

УДК 630*165.6 + 630*232.311.3

В.П. Бессчетнов, Н.Н. Бессчетнова

Нижегородская сельскохозяйственная академия

Бессчетнов Владимир Петрович родился в 1952 г., окончил в 1975 г. Казахский сельскохозяйственный институт, доктор биологических наук, профессор, декан факультета лесного хозяйства, заведующий кафедрой лесных культур Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии. Имеет 116 научных работ в области лесных культур, селекции и интродукции древесных и кустарниковых видов, эффективности лесной селекции и совершенствования селекционного потенциала природных популяций и плюсовых деревьев основных лесообразующих пород.

E-mail: lesfak@bk.ru

Бессчетнова Наталья Николаевна окончила в 1989 г. Казахский сельскохозяйственный институт, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры лесных культур Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии. Имеет около 50 научных работ в области эффективности лесной селекции и совершенствования селекционного потенциала плюсовых деревьев основных лесообразующих пород, селекции сосны обыкновенной.

E-mail: besschetnova1966@mail.ru

ОБРАЗОВАНИЕ И ЛИГНИФИКАЦИЯ КСИЛЕМЫ ПЛУСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Установлен наследственный характер различий плюсовых деревьев сосны обыкновенной по формированию клеток ксилемы и их лигнификации. Различия проявились на выровненном экологическом фоне архива клонов в условиях Нижегородской области и подтверждены результатами одно- и двухфакторного дисперсионного анализа.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, плюсовые деревья, архив клонов, ксилема, лигнификация клеток.

Селекционное совершенствование важнейших в хозяйственном отношении древесных пород рассматривается как одно из условий интенсификации лесного сектора национальной экономики [4, 5, 13, 14]. Такая стратегия отраслевого развития на современном этапе принята во многих странах.

Ее основные аспекты: создание постоянной лесосеменной базы и единого генетико-селекционного комплекса, оптимизация ассортимента их объектов [5, 9, 10, 13, 14]. Представители рода сосна (*Pinus* L.) и среди них сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) традиционно рассматриваются как наиболее ценные, широко и разнообразно используемые древесные растения. Целесообразность многоплановых исследований их селекционного потенциала подтверждается многочисленными публикациями [1, 2, 4, 8, 10–12]. Нижегородская

область в силу наличия на ее территории большого числа лесосеменных плантаций, архивов клонов, испытательных и географических культур, занимающих значительные площади, выступает прекрасным полигоном для проведения подобных работ [3, 7].

Цель исследований состояла в получении сравнительной оценки плюсовых деревьев сосны обыкновенной, введенных в состав объектов постоянной лесосеменной базы и единого генетико-селекционного комплекса по темпам образования и степени лигнификации ксилемы. Объектом исследования выступали плюсовые деревья сосны обыкновенной, вегетативное потомство которых представлено в архиве клонов № 12 государственного бюджетного учреждения Нижегородской области (ГБУ НО) «Семеновский спецлесхоз».

Каждое из 40 плюсовых деревьев (ортетов) в выборке было представлено 5 своими клонами (раметами.). При этом обеспечивалась территориальная полнота и равномерность их размещения на площади архива. Учетные побеги (в количестве не менее 3) заготавливали в среднем поясе периферии хорошо освещенного участка кроны. Первичной единицей выборки в опыте принят однократный учет временных препаратов поперечных срезов из средней части годичного прироста, которые после окрашивания и фиксации визировали с помощью микроскопа Микмед-2. Сроки взятия проб – декабрь 2010 г., когда камбий прекратил свою деятельность, формирование ксилемы завершено и все ее клетки претерпели лигнификацию [3]. Одревеснение клетчатки в

стенках клеток ксилемы выявляли с помощью качественной реакции флороглюцина на лигнин [6]. Корректность визуального определения степени и характера окрашивания тестировали на эталонах сравнения, которыми выступали срезы, не обработанные реагентом [3]. Степень лигнификации ксилемы устанавливали по соотношению ее зон с различным уровнем одревеснения. Интенсивность окрашивания тканей выступала качественным индикатором накопления лигнина и оценивалась в баллах от 0 до 5 [3]. Это позволяло выявить долю клеток с полной лигнификацией (одревесневших: 5 баллов), с частичной лигнификацией (полуодревесневших: 1 – 4 балла), без лигнификации (неодревесневших: 0 баллов). Баланс между зонами ранней и поздней ксилемы устанавливали в десятичных дробных числах как отношение числа рядов клеток в каждой из них.

В схему опыта были включены признаки непосредственного визуального учета и показатели, полученные путем их преобразования. Им были присвоены следующие нумерация и название: признак 1 – общее количество рядов клеток при радиальном визуальном учете в зоне ксилемы; признак 2 – число клеток ранней ксилемы; признак 3 – число неодревесневших клеток; признак 4 – число полуодревесневших клеток; признак 5 – коэффициент одревеснения как сумма отношений произведения числа рядов клеток на оценку их лигнификации в баллах (от 0 до 5 баллов) к максимальной (5 баллов) оценке; признак 6 – абсолютный процент одревеснения как отношение разницы между общим числом рядов клеток и числом неодревесневших клеток к общему числу клеток; признак 7 – относительный процент одревеснения как отношение суммы полностью одревесневших клеток и коэффициента относительного одревеснения к общему числу клеток; признак 8 – сумма полностью одревесневших клеток ранней и поздней ксилемы, имеющих оценку 5 баллов; признак 9 – общий относительный процент одревеснения: сумма скорректированных на долю от полного одревеснения численностей клеток ксилемы, имеющих любую степень одревеснения, отнесенная к их общему количеству в процентах.

В ходе анализа интенсивности формирования и степени лигнификации клеток ксилемы в годичных побегах плюсовых деревьев, представленных в архиве клонов № 12, установлена их неоднородность по значениям изучаемых показателей (рис. 1 – 3).

Изучаемые плюсовые деревья оказались неодинаковыми по числу клеток ксилемы (рис. 1). Наибольшее среднее значение ($46,00 \pm 1,76$ шт. у К-615) в 1,4 раза превышает соответствующий минимум ($33,67 \pm 1,45$ шт. у К-621). Достаточно велики оценки плюсовых деревьев с индексами К-602, К-616, К-623. Другие (К-604, К-584, К-586) сформировали наименьшее количество клеток. Большая часть сравниваемых образцов в той или иной степени приближена к общему среднему значению ($39,27 \pm 0,31$ шт.).

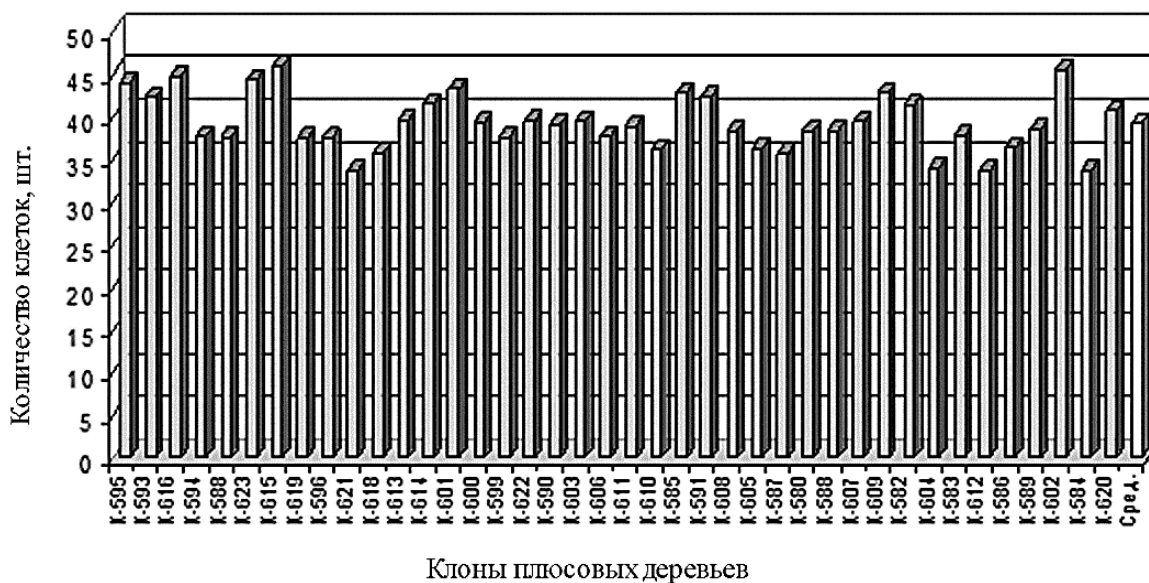


Рис. 1. Число слоев клеток ксилемы в побегах плюсовых деревьев

Различия между плюсовыми деревьями достаточно контрастно проявились и по числу неодревесневших клеток (рис. 2).

Разброс средних значений этого параметра составил от 0,00 шт. (у К-604) до $5,87 \pm 0,26$ шт. (у К-616) при обобщенном среднем значении $4,16 \pm 0,09$ шт. В определенной мере отмеченные соотношения между сравниваемыми образцами адекватны показателям одревеснения клеток ксилемы (рис. 3).

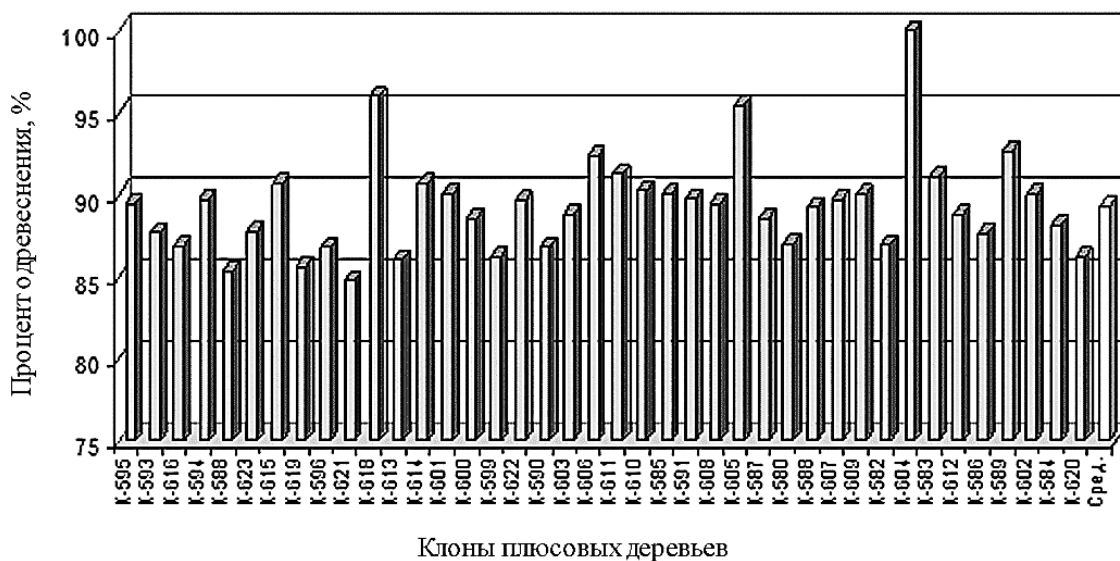
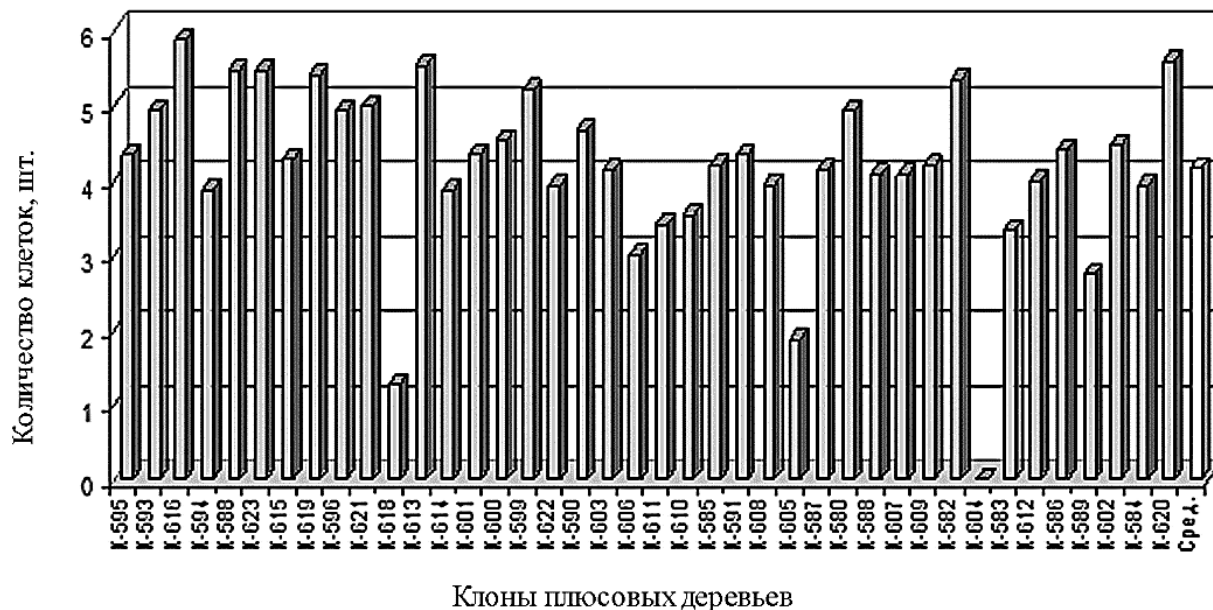


Рис. 2. Число неодревесневших клеток ксилемы в побегах плюсовых деревьев

Рис. 3. Процент одревесневших клеток ксилемы в побегах плюсовых деревьев

Как видно на рис. 2 и 3, объекты, обладавшие минимальным числом неодревесневших клеток, имели наиболее высокий уровень их лигнификации: К-604 ($100,00 \pm 0,00$ %); К-818 ($96,02 \pm 1,63$ %); К-605 ($95,45 \pm 1,52$ %). Напротив, те из них, которые характеризовались достаточным присутствием неодревесневших клеток, преимущественно демонстрировали меньший процент лигнификации: К-588 ($85,35 \pm 0,99$ %); К-621 ($84,78 \pm 1,42$ %); К-623 ($87,83 \pm 1,31$ %).

В целом несовпадение значений одревеснения клеток ксилемы плюсовых деревьев оказалось весьма заметным.

Минимальное число неодревесневших клеток ксилемы или полное их отсутствие свидетельствует о большей степени подготовленности растений к неблагоприятному зимнему периоду. Нередко большое число клеток неодревесневшей ксилемы

свойственно образцам с высоким общим числом клеток ксилемы, что свидетельствует о способности камбия формировать клетки ксилемы достаточно долго. При этом минимум лигнификации соответствует образцам с общим ограниченным числом слоев клеток ксилемы – их камбий прекратил работу раньше, и все клетки успели завершить процесс лигнификации. Они более приспособлены к существующим природным условиям. Следует отметить, что указанные различия проявились на выровненном экологическом фоне при соблюдении принципа единственного логического различия.

Существенность обнаруженных различий между плюсовыми деревьями по анализируемым показателям подтвердил однофакторный дисперсионный анализ (табл. 1).

Как свидетельствуют материалы табл. 1, различия между плюсовыми деревьями, размещенными в архиве клонов № 12, оказались достоверными по всем анализируемым признакам. Опытные критерии Фишера превосходят табличные значения как на 5-, так и на 1-процентном уровне значимости. Наименьшая существенная разность и *D*-критерий Тьюки обозначают критический порог существенности различий и позволяют установить, между какими объектами он будет превышен.

Доля влияния организованных факторов, которые в нашем случае определены принадлежностью к тому или иному плюсовому дереву, при оценках по методу Плохинского составляла от 16,79 (признак 8) до 31,07 % (признаки 7 и 9). Полученный результат свидетельствует о заметной генотипической обусловленности различий между вегетативными потомствами плюсовых деревьев по способности формировать ксилему и темпам ее лигнификации. Достигнутые оценки соответствуют представлению о выровненности условий произрастания на каждом из опытных участков и минимизации в соответствии с этим влиянием внешних факторов на дифференциацию анализируемых

Таблица 1

Оценки существенности различий между плюсовыми деревьями по степени развития и уровню одревеснения ксилемы

| Признак | Критерий Фишера | | Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_{h^2}$) | | | | Критерии различий | |
|---------|-----------------|----------|--|---------------|--------------|---------------|-------------------|----------|
| | | | по Плохинскому | | по Снедекору | | | |
| | $F_{оп}$ | F_{05} | h^2 | $\pm s_{h^2}$ | h^2 | $\pm s_{h^2}$ | HCP ₀₅ | D_{05} |
| 1 | 3,38 | 1,40 | 0,1907 | 0,0564 | 0,1371 | 0,0601 | 5,02 | 9,06 |
| 2 | 5,30 | 1,40 | 0,2695 | 0,0509 | 0,2227 | 0,0541 | 3,19 | 5,75 |
| 3 | 6,09 | 1,40 | 0,2980 | 0,0489 | 0,2535 | 0,0520 | 1,32 | 2,38 |
| 4 | 3,72 | 1,40 | 0,2056 | 0,0553 | 0,1533 | 0,0590 | 3,93 | 7,09 |
| 5 | 3,73 | 1,40 | 0,2061 | 0,0553 | 0,1539 | 0,0589 | 3,91 | 7,05 |
| 6 | 5,70 | 1,40 | 0,2843 | 0,0498 | 0,2387 | 0,0530 | 3,49 | 6,29 |
| 7 | 6,47 | 1,40 | 0,3107 | 0,0480 | 0,2673 | 0,0510 | 3,34 | 6,03 |
| 8 | 2,90 | 1,40 | 0,1679 | 0,0580 | 0,1123 | 0,0618 | 4,91 | 8,86 |
| 9 | 6,47 | 1,40 | 0,3107 | 0,0480 | 0,2673 | 0,0510 | 3,34 | 6,03 |

растений по учитываемому показателю. Вместе с тем влияние неорганизованных факторов, в число которых могут быть включены и факторы среды, оказалось преобладающим и во всех случаях учета близка к 70 % и выше. Данное обстоятельство указывает на значительную зависимость способности каплировать в своих побегах то или иное количество слоев клеток ксилемы от воздействия внешних условий. Оно способно нивелировать разницу в показателях, имеющую генотипическую природу, и предопределяет возможность достаточно больших изменений в фенотипических проявлениях признака.

Эффективность действия всех организованных факторов, вызывающих различия между плюсовыми деревьями по уровню развития и лигнификации клеток ксилемы, позволил установить двухфакторный иерархический дисперсионный анализ (табл. 2).

Таблица 2

Существенность различий между плюсовыми деревьями и их клонами по степени развития ксилемы и уровню ее одревеснения

| Признак | Источник дисперсии | Критерий Фишера | | Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_{h^2}$) | | | |
|---------|--------------------|-----------------|----------|--|---------------|--------------|---------------|
| | | | | по Плохинскому | | по Снедекору | |
| | | $F_{оп}$ | F_{05} | h^2 | $\pm s_{h^2}$ | h^2 | $\pm s_{h^2}$ |

| | | | | | | | |
|---|---------|------|------|--------|--------|--------|--------|
| 1 | Ортеты | 2,89 | 1,50 | 0,1907 | 0,0789 | 0,1391 | 0,0839 |
| | Раметы | 1,26 | 1,24 | 0,2709 | 0,2916 | 0,0681 | 0,3728 |
| | Остаток | – | – | 0,5384 | 0,4616 | 0,7928 | 0,2072 |
| 2 | Ортеты | 5,37 | 1,50 | 0,2695 | 0,0712 | 0,2227 | 0,0758 |
| | Раметы | 0,98 | 1,24 | 0,2058 | 0,3177 | 0 | 0 |
| | Остаток | – | – | 0,5247 | 0,4753 | 0,7773 | 0,2175 |
| 3 | Ортеты | 5,81 | 1,50 | 0,2980 | 0,0684 | 0,2536 | 0,0728 |
| | Раметы | 1,07 | 1,24 | 0,2103 | 0,3159 | 0,0168 | 0,3933 |
| | Остаток | – | – | 0,4918 | 0,5082 | 0,7296 | 0,2704 |
| 4 | Ортеты | 2,74 | 1,50 | 0,2056 | 0,0775 | 0,1569 | 0,0822 |
| | Раметы | 1,58 | 1,24 | 0,3077 | 0,2769 | 0,1367 | 0,3453 |
| | Остаток | – | – | 0,4867 | 0,5133 | 0,7064 | 0,2936 |
| 5 | Ортеты | 2,72 | 1,50 | 0,2061 | 0,0774 | 0,1577 | 0,0821 |
| | Раметы | 1,61 | 1,24 | 0,3112 | 0,2755 | 0,1427 | 0,3429 |
| | Остаток | – | – | 0,4826 | 0,5174 | 0,6996 | 0,3004 |
| 6 | Ортеты | 5,51 | 1,50 | 0,2843 | 0,0698 | 0,2389 | 0,0742 |
| | Раметы | 1,05 | 1,24 | 0,2116 | 0,3153 | 0,0124 | 0,3950 |
| | Остаток | – | – | 0,5041 | 0,4959 | 0,7488 | 0,2512 |
| 7 | Ортеты | 6,08 | 1,50 | 0,3107 | 0,0672 | 0,2673 | 0,0714 |
| | Раметы | 1,09 | 1,24 | 0,2096 | 0,3161 | 0,0219 | 0,3912 |
| | Остаток | – | – | 0,4797 | 0,5203 | 0,7108 | 0,2892 |
| 8 | Ортеты | 2,50 | 1,50 | 0,1679 | 0,0811 | 0,1145 | 0,0863 |
| | Раметы | 1,23 | 1,24 | 0,2751 | 0,2900 | 0,0643 | 0,3743 |
| | Остаток | – | – | 0,5570 | 0,4430 | 0,8213 | 0,1787 |
| 9 | Ортеты | 6,08 | 1,50 | 0,3107 | 0,0672 | 0,2673 | 0,0714 |
| | Раметы | 1,09 | 1,24 | 0,2096 | 0,3161 | 0,0219 | 0,3912 |
| | Остаток | – | – | 0,4797 | 0,5203 | 0,7108 | 0,2892 |

Во всех вариантах опыта различия между собственно плюсовыми деревьями – ортетами (каждое представлено комплексом клонов – рамет), оказались существенными. Опытные критерии Фишера превосходят соответствующие критические значения на 5- и 1-процентном уровнях значимости. Влияние фактора «различия между ортетами» достоверно и достаточно велико: от 16,79 % (по Плохинскому) и 11,45 % (по Снедекору) у признака 8 до 31,07 % (по Плохинскому) и 26,73 % (по Снедекору) у признаков 7 и 9.

Влияние этого фактора оказалось достоверным только при анализе по признакам 1, 4, 5. При этом эффективность его действия в целом сопоставима с результативностью фактора высшей иерархии. Возникновение влияния данного фактора связано с неоднородностью вегетативного потомства одного плюсового дерева и может быть объяснено из соображений о разнокачественности прививок. Остаточная дисперсия, формирующаяся под контролем факторов среды, преобладает практически во всех случаях: на ее долю приходится до 55,70 % (по Плохинскому) и 82,13 % (по Снедекору).

Таким образом, можно отметить, что плюсовые деревья сосны обыкновенной, представленные своими клонами в их архивах, существенно различаются по способности формировать ксилему в годовых побегах. Отмеченная неоднородность в значительной мере обусловлена генотипически, что подтвердили результаты одно- и двухфакторного дисперсионного анализа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бессчетнов В.П., Бессчетнова Н.Н. Селекционная оценка плюсовых деревьев сосны обыкновенной методами многомерного анализа // Лесн. журн. 2012. № 2(326). С. 58–64. (Изв. высш. учеб. заведений).
2. Бессчетнова Н.Н. Содержание жиров в клетках побегов плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Лесн. журн. 2012. № 4(328). С. 48–55. (Изв. высш. учеб. заведений).
3. Бессчетнова Н.Н. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Селекционный потенциал плюсовых деревьев. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & co. KG, 2011. 402 с.
4. Ефимов Ю.П. Семенные плантации в селекции и семеноводстве сосны обыкновенной. Воронеж: Истоки, 2010. 253 с.
5. Правдин Л.Ф., Яркин В.П. Научные основы организации устойчивой лесосеменной базы // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 125–142.
6. Прозина Н.М. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 205 с.

7. Рутковский И.В. Состояние лесного семеноводства и перспективы его развития // Пятый всероссийский съезд лесоводов (25–27 февр. 2003 г.). М.: ВНИИЛМ, 2003. С. 190–194.
8. Factors affecting effective population size estimation in a seed orchard: a case study of *Pinus sylvestris* / D.Gömöry, R. Longauer, L. Paule, R. Bruchánik [Access 11.04.2012: <http://www.cabi.org/forestsience/FullTextPDF/2011/20113212240.pdf>] // SLU/Publikationstjänst, Uppsala, Sweden, / Seed orchards: Proceedings from a conference at Umeå, Sweden, 26–28 September, 2007. P. 242–253.
9. Foff V., Foffová E. PROSAD a tool for projecting and managing data about seed orchards [Access 11.04.2012: <http://www.cabi.org/forestsience/FullTextPDF/2011/20113212210.pdf>] // SLU/Publikationstjänst, Uppsala, Sweden, / Seed orchards: Proceedings from a conference at Umeå, Sweden, 26–28 September, 2007. P. 60–69.
10. Fries A., Lindgren D., Andersson B. The Swedish Scots pine seed orchard Västerhus: a study of linear deployment [Access 11.04.2012: <http://www.cabi.org/forestsience/FullTextPDF/2011/20113212211.pdf>] // SLU/Publikationstjänst, Uppsala, Sweden, / Seed orchards: Proceedings from a conference at Umeå, Sweden, 26–28 September, 2007. P. 70–78.
11. Genetic comparison of *Pinus brutia* Ten. populations from different elevations by RAPD markers / Y. Kurt, B. Bilgen, N. Kaya, K. Isik [Access 11.04.2012: <http://www.cabi.org/forestsience/FullTextPDF/2011/20113388907.pdf>] // Notulae Botanicae, Horti Agrobotanici, Cluj-Napoca. 2011. Vol. 39, N 2. P. 299–304.
12. Growth differences in the Progeny Trials of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) / M. Kurm, A. Kiviste, U. Kaur, T. Maaten [Access 11.04.2012: <http://www.cabi.org/forestsience/FullTextPDF/2010/20103203140.pdf>] // Metsanduslikud Uurimused. 2009. Vol. 50. P. 84–97.
13. Matras J. A review of the seed orchard programme in Poland [Access 11.04.2012: <http://www.cabi.org/forestsience/FullTextPDF/2011/20113212228.pdf>] // SLU/Publikationstjänst, Uppsala, Sweden, / Seed orchards: Proceedings from a conference at Umeå, Sweden, 26–28 September, 2007. P. 165–176.
14. Swedish seed orchards for Scots pine and Norway spruce / D. Lindgren, B. Karlsson, B. Andersson, F. Prescher [Access 11.04.2012: <http://www.cabi.org/forestsience/FullTextPDF/2011/20113212224.pdf>] // SLU / Publikationstjänst, Uppsala, Sweden, / Seed orchards: Proceedings from a conference at Umeå, Sweden, 26–28 September, 2007. P. 142–154.

Поступила 22.05.12

V.P. Besschetnov, N.N. Besschetnova

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy

Formation and Lignification of Xylem of Scotch Pine Elite Trees

We have determined the hereditary nature of differences of Scotch Pine elite trees in xylem cell formation and lignification. The differences were revealed against an even environmental background of the clone archive under the conditions of the Nizhny Novgorod Region, and confirmed by the results of the one-factor and two-factor dispersion analysis.

Key words: Scots Pine, elite trees, clone archive, xylem, cell lignification.