

УДК 630*[165.6 + 232.311.3]

Н.Н. Бессчетнова

Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия

Бессчетнова Наталья Николаевна окончила в 1989 г. Казахский сельскохозяйственный институт, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры лесных культур Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии. Имеет более 40 научных работ в области изучения эффективности лесной селекции и совершенствования селекционного потенциала плюсовых деревьев основных лесообразующих пород, селекции сосны обыкновенной.

E-mail: besschetnova1966@mail.ru, lesfak@bk.ru



СОДЕРЖАНИЕ ЖИРОВ В КЛЕТКАХ ПОБЕГОВ ПЛУСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Установлен наследственный характер различий плюсовых деревьев сосны обыкновенной по содержанию жиров в клетках годичных побегов. Зафиксирована дисперсия различного уровня на лесосеменных плантациях и в архивах клонов, созданных в Нижегородской области. Установлено, что факторы среды оказывают заметное влияние на проявление отмеченного разнообразия.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, плюсовые деревья, клоны, содержание жиров.

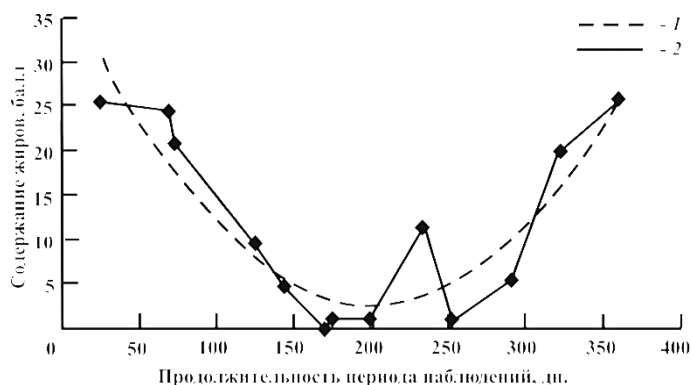
Одним из перспективных направлений развития лесного семеноводства в нашей стране выступает его переход на селекционно-генетическую основу [4, 5, 9]. В соответствии с этим преимущественным источником лесных семян должны стать лесосеменные плантации (ЛСП), созданные вегетативным потомством плюсовых деревьев основных лесообразующих пород [4, 7, 10]. Вместе с тем эффективность отбора по фенотипу, целесообразность его продолжения в традиционной форме, перспективность совершенствования схем реализации выступают предметом достаточно продолжительной дискуссии. Сформировавшиеся на текущий момент представления о результативности метода в лесной селекции неоднозначны, а порой противоречивы [3, 6, 7, 10]. Во многом такая ситуация вызвана недостаточным объемом объективной информации о многочисленных характеристиках плюсовых деревьев, что признается одной из проблем современной лесной селекции и определяет необходимость их активного и всестороннего изучения.

Объектом исследования явились плюсовые деревья сосны обыкновенной, сосредоточенные в архивах клонов № 1 и № 4 и используемые в ассортименте ЛСП № 24 государственного учреждения Нижегородской области «Семеновский спецсемлесхоз». Оценка соответствия ритмов их сезонного развития ходу изменений погодных условий нами давалась по результатам

анализа динамики содержания важнейших запасных веществ в побегах. Наблюдения проводились круглогодично. Первичная единица выборки в опыте представлена временными препаратами поперечных срезов из средней части годичного прироста, которые после окрашивания и фиксации анализировали с помощью микроскопа. Наличие жиров в клетках оценивали дифференцировано по учетным зонам каждой из тканей, используемых для анализа. В работу были привлечены: сердцевина, перимедуллярная зона ксилемы, сердцевинные лучи ксилемы, ранняя и поздняя ксилема, смоляные ходы ранней и поздней ксилемы, смоляные ходы флоэмы, прикамбиальная, прифеллогенная и средняя зоны флоэмы, корковая зона (зона паренхимных клеток, лежащая на периферии побега между феллогеном и внешней границей побега). Оценку давали по каждой учетной зоне тканей отдельно, в сумме баллов по всем учетным зонам и в средних значениях балльных оценок для учетной зоны. В качестве контроля визирования использовали неокрашенные срезы, с которыми сравнивали срезы, окрашенные соответствующими реактивами. Жиры обнаруживали реакцией на Судан III в соответствии с общепринятыми методами [8] в условных баллах по предложенной нами шкале [1]. Сроки взятия проб приурочены к характерным фенологическим состояниям растений: период покоя (первый срок учета), выход из состояния покоя (второй), начало образования поздней ксилемы (третий), переход в состояние покоя (четвертый), информативность которых была установлена нами ранее [2]. Схема опыта обеспечивала построение иерархических комплексов. Исходные данные по ним обрабатывали статистически с выполнением одно- и двухфакторного иерархического дисперсионного анализа.

Одним из важных показателей динамики биологического состояния древесных растений выступает характер сезонных изменений содержания жиров в клетках их побегов. Изучение специфики ритмов изменения содержания жиров в побегах вегетативных потомств плюсовых деревьев сосны обыкновенной, сосредоточенных на лесосеменных плантациях и в архивах клонов государственного учреждения Нижегородской области «Семеновский спецлесхоз», дало следующие результаты (рис. 1).

Рис. 1. Динамика содержания жиров в тканях побегов клонов плюсовых деревьев сосны обыкновенной в архиве клонов № 1 (начало периода наблюдений – 1 января): 1 – полиномиальная кривая, 2 – экспериментальная кривая



Как показывает рис. 1, общий характер изменений содержания жиров в побегах клонов сводится к следующему. В период зимнего покоя растений (вторая половина ноября – первая половина марта) у всех анализируемых объектов жиры присутствуют в наибольших количествах: 19,00...25,3 балл. С выходом растений из состояния покоя содержание жиров снижается и в апреле–мае в среднем достигает 9,17...4,87 балл. соответственно. В дальнейшем тенденция к их снижению сохраняется, и в средней части вегетационного периода (июнь, июль) фиксируется минимум (0...1,13 балл.). При этом разница между клонами на данном учетном отрезке времени минимальна (0...6,00 балл.). В июне (фаза интенсивного отрастания побегов) у всех клонов наблюдается абсолютный минимум (0 балл.), в этот момент различия между ними минимизируются или практически стираются. В августе тенденция в динамике содержания жиров изменяется на противоположную: возникает летний максимум. Практически у всех клонов содержание жиров возрастает (в среднем 11,80 балл.), а разница в суммарных значениях становится наибольшей: от 3,00 до 20,00 балл. В сентябре вновь происходит снижение в среднем до 0,26 балл., что формирует выраженный летний пик. В октябре, ноябре и декабре показатель устойчиво возрастает (4,96; 19,00; 24,20 балл. соответственно) и достигает зимнего максимума. В целом в период вегетации содержание жиров в некоторой мере флуктуирует, при этом общее их количество остается невысоким (в среднем не более 5,00 балл.). Сезонная динамика содержания жиров вполне адекватно описывается полиномиальным уравнением второй степени

$$y = 0,0009x^2 - 0,3624x + 39,077 (R^2 = 0,8273).$$

Сравнение по суммарному количеству жиров в учетных тканях побегов выявило неравнозначность плюсовых деревьев, введенных в состав опытных участков (рис. 2).

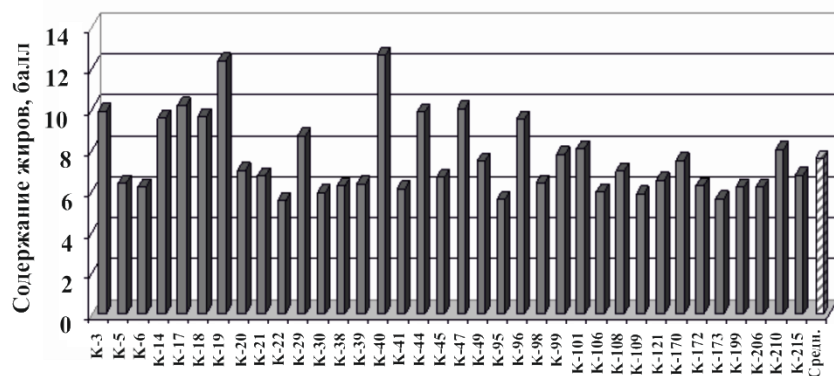


Рис. 2. Содержание жиров в тканях побегов плюсовых деревьев сосны обыкновенной (первый срок учета – январь)

Как видно на рис. 2, различия между сравниваемыми образцами значительны. Максимальные показатели имели клоны с индексами К-18 и К-40, минимальные – К-22 и К-95. Наибольшее значение (12,61 балл.) у клона К-40, что в 2,29 раза больше, чем наименьшее (5,50 балл.) у К-22.

Существенность установленных различий подтвердил однофакторный дисперсионный анализ (табл. 1), выполненный раздельно по четырем срокам учета: I – январь; II – апрель; III – июль; IV – декабрь.

Таблица 1

Оценка существенности различий между плюсовыми деревьями сосны обыкновенной по содержанию жиров в тканях побегов

Срок учета	Критерий Фишера		Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_{h^2}$)				Критерии различий, балл	
	$F_{оп}$	F_{05}/F_{01}	по Плохинскому		по Снедекору		HCP_{05}	D_{05}
			h^2	$\pm s_{h^2}$	h^2	$\pm s_{h^2}$		
Архив клонов № 1								
I	2,49	1,62/1,97	0,2296	0,0921	0,1423	0,1026	1,30	2,35
II	2,70	1,62/1,97	0,2441	0,0904	0,1589	0,1006	1,84	3,33
III	2,87	1,62/1,97	0,2553	0,0890	0,1718	0,0990	5,11	9,24
IV	3,65	1,62/1,97	0,3036	0,0833	0,2272	0,0924	3,46	6,26
Архив клонов № 4								
I	2,41	1,45/1,69	0,2258	0,0935	0,1358	0,1044	3,43	6,19
II	1,56	1,45/1,69	0,1586	0,1017	0,0586	0,1137	2,72	4,90
III	4,90	1,45/1,69	0,3719	0,0759	0,3023	0,0843	2,52	4,54
IV	1,94	1,45/1,69	0,1897	0,0979	0,0943	0,1094	4,23	7,63
ЛСП № 24								
I	3,92	1,45/1,69	0,3224	0,0823	0,2447	0,0918	2,65	4,78
II	3,38	1,45/1,69	0,2913	0,0861	0,2093	0,0961	2,02	3,64
III	2,42	1,45/1,69	0,2273	0,0939	0,1363	0,1050	4,94	8,91
IV	3,88	1,45/1,69	0,3203	0,0826	0,2423	0,0921	4,38	7,90

Материалы табл. 1 свидетельствуют о том, что в большинстве случаев учета в комплексах клонов плюсовых деревьев, введенных в состав объектов постоянной лесосеменной базы (ПЛСБ) и единого генетико-селекционного комплекса (ЕГСК), опытные критерии Фишера ($F_{оп}$) превосходят табличные значения как на 5 %-м, так и на 1 %-м уровне значимости. Лишь в одном случае (апрельский учет в архиве клонов № 4) не подтвердилась существенность различий на 1 %-м уровне значимости. Наименьшая существенная разность (HCP) и D -критерий Тьюки, обозначающие критический порог существенности различий, позволяют установить, между какими вегетативными потомствами он будет превышен при сопоставлении их средних значений. Следует отметить, что представленные оценки получены на фоне выровненных условий произрастания на каждом из опытных участков, что обуславливает минимизацию влияния внешних факторов на дифференциацию анализируемых растений по учитываемому показателю. При этом необходимо принимать во внимание, что изменение экологических условий для того или иного клона, вызванное его участием в составе разных объектов (и на ЛСП № 24, и в архи-

вах №1 и № 4), может привести к появлению у каждого из них вполне специфической реакции, связанной с индивидуальным порогом критических требований к ресурсному потенциалу среды. Это может выражаться, в том числе, в особенностях реализации их возможностей синтезировать, транспортировать, трансформировать и накапливать продукты фотосинтеза. Тогда можно ожидать и неодинаковый уровень дисперсии значений изучаемого признака на опытных участках.

Доля влияния организованных факторов, которые в нашем случае определены принадлежностью к тому или иному плюсовому дереву, при расчетах по алгоритму Плохинского составляет от 15,86 (архив клонов № 4, II срок учета) до 37,19 % (архив клонов № 4, III) и от 6,81 до 40,98 %. Расчет по алгоритму Снедекора дает несколько меньшие результаты: от 5,86 до 30,23 % по тем же срокам и объектам. Это справедливо в отношении вариантов, где отвергается нулевая гипотеза. Полученный результат свидетельствует о заметной генотипической обусловленности различий между вегетативными потомствами плюсовых деревьев по способности накапливать в своих тканях жиры. Такой уровень фиксируется во все сроки учета на всех обследованных участках. Это обуславливает принципиальную возможность привлечения данного показателя для включения в состав комплекса признаков при многомерной идентификации объектов лесной селекции: плюсовых деревьев, их клонов и семенных репродукций.

Вместе с тем влияние неорганизованных факторов, в число которых могут быть включены и факторы среды, оказывается преобладающим и во всех случаях учета превышает 50 %. Данное обстоятельство указывает на значительную зависимость проявляющейся способности плюсовых деревьев накапливать жиры в тканях побегов от воздействия внешних условий. Оно способно нивелировать разницу в показателях, имеющую генотипическую природу, и предопределяет возможность достаточно больших изменений в фенотипических проявлениях признака. Это влияние способно изменить соотношение в показателях определенного набора клонов при учетах в разные сезоны года, характеризующиеся несходными климатическими параметрами.

Эффективность действия всех организованных факторов, вызывающих различия между плюсовыми деревьями, представленными своими клонами в объектах ПЛСБ и ЕГСК по накоплению жиров, позволил установить двухфакторный дисперсионный анализ (табл. 2).

В половине случаев учета различия между плюсовыми деревьями несущественны: опытные критерии Фишера не превышают табличных значений. В вариантах, в которых нулевая гипотеза опровергается, влияние фактора «различия между ортетами» в целом достаточно заметно: от 22,96 (архив № 1, I срок учета) до 32,03 % (ЛСП № 24, IV).

Таблица 2

**Оценка существенности различий между плюсовыми деревьями
по накоплению жиров в тканях годичных побегов (2008 г.)**

Объект	Источник дисперсии	Критерий Фишера		Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_{h^2}$)			
				по Плохинскому		по Снедекору	
		$F_{оп}$	F_{05} / F_{01}	h^2	$\pm s_{h^2}$	h^2	$\pm s_{h^2}$
I срок учета							
Архив клонов № 1	Ортеты	1,84	1,80/ 2,30	0,2296	0,3684	0,1469	0,4080
	Раметы	1,53	1,44/ 1,68	0,2604	0,2465	0,1285	0,2905
Архив клонов № 4	Остаток	–	–	0,5100	0,4900	0,7246	0,2754
	Ортеты	1,27	1,59/ 1,93	0,2258	0,3742	0,1477	0,4120
ЛСП № 24	Раметы	2,73	1,32/ 1,48	0,3692	0,2103	0,3123	0,2292
	Остаток	–	–	0,4050	0,5950	0,5401	0,4599
ЛСП № 24	Ортеты	1,24	1,59/ 1,93	0,3224	0,3294	0,2457	0,3667
	Раметы	11,10	1,32/ 1,48	0,5335	0,1555	0,5816	0,1395
ЛСП № 24	Остаток	–	–	0,1441	0,8559	0,1727	0,8273
	II срок учета						
Архив клонов № 1	Ортеты	1,44	1,80/ 2,30	0,2441	0,3615	0,1679	0,3980
	Раметы	2,66	1,44/ 1,68	0,3552	0,2149	0,2964	0,2345
Архив клонов № 4	Остаток	–	–	0,4007	0,5993	0,5357	0,4643
	Ортеты	1,49	1,59/ 1,93	0,1586	0,4067	0,0599	0,4544
ЛСП № 24	Раметы	1,07	1,32/ 1,48	0,2208	0,2597	0,0207	0,3264
	Остаток	–	–	0,6205	0,3795	0,9194	0,0806
ЛСП № 24	Ортеты	1,65	1,59/ 1,93	0,2913	0,3445	0,2137	0,3822
	Раметы	3,15	1,32/ 1,48	0,3629	0,2124	0,3281	0,2240
ЛСП № 24	Остаток	–	–	0,3458	0,6542	0,4581	0,5419
	III срок учета						
Архив клонов № 1	Ортеты	2,10	1,80/ 2,30	0,2553	0,3562	0,1752	0,3945
	Раметы	1,56	1,44/ 1,68	0,2545	0,2485	0,1293	0,2902
Архив клонов № 4	Остаток	–	–	0,4902	0,5098	0,6955	0,3045
	Ортеты	2,59	1,59/ 1,93	0,3719	0,3036	0,2979	0,3394
ЛСП № 24	Раметы	2,69	1,32/ 1,48	0,2970	0,2343	0,2530	0,2490
	Остаток	–	–	0,3312	0,6688	0,4491	0,5509
ЛСП № 24	Ортеты	1,27	1,59/ 1,93	0,2273	0,3756	0,1482	0,4141
	Раметы	2,73	1,32/ 1,48	0,3683	0,2106	0,3118	1,8802
ЛСП № 24	Остаток	–	–	0,4044	0,5956	0,5400	0,4600
	IV срок учета						
Архив клонов № 1	Ортеты	3,27	1,80/ 2,30	0,3036	0,3331	0,2275	0,3695
	Раметы	1,16	1,44/ 1,68	0,1940	0,2687	0,0388	0,3204
Архив клонов № 4	Остаток	–	–	0,5024	0,4976	0,7337	0,2663
	Ортеты	0,88	1,59/ 1,93	0,1897	0,3917	0,1159	0,4273
ЛСП № 24	Раметы	3,68	1,32/ 1,48	0,4463	0,1846	0,4169	0,1944
	Остаток	–	–	0,3641	0,6359	0,4671	0,5329
ЛСП № 24	Ортеты	1,81	1,59/ 1,93	0,3203	0,3304	0,2432	0,3679
	Раметы	3,45	1,32/ 1,48	0,3638	0,2121	0,3406	0,2198
ЛСП № 24	Остаток	–	–	0,3159	0,6841	0,4162	0,5838

Действие различий между ракетами чаще оказывается существенным и по величине несколько большим в сравнении с вышеотмеченными значениями. Оно оценивается интервалом от 25,45 (архив № 1, III срок учета) до 53,35 % (на ЛСП № 24, I). Влияние данного фактора связано с неоднородностью вегетативного потомства отдельного плюсового дерева. Существующие регламенты и реализуемая в соответствии с ними агротехника создания ЛСП вегетативного происхождения и архивов клонов (от момента первичного освоения участка до этапа перехода растений в генеративную фазу) предусматривают предельно возможное выравнивание условий произрастания деревьев и минимизацию в этой связи их дифференцирующего эффекта. Кроме того, принятые приемы тиражирования и режимы выращивания посадочного материала обеспечивают однотипность его технологических параметров. Действенной причиной неравноценности прививок (именно этот метод размножения использовался для создания анализируемых объектов) является не только качество работ при их выполнении, но и индивидуальное состояние подвоя и привоя. Это может определять успешность их срастания и последующее развитие.

В заключение можно отметить, что плюсовые деревья сосны обыкновенной, представленные своими клонами в их архивах и на лесосеменных плантациях, существенно различаются по способности накапливать жиры в тканях годичных побегов. Выявленная дифференциация ассортиментного состава объектов ПЛСБ и ЕГСК устойчива и проявляется в течение всего года на каждом из обследованных участков. Отмеченная неоднородность вегетативного потомства плюсовых деревьев в значительной мере обусловлена генотипически, что подтвердили результаты одно- и двухфакторного дисперсионного анализа. Наследственный характер различий между плюсовыми деревьями по накоплению жиров в тканях побегов предопределяет целесообразность привлечения данного признака для осуществления многомерной идентификации объектов лесной селекции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бессчетнова Н.Н.* Содержание запасных веществ и ход лигнификации в тканях побегов у вегетативного потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Актуальные проблемы лесного хозяйства Нижегородского Поволжья и пути их решения: сб. науч. ст. по материалам науч.-практ. конф., посвященной 75-летию НГСХА. Нижний Новгород, 2005. С. 20–28.
2. *Бессчетнова Н.Н.* Сравнительный анализ сеянцев сосны обыкновенной по физиологическому состоянию в Семеновском специализированном семеноводческом лесхозе // Там же. С. 29–40.
3. *Ефимов Ю.П.* Генетико-селекционная оценка объектов постоянной лесосеменной базы // Генетика и селекция – на службе лесу: материалы междунар. науч. конф., Воронеж, 28–29 июня 1996 г. Воронеж: Изд-во НИИЛГиС, 1997. С. 298–307.
4. *Ефимов Ю.П.* О новой категории семенных плантаций древесных пород в лесном семеноводстве России // Материалы междунар. науч. конф. «Селекция, гене-

тические ресурсы и сохранение генофонда лесных древесных растений» (Вавиловские чтения): сб. науч. тр. ИЛ НАН Беларуси. Вып. 59. Гомель, 2003. С. 200–204.

5. Коновалов Н.А., Пугач Е.А. Основы лесной селекции и сортового семеноводства. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 176 с.

6. Петров С.А. Система плюсовой селекции // Разработка основ систем селекции древесных пород: тез. докл. совещания. Ч. I. Рига, 1981. С. 103–105.

7. Потылев В.Г. Проблемы лесного селекционного семеноводства // Лесохозяйственная информация. 1997. № 3. С. 14–30.

8. Прозина Н.М. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 205 с.

9. Стадницкий Г.В., Сметанин Г.М. Об учете и прогнозировании урожая семян хвойных пород // Лесн. журн. 1985. № 1. С. 22–27. (Изв. высш. учеб. заведений).

10. Царев А.П., Лаур Н.В. Вопросы и проблемы плюсовой селекции // Лесн. вестн. 2006. № 5. С. 118–123.

Поступила 28.06.10

N.N. Besschetnova

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy

Fat Content in Shoot Cells of Scotch Pine Elite Trees

Hereditary nature of differences of Scotch Pine elite trees in fat content in the cells of annual shoots has been determined. Dispersion of various levels has been detected on seed plantations and in clone archives of the Nizhny Novgorod region. Environmental factors made a considerable impact on the variety noted above.

Key words: scotch pine, elite trees, clones, fat content.
