

УДК 630*165.6 + 630*232.311.3

Н. Н. Бессчетнова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ПЛЮСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ПО СОДЕРЖАНИЮ КРАХМАЛА В ПОБЕГАХ

Установлена генотипическая обусловленность специфики плюсовых деревьев сосны обыкновенной по накоплению крахмала в тканях годичных побегов. Различия зафиксированы на объектах постоянной лесосеменной базы и единого генетико-селекционного комплекса, созданных в Нижегородской области. Заметное влияние на проявление разнообразия оказывают факторы среды и качество прививок.

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

Введение. Организация надежно функционирующей лесосеменной базы, центральное место в которой занимают лесосеменные плантации, созданные на селекционно-генетической платформе, является необходимым условием стабильной эксплуатации лесных ресурсов на основе их эффективного воспроизводства и устойчивого управления этим процессом [1–4]. Одним из сложных в решении вопросов остается формирование ассортимента таких объектов. Принято считать [4–6], что он должен быть представлен достаточным числом используемых плюсовых деревьев с широким спектром ценных признаков и свойств. При этом продуктивность насаждений и интенсивность их семеношения в значительной степени связана с резистентностью и адаптированностью растений к существующим экологическим условиям и преимущественно определяется соответствием ритмов их фенологического развития ходу сезонных изменений погодных условий в местах обитания.

Физиологические показатели объективно характеризуют биологическое состояние растительного организма, обуславливают его приспособленность к экологической обстановке и выживаемость: морозостойкость, продолжительность макро- и микроспорогенеза, сроки выхода из состояния покоя, темпы роста и др. Во многом они определяют различия между популяциями и экотипами [7, 8]. Содержание в тканях древесных и кустарниковых пород запасных веществ выступает надежным критерием сравнительной оценки их устойчивости к неблагоприятным факторам среды [9, 10]. Методы гистохимических исследований привлекаются достаточно широко для решения подобных задач [11]. В соответствии с этим нами была предпринята попытка определения физиологических показателей, в частности, наличия крахмала в побегах плюсовых деревьев сосны обыкновенной, размещенных в объектах постоянной лесосеменной базы (ПЛСБ) и единого генетико-селекционного комплекса (ЕГСК), созданных в Нижегородской области.

Цель работы: установить характер накопления крахмала клонами плюсовых деревьев сосны обыкновенной и на этой основе оценить степень наследственной обусловленности различий между ними по способности аккумулировать запасные вещества в тканях годичных побегов.

Методы и объекты исследования. Объектом исследований выступали одновозрастные клоны плюсовых деревьев сосны обыкновенной, сосредоточенные в их архивах и

представленные на лесосеменных плантациях (ЛСП) ГУ НО «Семеновский спецлесхоз». Каждое плюсовое дерево (ортет) представлено тремя своими клонами (раме-тами), на каждом из которых отбирали 3–5 нормально развитых ветвей. Элиминация влияния сопутствующих факторов обеспечивалась соблюдением ряда условий. Однолетние побеги срезали одновременно и равномерно с однотипных участков кроны: хорошо освещенная периферийная часть её среднего яруса. Первичная единица выборки в опыте представлена временными препаратами поперечных срезов из средней части годичного прироста, которые после окрашивания и фиксации анализировались с помощью микроскопа Микмед-2. Содержание крахмала оценивали по реакции на раствор Люголя [12] в условных баллах по предложенной нами шкале. Учет вели по зонам: сердцевине, перимедуллярной зоне ксилемы, ранней и поздней ксилеме, сердцевинным лучам, смоляным ходам, флоэме, – отдельно и по общей сумме. В качестве контроля визирования использовались неокрашенные срезы, не подвергавшиеся воздействию тестирующих реагентов. Сроки взятия проб приурочены к характерным фенологическим состояниям изучаемых растений: период покоя (первый срок учета), выход из состояния покоя (второй срок учета), начало образования поздней ксилемы (третий срок учета), переход в состояние покоя (четвертый срок учета). Схема опыта обеспечивала построение иерархических комплексов и выполнение однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа.

Результаты исследований и их обсуждение. Изучение содержания крахмала в клетках годичных побегов плюсовых деревьев, представленных на объектах анализа своими одновозрастными клонами, выявило заметные расхождения их средних значений (рис. 1–3).

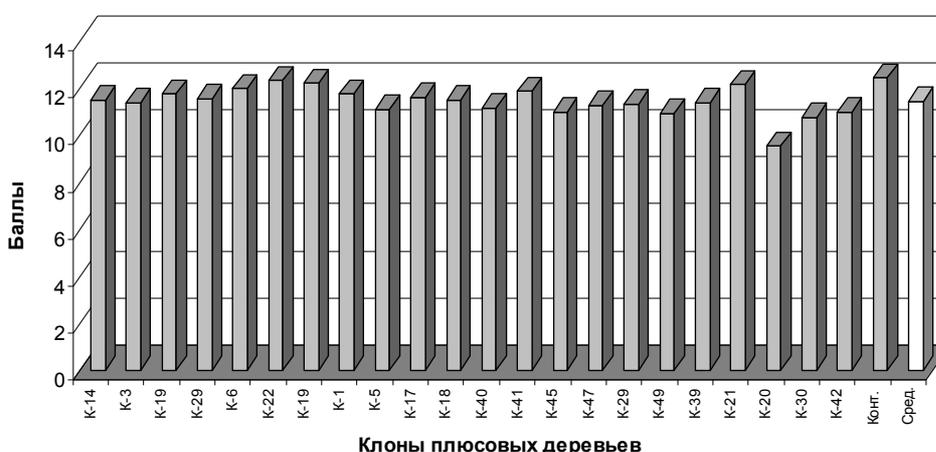


Рис. 1. Содержание крахмала (сумма баллов по учетным тканям и зонам) в архиве № 1 в первый срок учета (январь 2008 г.)

Различия зафиксированы в составе всех обследованных объектов ПЛСБ и ЕГСК. На каждом из них степень несовпадений при одновременном учете (04.01.2008 г.) оказалась неодинаковой, что в большей мере проявилось на ЛСП 24. Здесь минимальная оценка (4,50 балла) у клона К-6 в 4,12 и 2,78 раза меньше, чем у клона К-49 (18,56 балла) и обобщенного среднего (12,49 балла) соответственно.

Неодинаковый уровень разброса значений в представленных архивах клонов и на ЛСП в известной мере может быть связан со спецификой их ассортиментного состава. Кроме того отмеченная картина может объясняться еще и тем, что условия среды в

значительной степени определяют способность растений к реализации своего потенциала в синтезе запасных веществ. На бездефицитном фоне с высоким уровнем обеспеченности жизненно важными факторами (почвенного плодородия, освещенности и пр.) клоны, склонные к интенсивному продуцированию в благоприятных условиях существования, получают возможность проявить эту способность. При возникновении дефицита по какому-либо фактору они не смогут реализовать и продемонстрировать эти свои качества и лишь достигнут характеристик тех особей, которые отличались общим невысоким пределом образования и накопления органических соединений.

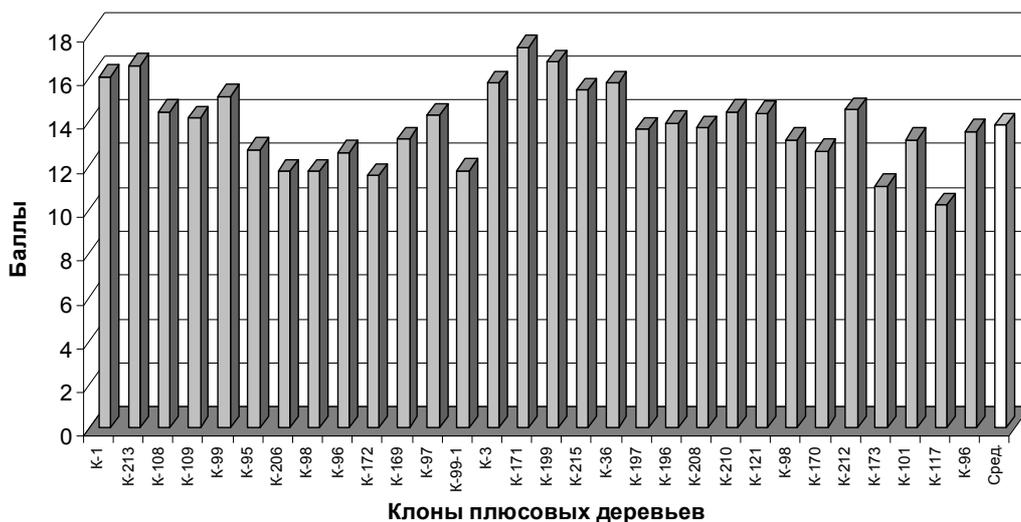


Рис. 2. Содержание крахмала (сумма баллов по учетным тканям и зонам) в архиве № 4 в первый срок учета (январь 2008 г.)

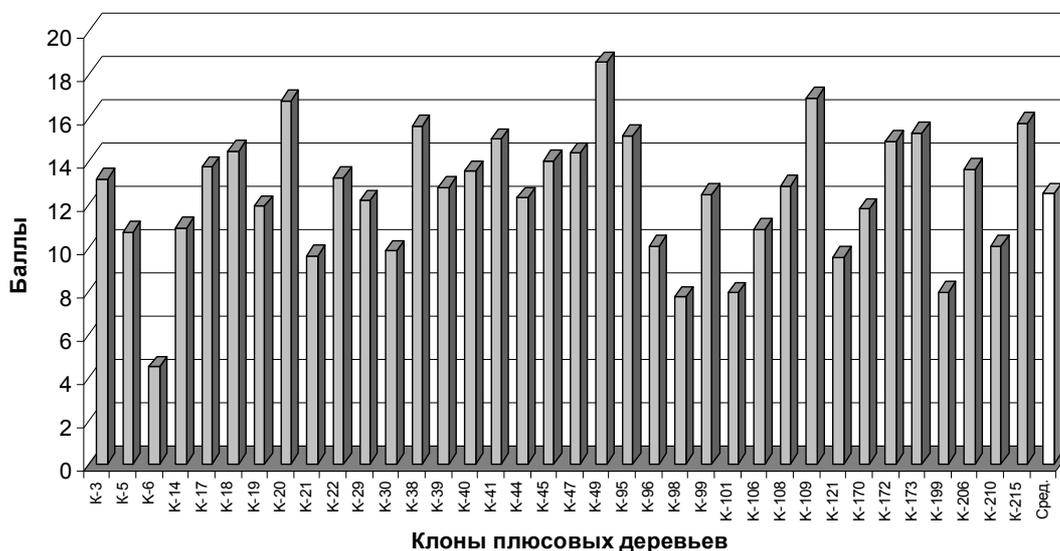


Рис. 3. Содержание крахмала (сумма баллов по учетным тканям и зонам) на ЛСП № 24 в первый срок учета (январь 2008 г.)

Чем полнее представлен экологический фон, тем контрастнее проявление одного и того же признака у сопоставляемых объектов. Так, на ЛСП № 24 основным фактором, отличающим условия произрастания на ней от таковых в архивах клонов, является оптимальное освещение кроны у всех рамет, а также более полное удовлетворение их потребности в элементах почвенного плодородия. Это определено принятыми схемами

размещения посадочных мест: на ЛСП площадь питания на одно растение в 3–4 раза больше, чем в архивах. Объяснить выраженную сглаженность показателя в архиве № 1 по сравнению с более контрастной картиной в архиве № 4 можно теми же причинами. Аналогичные выводы удастся сделать и по другим срокам учета, притом, что уровень содержания крахмала и соотношения между клонами в этих случаях оказались иными.

Существенность установленных различий подтвердил однофакторный дисперсионный анализ (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Оценки различий между плюсовыми деревьями сосны обыкновенной по содержанию крахмала в побегах

Срок учета	Критерий Фишера		Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_{h^2}$)				НСР	D-критерий Тьюки
			по Плохинскому		по Снедекору			
	$F_{оп}$	F_{05}/F_{01}	h^2	$\pm s_{h^2}$	h^2	$\pm s_{h^2}$		
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Архив клонов № 1								
I – январь 2008 г.	2,55	1,62/1,97	0,2337	0,0916	0,1470	0,1020	1,08	1,96
II – апрель 2008 г.	6,33	1,62/1,97	0,4309	0,0680	0,3721	0,0751	2,42	4,37
III – июль 2008 г.	1,58	1,62/1,97	0,1590	0,1006	0,0606	0,1123	2,65	4,79
IV – декабрь 2008 г.	2,48	1,62/1,97	0,2290	0,0922	0,1415	0,1026	2,15	3,89
Архив клонов № 4								
I – январь 2008 г.	3,66	1,45/1,69	0,3065	0,0838	0,2279	0,0933	2,58	4,65
II – апрель 2008 г.	2,74	1,45/1,69	0,2485	0,0908	0,1617	0,1013	3,01	5,42
III – июль 2008 г.	4,90	1,45/1,69	0,3719	0,0759	0,3023	0,0843	2,52	4,54
IV – декабрь 2008 г.	2,66	1,45/1,69	0,2433	0,0914	0,1558	0,1020	2,40	4,33
ЛСП № 24								
I – январь 2008 г.	5,53	1,45/1,69	0,4020	0,0727	0,3348	0,0808	3,51	6,33
II – апрель 2008 г.	1,95	1,45/1,69	0,1955	0,1002	0,0975	0,1124	0,65	1,18
III – июль 2008 г.	6,30	1,45/1,69	0,4337	0,0688	0,3708	0,0765	2,87	5,18
IV – декабрь 2008 г.	5,82	1,45/1,69	0,4143	0,0712	0,3488	0,0791	3,24	5,85

Материалы таблицы позволяют заметить, что в большинстве случаев учета в комплексах клонов плюсовых деревьев, введенных в состав объектов ПЛСБ и ЕГСК, опытные критерии Фишера превосходят свои табличные величины как на пятипроцентном, так и на однопроцентном уровне значимости. Наименьшая существенная разность и D-критерий Тьюки обозначают критический порог существенности различий и позволяют установить, между какими вегетативными потомствами он будет превышен.

Полученные оценки соответствуют представлению о выровненности условий произрастания на каждом из опытных участков и минимизации в соответствии с этим влияния внешних факторов на дифференциацию анализируемых растений по учитываемому показателю. При этом следует иметь в виду, что изменение экологических условий для того или иного клона (участие его в составе и ЛСП № 24, и архивах №1 и №4) может вызвать у каждого из них вполне специфическую реакцию, связанную 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 мы вправе ожидать и неодинаковый уровень дисперсии значений изучаемого признака на указанных опытных участках.

Доля влияния организованных факторов, которые в нашем случае определены принадлежностью к тому или иному клону, составляла от 19,55 до 43,37 % (на ЛСП № 24 во второй и третий срок учета соответственно). Сказанное 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 крахмал. Такой их 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, оказалось преобладающим и во всех случаях учета превышало 50 %. Данное обстоятельство указывает на значительную зависимость проявляющейся способности плюсовых деревьев накапливать в тканях своих побегов крахмал 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 по накоплению крахмала, позволила установить двухфакторный иерархический дисперсионный анализ (табл. 2).

В большинстве вариантов опыта различия между собственно плюсовыми деревьями – ортетами (каждое представлено комплексом клонов – рамет) оказались существенными. Опытные критерии Фишера превосходят соответствующие критические значения. Исключение составили: архив № 4 в первый и четвертый срок учета, архив № 1 в третий и четвертый срок учета. Влияние фактора «различия между ортетами» достаточно велико: от 23,37 (архив № 1 в первый срок учета) до 43,37 % (ЛСП № 24 в третий срок учета).

Действие различий между раметами соизмеримо с вышеотмеченными значениями и оценивается интервалом 22,25 – 47,37 % (в архивах клонов № 1 и № 4 в первый срок учета). Возникновение влияния данного фактора связано с неоднородностью вегетативного потомства одного плюсового дерева и может быть объяснено, исходя из следующих соображений. 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) предусматривает предельно возможное выравнивание условий произрастания 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) остается качество работ при их выполнении, как впрочем, и индивидуальное состояние подвоя и привоя. Это может в значительной мере определять успешность их срастания и последующее развитие. Такое объяснение выглядит вполне логичным, поскольку в пределах одного клона все его представители генетически идентичны.

Влияние факторов среды преобладает далеко не во всех случаях: на их долю приходится от 21,55 (ЛСП № 24 в четвертый срок учета) до 54,38 % (архив № 1 в первый срок учета).

Следует отметить, что двухфакторный иерархический дисперсионный анализ подтвердил оценки генотипической обусловленности различий между плюсовыми деревьями по содержанию крахмала, проявившиеся на объектах ПЛСБ и ЕГСК и отмеченные

в ходе однофакторного анализа (см. табл. 1, 2). При этом он позволил вычленить долю влияния такого фактора, как «различия между раметами».

Т а б л и ц а 2

**Оценка существенности различий между плюсовыми деревьями
по накоплению крахмала в побегах годичных побегов**

Объекты ПЛСБ, ЕГСК	Источник дисперсии (фактор влияния)	Критерий Фишера по факторам		Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_{h^2}$)			
		$F_{оп}$	F_{05} / F_{01}	по Плохинскому		по Снедекору	
				h^2	$\pm s_{h^2}$	h^2	$\pm s_{h^2}$
1	2	3	4	5	6	7	8
Первый срок учета: январь 2008 г.							
Архив клонов №1	различия между ортегами	2,196	1,80 / 2,30	0,2337	0,3665	0,1491	0,4070
	различия между раметами	1,227	1,44 / 1,68	0,2225	0,2592	0,0600	0,3133
	остаточная дисперсия			0,5438	0,4562	0,7910	0,2090
Архив клонов №4	различия между ортегами	1,339	1,59 / 1,93	0,3065	0,3352	0,2316	0,3714
	различия между раметами	6,463	1,32 / 1,48	0,4737	0,1754	0,4960	0,1680
	остаточная дисперсия			0,2199	0,7801	0,2724	0,7276
ЛСП № 24	различия между ортегами	1,890	1,59 / 1,93	0,4020	0,2907	0,3213	0,3299
	различия между раметами	8,172	1,32 / 1,48	0,4375	0,1875	0,4785	0,1738
	остаточная дисперсия			0,1606	0,8394	0,2002	0,7998
1	2	3	4	5	6	7	8
Второй срок учета: апрель 2008 г.							
Архив клонов №1	различия между ортегами	3,131	1,80 / 2,30	0,4309	0,2722	0,3615	0,3054
	различия между раметами	3,071	1,44 / 1,68	0,2878	0,2374	0,2607	0,2464
	остаточная дисперсия			0,2812	0,7188	0,3778	0,6222
Архив клонов №4	различия между ортегами	2,004	1,59 / 1,93	0,2485	0,3632	0,1655	0,4033
	различия между раметами	1,555	1,32 / 1,48	0,2566	0,2478	0,1303	0,2899
	остаточная дисперсия			0,4949	0,5051	0,7041	0,2959
ЛСП № 24	различия между ортегами	2,724	1,59 / 1,93	0,4322	0,2760	0,3561	0,3130
	различия между раметами	4,053	1,32 / 1,48	0,3263	0,2246	0,3248	0,2251
	остаточная дисперсия			0,2415	0,7585	0,3191	0,6809
Третий срок учета: июль 2008 г.							
Архив клонов №1	различия между ортегами	0,877	1,80 / 2,30	0,1590	0,4022	0,0796	0,4402
	различия между раметами	2,460	1,44 / 1,68	0,3789	0,2070	0,3013	0,2329
	остаточная дисперсия			0,4621	0,5379	0,6191	0,3809
1	2	3	4	5	6	7	8
Архив клонов №4	различия между ортегами	2,591	1,59 / 1,93	0,3719	0,3036	0,2979	0,3394
	различия между раметами	2,690	1,32 / 1,48	0,2970	0,2343	0,2530	0,2490
	остаточная дисперсия			0,3312	0,6688	0,4491	0,5509
ЛСП № 24	различия между ортегами	2,805	1,59 / 1,93	0,4337	0,2753	0,3582	0,3120
	различия между раметами	3,846	1,32 / 1,48	0,3181	0,2273	0,3125	0,2292
	остаточная дисперсия			0,2481	0,7519	0,3294	0,6706
Четвертый срок учета: декабрь 2008 г.							
Архив клонов №1	различия между ортегами	1,526	1,80 / 2,30	0,2290	0,3688	0,1495	0,4067
	различия между раметами	2,057	1,44 / 1,68	0,3137	0,2288	0,2216	0,2595
	остаточная дисперсия			0,4574	0,5426	0,6288	0,3712
Архив клонов №4	различия между ортегами	1,434	1,59 / 1,93	0,2433	0,3657	0,1649	0,4036
	различия между раметами	2,597	1,32 / 1,48	0,3511	0,2163	0,2901	0,2366
	остаточная дисперсия			0,4056	0,5944	0,5450	0,4550
ЛСП № 24	различия между ортегами	2,302	1,59 / 1,93	0,4143	0,2847	0,3361	0,3227
	различия между раметами	5,156	1,32 / 1,48	0,3703	0,2099	0,3856	0,2048
	остаточная дисперсия			0,2155	0,7845	0,2784	0,7216

Выводы

1. Плюсовые деревья сосны обыкновенной, представленные своими клонами в их архивах и на лесосеменных плантациях, существенно различаются по способности накапливать крахмал в тканях годичных побегов. Выявленная дифференциация ассортиментного состава объектов ПЛСБ и ЕГСК устойчива и проявляется в течение всего года на каждом из обследованных участков.

2. Отмеченная неоднородность вегетативного потомства плюсовых деревьев в значительной мере обусловлена генотипически, что подтвердили результаты однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа.

3. Содержание крахмала в побегах клонов плюсовых деревьев зависит от факторов среды, доля влияния которых составляет 21,55 – 54,38 %. Компонент дисперсии, связанной с различиями между раметами, также достаточно велик и оценивается пределами 22,25 – 47,37 %. Его возникновение объясняется преимущественно разнокачественностью прививок.

4. Наследственный характер контрастных различий между плюсовыми деревьями по накоплению крахмала в тканях побегов предопределяет целесообразность привлечения данного признака для осуществления многомерной идентификации объектов лесной селекции.

Список литературы

1. Яблоков, А. С. Лесосеменное хозяйство / А. С. Яблоков. – М.: Гослесбумиздат, 1965. – 465 с.
2. Коновалов, Н. А. Основы лесной селекции и сортового семеноводства / Н. А. Коновалов, Е. А. Пугач. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 176 с.
3. Правдин, Л. Ф. Научные основы организации устойчивой лесосеменной базы / Л. Ф. Правдин, В. П. Яркин // Научные основы селекции хвойных древесных пород. – М.: Наука, 1978. – С. 125 – 142.
4. Ефимов, Ю. П. О новой категории семенных плантаций древесных пород в лесном семеноводстве России / Ю. П. Ефимов // Селекция, генетические ресурсы и сохранение генофонда лесных древесных растений (Вавиловские чтения) / Матер. Междунар. научн. конф.: Сб. науч. тр. ИЛ НАН Беларуси. – Вып. 59. – Гомель, 2003. – С. 200 – 204.
5. Потылев, В. Г. Проблемы лесного селекционного семеноводства / В. Г. Потылев // Лесохозяйственная информация. – 1997. – № 3. – С. 14 – 30.
6. Царев, А. П. Вопросы и проблемы плюсовой селекции / А. П. Царев, Н. В. Лаур // Лесной вестник. – 2006. – № 5. – С. 118 – 123.
7. Демаков, Ю. П. Диагностика устойчивости лесных экосистем / Ю. П. Демаков. – Йошкар-Ола, 2000. – 416 с.
8. Карасева, М. А. Физиологическая оценка устойчивости лиственницы сибирской в Среднем Поволжье / М. А. Карасева, В. Н. Карасев, А. А. Моторкин // Хвойные бореальной зоны. Лиственница. – Вып. 1. – Красноярск, 2003. – С. 27 – 35.
9. Сергеев, Л. И. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений / Л. И. Сергеев, К. А. Сергеева, В. К. Мельников. – Уфа, 1961. – 223 с.
10. Сергеева, К. А. Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений / К. А. Сергеева. – М.: Наука, 1971. – 175 с.
11. Генкель, П. А. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений / П. А. Генкель, Л. Ф. Окнина. – М.: Наука, 1964. – 242 с.
12. Прозина, Н. М. Ботаническая микротехника / Н. М. Прозина. – М.: Высшая школа, 1960. – 205 с.

Статья поступила в редакцию 20.04.10.

N. N. Besschetnova

**COMPARATIVE ESTIMATION OF STARCH CONTENT
IN THE SPROUTS OF SCOTCH PINE PLUS-TREES**

Genotypical dependence of the specific nature of plus-trees of scotch pine on starch accumulation in a one-year sprouts` tissue is determined. Distinctions are fixed on the facilities of a constant forest and seed base and an integrated genetic-selection complex, created in the Nizhni Novgorod region. Environment factors and inoculations quality show telling impact on diversity manifestation.

Key words: *a Scotch pine, plus-trees, clones, starch content.*

БЕССЧЕТНОВА Наталья Николаевна – кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры лесных культур Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии. Область научных интересов – проблемы эффективности лесной селекции и совершенствования селекционного потенциала плюсовых деревьев основных лесообразующих пород. Автор 40 публикаций.

E-mail: lesfak@bk.ru