (Третьякова, 1989). Однако и в таких условиях жизнеспособность пыльцы может колебаться у отдельных деревьев по годам от 19 до 100%. Так, в 1985 г. весна в Красноярской лесостепи была засушливой, что помешало нормальному развитию микроспорофилловых колосков, и у некоторых экотипов пыльца имела невысокую жизнеспособность (от Ю до 30%).



Зависимость жизнеспособности (по вертикали слева, %) пыльцы клонов кедра сибирского, взятых из разных популяций в Красноярской лесостепи, от высоты над уровнем моря (по вертикали справа, м).

Нужно отметить также, что в каждом клоне имеются как рано-, так и позднопылящие деревья. Это, конечно, создает неблагоприятные условия для опыления, но вследствие большого разнообразия клонов кедра разных экотипов на плантации имеются позднопылящие особи из северных популяций, раньше начинающих вегетацию, и ранопылящие деревья из горных популяций, а также пылящие в промежуточные сроки особи равнинных популяций кедра сибирского. Такая структура плантации увеличивает временной интервал вылета пыльцы и вероятность успешного опыления практически всех деревьев.

Важным фактором семенной продуктивности прививочной плантации является качество пыльцы, которое оценивается двумя показателями - жизнеспособностью, отражающей процент проросших пыльцевых зерен, и фертильностью, характеризующей морфологическую полноценность зерна (Третьякова, 1990; Абатурова, 1997).

Исследования жизнеспособности пыльцы по годам показали пониженную способность пыльцы к прорастанию в годы слабого мужского цветения (в среднем от 10 до 50%), в результате чего фактический урожай шишек значительно ниже числа формируемых структур, и высокую (в среднем от 50 до 90%) - в годы обильного цветения. Сравнительно высокая жизнеспособность пыльцы прививок кедра сибирского предопределяет хорошее оплодотворение семязачатков и высокий процент полных семян. Исследования жизнеспособности пыльцы в многолетнем цикле (1985—1998 гг.) имеющихся клонов кедра разных экотипов (рисунок) на прививочной плантации выяви-

ли, что клоны продуцируют жизнеспособную пыльцу (от 40 до 80%) и не обнаруживают существенных различий между собой в зависимости от мест произрастания. В большей степени наблюдается индивидуальная изменчивость жизнеспособности пыльцы у деревьев по годам в зависимости от внешних факторов и генотипа дерева. Так высокий коэффициент изменчивости (40,3-55,5%) жизнеспособности пыльцы по годам наблюдается у некоторых клонов экотипов кедр (байкитский и енисейский), жизнеспособность пыльцы отдельных деревьев у этих клонов колеблется от 10,9 до 84,3%. Существенных различий по величине общей длины пыльцевого зерна между деревьями разного происхождения не обнаружено, в основном наблюдается индивидуальная изменчивость размеров пыльцы у отдельных деревьев по годам в зависимости от сроков сбора и положения мужских колосков в кроне.

Снижение фактического урожая шишек в результате отпада макростробилов на ранних этапах развития было вызвано, прежде всего, недостатком продуцируемой пыльцы на плантации в связи с неравномерным и несбалансированным формированием микростробилов по годам, что объясняется как индивидуальными особенностями деревьев, так и условиями внешней среды в период закладки и образования генеративных структур. Позднее цветение микростробилов не отражается на качестве и количестве пыльцы, но поздневесенние заморозки в период созревания микростробилов могут привести к слабому мужскому цветению и полному отсутствию пыльцы на отдельных деревьях.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатурова М.П., Духарев В.А., Рябоконь СМ. Значение состояния семяпочки для опыления сосны обыкновенной // Лесоведение. 1997. № 1. С. 64-69.

Горошкевич С.Н. Динамика заложения микростробиллов на мужских побегах сосны кедровой сибирской в связи с погодными условиями // Экология. 1989. № 4. С. 33-39.

Горошкевич С.Н. Влияние погодных условий на органогенез и рост мужских и женских побегов кедрового сибирского в условиях средней подзоны тайги // Проблемы кедров. Экология кедровых лесов. Томск: Ин-т экол. природных комплексов СО РАН, 1992. Вып. 5. С. 19-28.

Земляной АМ. Особенности микроспорогенеза у кедрового сибирского на Алтае // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1971. Вып. 3. № 15. С. 51-58.

Земляной А.И. О генетической структуре популяций кедрового сибирского // Тез. докл. IV съезда ВОГИС. КИШИНЕВ: ШТИНИЦА, 1982. С. 179-180.

Ирошников А.И. Полиморфизм популяций кедрового сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: Изд-во Ин-та леса и древесины, 1974. С. 73-103.

Ирошников А.И. Орехопродуктивность кедровников // Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. С. 132-150.

Колегова Н.Ф. Географические прививочные плантации сосны и кедрового в Красноярской лесостепи // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 154-166.

Некрасова Т.П. Биологические основы семяношения кедрового сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 272 с.

Некрасова Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 169 с.

Николаева А.Н. Органогенез кедрового сибирского на Западном Саяне // Лесоведение. 1975. № 4. С. 86-92.

Сарвас Р. Адаптация популяций лесных деревьев к длительности вегетативного периода // Лесная генети-

ка, селекция, семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 108-111.

Третьякова И.Н. Изменчивость пыльцы хвойных Сибири // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. Москва: ЦНИИЛГиС, 1989. С. 207-208.

Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных. Новосибирск: Наука, 1990. 155 с.

Тучин П.В., Сироткин Ю.Д. Динамика мужского цветения клонов сосны на прививочной плантации // Тез. докл. Всесоюз. совещания по лесной генетике, селекции и семеноводству. Петрозаводск: Ин-т леса Карел, филиала АН СССР, 1983. Т. 2. С. 107-108.

Храмова Н.Ф. Плодоношение кедрового сибирского в прививках // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 105-115.

Andersson E., Ekberg J., Eriksson G. A summary of meiotic investigations in Conifers // Studia Forest. Suec. 1969. № 70. 20 p.

Chalupka W., Giertych M. The effect of polyethylene covers on the flowering of norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) grafts // Arbor. Kor. 1977. V. 22. P. 185-192.

Chira E. The pollen sterility of Scots and black pines (*Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold.) // Lesn. Casopis. 1963. V. 9. P. 821-826.

Chira E. The pollen development of Scotch and some other introduced pines // Ibid. 1965. V. 11. P. 595-604.

Di-Giovanni F., Kevan R.C. Factors affecting pollen dynamics and its importance to pollen contamination: A review // Canad. J. Forest. Res. 1991. V. 21. № 8. P. 1135-1170.

Eriksson G., Ekberg J., Jonsson A. Metotic investigation in pollen mothercells of Norway spruce cultivated in plastic green house // Hereditas. 1970. V. 66. P. 20.

Kan tor J., Chira E. Microsporogenesis at some species of *Abies* II Sbor. Vsoke' Skoly Zemedelske'v Brne. 1965. № 3. P. 179-185.

Kleinschmit J., Schmidt J., Hosenfeld B. Blüteninduktion bei Fichte und Douglasie // Forest. Holzwiss. 1980. Bd. 35. № 12. S. 240-242.

## Specific Features of Development of Male Generative Organs in Clones of the Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* De Tour) of Different Origins in the Krasnoyarsk Forest-Steppe

G. V. Kuznetsova

*Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

**Abstract**—The development of male generative organs of the Siberian stone pine clones of different origin was analyzed in the Krasnoyarsk forest-steppe for many years. Geographical and individual variability was described as concerns the number of microstrobils and pollen variability. The beginning of "flowering", abundance of microstrobils, and their regular formation were shown to markedly vary and, all other conditions being equal, be determined by the presence of clones, their hereditary features, and environmental conditions, as well by the influence of stock.

**Key words:** Siberian stone pine, clone, microstrobils, variability, pollen, viability, ecotype.