

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ХВОИ В ПОПУЛЯЦИЯХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*Pinus sylvestris* L.)

© 2014 А.Г. Лебедев

Вятская государственная сельскохозяйственная академия, г. Киров

Поступила 21.02.2014

Изучена изменчивость количественных признаков хвои в трех хорологически смежных популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Установлены уровни их индивидуальной изменчивости. Дана оценка внутри- и межпопуляционной гетерогенности выборок хвои по изучаемым признакам. Высказано предположение, что индекс формы поперечного сечения хвои может являться признаком-маркером популяций.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, хвоя, количественные признаки, внутри- и межпопуляционная изменчивость

При изучении популяционно-хорологической структуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в качестве маркеров успешно применяются морфофенотипические признаки генеративных органов – фены и индексы шишек, семян, семенных крылышек, а также число семядолей [1-7]. Однако использование их в феногеографии вида ограничивается периодичностью семеношения деревьев, непродолжительностью сезона возможной заготовки шишек, отсутствием действующих лесосек в пунктах отбора популяционных выборок [8]. Эти ограничения можно устранить при условии выделения высокоинформативных маркеров среди количественных признаков вегетативных органов. Поиск этих маркеров целесообразно начать с изучения изменчивости количественных морфофенотипических признаков хвои, так как некоторые из них давно и успешно применяются в таксономии, систематике и селекции вида *P. sylvestris* [9, 10].

А.И. Видякин на основании полученных закономерностей изменчивости количественных признаков генеративных органов, рекомендует выявлять маркеры разных уровней структурной организации сосны обыкновенной в хорологически смежных популяциях, специфика феногенетической структуры которых подтверждена данными феногеографии с использованием методов фенетического, изоферментного, молекулярно-генетического анализов [1, 5-7, 11]. Изучение признаков проводится последовательно с оценкой по определенным критериям на первом этапе уровней их изменчивости, на втором – гомогенности (однородности) выборок в популяциях, на третьем – гетерогенности (неоднородности) выборок на межпопуляционном уровне. При этом осуществляется поэтапный отбор признаков-кандидатов в маркеры популяций. В итоге оценки нескольких десятков количественных признаков

выявляются 1-2 маркера, а иногда они вообще не выявляются [6]. Данный методический подход, вероятно, может быть результативным и при изучении изменчивости количественных признаков вегетативных органов, в том числе хвои.

На основании изложенного целью наших исследований является анализ индивидуальной изменчивости количественных признаков хвои в хорологически смежных популяциях сосны обыкновенной и отбор из них маркеров популяционного уровня структурной организации вида.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проведены в трех хорологически смежных фенотипически выделенных ранее А.И. Видякиным [6] популяциях сосны обыкновенной – Сысоло-Вычегодской, Северодвинской, Верхневетлужской (рис.). Ареал первой популяции – левобережье р. Вычегды с притоком р. Сысола, второй – бассейн р. Юг и р. Северной Двины, третьей – верховья р. Ветлуги. В каждой популяции собрано по две популяционные выборки хвои (рис.). Для формирования выборки использовалось 70 деревьев (за исключением Сысольского лесничества Коми республики, где их количество равно 48).

От каждого дерева в средней части центрального побега 2012 г. отбирали по 20 пар хвоинок, которые помещали в отдельные пакетики. Соблюдали следующие принципы формирования выборок: 1) внутривнутрипопуляционная и межпопуляционная равноудаленность друг от друга (примерно 90-120 км); 2) репрезентативность; 3) лесотипологическая однородность насаждений во всех пунктах сбора хвои (тип леса – сосняк брусничниковый).

В лабораторных условиях из каждой пары отбирали одну хвоинку и с помощью линейки измеряли её длину (L). В средней части хвоинки делали поперечный срез, на котором с помощью микроскопа МБС-1 определяли количество смоляных каналов общее (N_1) и с выпуклой стороны (N_2), их

расположение (периферическое, паренхимное), измеряли ширину (l) и толщину (h) хвоинки.

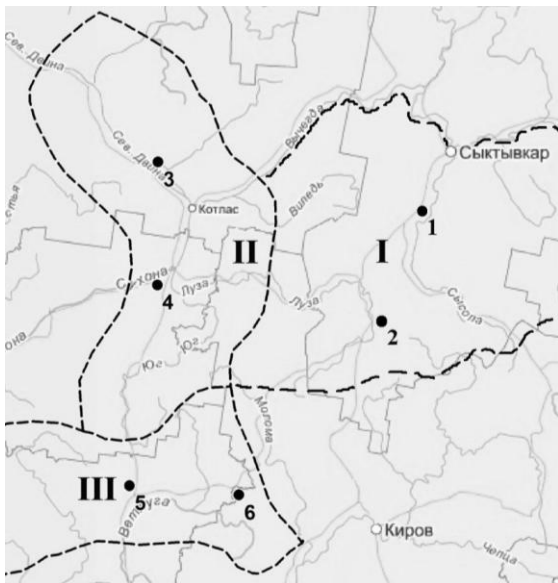


Рис. Карта-схема расположения популяций (по: Видякин, 2004) и популяционных выборок хвои сосны обыкновенной
 Популяции: I – Сысоло-Вычегодская, II – Северодвинская, III – Верхневетлужская
 — — — — — границы популяций
 5 – номер популяционной выборки хвои

На основании полученных данных для каждого дерева вычисляли индекс формы поперечного сечения хвои (h/l), примерную площадь поперечного сечения хвои ($l \times h$), отношение общего числа смоляных каналов к площади поперечного сечения хвои ($N_1/l \times h$), отношение числа смоляных каналов с выпуклой стороны к площади поперечного сечения хвои ($N_2/l \times h$) и аллометрический индекс $N_2/l + 2h$. Полученные данные по каждому количественному признаку обработаны статистически с помощью компьютерной программы Excel. В результате этого получены средние значения ($M \pm m$) и коэффициенты изменчивости (CV, %) признаков в выборках. Для оценки статистической значимости разности средних значений признаков в сравниваемых выборках хвои применяли в основном t-критерий Стьюдента [12], в отдельных случаях критерий χ^2 [13] и критерий однородности [14]. Индивидуальную изменчивость признаков оценивали по значению коэффициента вариации (CV, %) с помощью эмпирической шкалы С.А. Мамаева [10].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что количественные признаки хвои имеют различные уровни индивидуальной изменчивости (табл. 1, 2).

Таблица 1. Изменчивость количественных признаков хвои в выборках Северодвинской и Сысоло-Вычегодской популяций

Признак	Сысоло-Вычегодская популяция					Северодвинская популяция					
	Выборка № 1 Сысольское лесничество		Выборка № 2 Объячевское лесничество		Значение критерия t	Выборка № 3 Красноборское лесничество		Выборка № 4 Великоустюгское лесничество		Значение критерия t	
	M±m	CV, %	M±m	CV, %		M±m	CV, %	M±m	CV, %		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	Длина хвои, мм	50,32±1,32	18,1	42,35±0,82	16,2	3,30	47,48±0,95	16,7	50,20±0,86	14,3	2,12
2	Ширина поперечного среза хвои, мм	1,41±0,021	10,2	1,32±0,012	7,4	3,75	1,48±0,015	8,6	1,45±0,015	8,9	1,38
3	Высота поперечного среза хвои, мм	0,58±0,009	11,2	0,54±0,005	7,0	3,84	0,61±0,007	8,9	0,59±0,007	9,6	2,11
4	Индекс формы поперечного среза хвои	0,41±0,003	5,6	0,41±0,002	5,0	0,00	0,41±0,003	6,2	0,41±0,003	5,4	0,00
5	Площадь поперечного среза хвои, мм ²	0,82±0,025	21,2	0,72±0,012	13,7	3,58	0,92±0,018	16,4	0,86±0,018	17,6	2,35
6	Число смоляных каналов на поперечном срезе хвои, шт.	7,12±0,202	19,7	6,25±0,164	21,9	3,25	8,27±0,228	23,1	8,06±0,265	27,5	0,60

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
7	Число смоляных каналов с выпуклой стороны хвои, шт.	5,95±0,132	15,4	5,37±0,126	19,6	3,18	6,79±0,122	15,0	6,48±0,153	19,7	1,58
8	Отношение общего числа смоляных каналов к площади поперечного среза хвои	8,74±0,196	15,6	8,64±0,186	18,0	0,37	9,10±0,208	19,1	9,34±0,233	20,9	0,77
9	Отношение числа смоляных каналов с выпуклой стороны к площади ее поперечного среза	7,36±0,180	17,0	7,46±0,155	17,4	0,42	7,52±0,144	16,0	7,59±0,152	16,8	0,33
10	Индекс $N_2/l+2h$	2,31±0,042	12,4	2,22±0,046	17,3	1,45	2,51±0,038	12,7	2,46±0,047	16,2	0,82

Примечание: Северодвинская популяция – $t_{0,05}=1,96$; $t_{0,01}=2,58$; $t_{0,001}=3,29$; Сысоло-Вычегодская популяция - $t_{0,05}=1,98$; $t_{0,01}=2,62$; $t_{0,001}=3,37$

Таблица 2. Изменчивость количественных признаков хвои в выборках Верхневелужской популяции

№ п/п	Признак	Верхневелужская популяция				Значение критерия t
		Выборка № 5 Пыщугское лесничество		Выборка № 6 Вохомское лесничество		
		M±m	CV, %	M±m	CV, %	
1	Длина хвои, мм	63,73±1,13	14,9	51,05±1,19	16,3	7,72
2	Ширина поперечного среза хвои, мм	1,47±0,018	10,0	1,42±0,020	11,8	1,85
3	Высота поперечного среза хвои, мм	0,63±0,007	9,6	0,61±0,008	11,4	1,80
4	Индекс формы поперечного среза хвои	0,43±0,002	4,8	0,43±0,002	4,6	0,00
5	Площадь поперечного среза хвои, мм ²	0,94±0,022	19,2	0,87±0,024	23,1	2,11
6	Число смоляных каналов на поперечном срезе хвои, шт.	9,22±0,337	30,6	7,36±0,231	26,2	4,56
7	Число смоляных каналов с выпуклой стороны хвои, шт.	7,20±0,187	21,7	6,04±0,133	18,4	5,04
8	Отношение общего числа смоляных каналов к площади поперечного среза хвои	9,78±0,249	21,3	8,55±0,211	20,7	3,73
9	Отношение числа смоляных каналов с выпуклой стороны к площади ее поперечного среза	7,72±0,151	16,3	7,12±0,175	20,5	2,59
10	Индекс $N_2/l+2h$	2,62±0,052	16,6	2,30±0,043	15,8	4,51

Примечание: $t_{0,05}=1,96$; $t_{0,01}=2,58$; $t_{0,001}=3,29$

Наиболее низкой изменчивостью отличается индекс формы поперечного сечения хвои (CV=4,6-6,2), что по шкале С.А. Мамаева [10] соответствует очень низкому уровню варьирования

(CV<7%). Высота и ширина поперечного среза хвои имеют низкий уровень изменчивости (CV=7-12,2%), общее число смоляных каналов повы-

шенный (CV=19,7-27,5%). Остальные признаки характеризуются средним уровнем изменчивости.

Средние выборочные значения признаков-маркеров популяционного уровня в пределах каждой популяции должны быть однородными, то есть статистически значимо не различаться между собой при уровне значимости P0,05 [6]. Анализ средних выборочных параметров в популяциях (табл. 1,2) показывает, что по критерию t все изучаемые признаки, за исключением индекса формы поперечного сечения хвои (h/l), статистически значимо различаются и поэтому не являются маркерами популяций. При этом неоднородность выборок по одним признакам (например, длина хвои) наблюдается во всех популяциях. По другим признакам (например, отношение общего числа смоляных каналов к площади поперечного сечения хвои, индекс N2/l+2h) она проявляется

только в одной популяции (в данном случае в Верхне-Ветлужской популяции).

При наличии внутривидовой неоднородности выборочных средних значений признака, сравнение популяций по нему с статистической точки зрения не представляется возможным. Поэтому попарное сравнение хорового сечения смежных популяций можно провести только по индексу формы поперечного сечения хвои, выборки которого внутри каждой популяции характеризуется абсолютной гомогенностью (табл. 1,2).

По этому индексу Сысоло-Вычегодская популяция не отличается от Северодвинской, однако Северодвинская популяция статистически значимо отличается от Верхневетлужской (P<0,001) (табл. 3).

Таблица 3. Результаты сравнения достоверности различий хорового сечения смежных популяций сосны обыкновенной по индексу формы поперечного сечения хвои (h/l)

№ п/п	Сравниваемые популяции	Критерий t
1	Сысоло-Вычегодская и Северодвинская	0,00
2	Северодвинская и Верхневетлужская	7,55

Примечание: t_{0,05}=1,96; t_{0,01}=2,58; t_{0,001}=3,29

Так как индекс поперечного сечения хвои характеризуется очень низкой эндогенной изменчивостью (табл. 4), соответствующей уровню его индивидуальной изменчивости (табл. 1, 2), а также внутривидовой однородностью выбо-

рочных средних значений, статистически значимыми межпопуляционными различиями, его с высокой вероятностью можно считать признаком-маркером популяций.

Таблица 4. Средние значения индекса поперечного сечения хвои и эндогенная изменчивость его у отдельных деревьев сосны обыкновенной

№ дерева	Индекс формы поперечного сечения хвои (M±m) по годам				Кoeffициент эндогенной изменчивости индекса формы поперечного сечения хвои (CV, %) по годам			
	2009	2010	2011	2012	2009	2010	2011	2012
2	0,46±0,003	0,47±0,004	0,46±0,003	0,42±0,004	5,2	5,4	4,5	6,9
6	0,45±0,005	0,42±0,003	0,44±0,004	0,42±0,004	7,2	5,6	5,8	6,6
7	0,41±0,003	0,44±0,004	0,46±0,003	0,42±0,003	5,1	6,1	5,1	5,5
8	0,43±0,003	0,43±0,004	0,46±0,004	0,46±0,004	5,6	6,1	6,6	6,5
9	0,43±0,004	0,41±0,003	0,43±0,003	0,38±0,003	6,1	4,7	5,5	6,2

Таблица 5. Классовые частоты рядов распределений индивидуальных значений индекса формы поперечного сечения хвои в выборках Северодвинской и Верхневетлужской популяций сосны обыкновенной

Классы	Классовые частоты индивидуальных значений признака					
	Северодвинская популяция			Верхневетлужская популяция		
	Выборка № 3, Красноборское лесничество	Выборка № 4, Великоустюгское лесничество	Сумма частот	Выборка № 5, Пыщугское лесничество	Выборка № 6, Вохомское лесничество	Сумма частот
0,351-0,375	3	7	10	0	0	0
0,376-0,400	22	18	40	5	2	7
0,401-0,425	22	30	52	20	29	49
0,426-0,450	15	14	29	34	30	64
0,451-0,475	7	1	8	10	7	17
0,476-0,500	1	0	1	1	2	3
Сумма	70	70	140	70	70	140

При феногеографическом исследовании вида *P. sylvestris* с использованием данного маркера, по аналогии с индексами генеративных органов [6], лучше применять классовые частоты рядов распределения признака, а для сравнительной

оценки популяций критерий χ^2 , так как эти показатели наиболее информативны [2, 3, 5]. Ряды индивидуальных значений индекса в этом случае разбиваются на классы. Выборка или популяция характеризуются не средним значением индекса,

а частотой встречаемости деревьев каждого класса индекса. Классы обозначаются интервалами изменчивости индекса. Классовый интервал должен быть постоянным для всех исследуемых выборок деревьев в пределах всего ареала вида *P. sylvestris* [6]. На основании данных 6 выборок нами проведено разделение рядов изменчивости индивидуальных значений индекса формы поперечного сечения хвои на классы, вычисление классовых частот выборок и классовых частот объединенных выборок в популяциях (табл. 5). С учетом объема выборки ($n=70$) это количество классов, вероятно, можно считать оптимальным. В дальнейшем возможно возникнет необходимость некоторой корректировки величины классового интервала.

Статистический анализ частот показал, что выборки каждой популяции статистически гомогенны (критерий однородности $\chi^2_{\text{факт}} < \chi^2_{0,05}$), а Северодвинская популяция статистически значительно отличается от Верхневелужской ($\chi^2_{\text{факт}}=50,11$; $\chi^2_{0,001}=10,8$).

В заключение следует отметить, что полное равенство выборочных средних значений индекса формы поперечного сечения хвои в Сысоло-Вычегодской и Северодвинской популяциях (табл. 1), вероятно, обусловлено их слабой генетической подразделенностью и недостаточно высокой (по сравнению с индексом формы шишек [6]) информативностью выявленного нами маркера.

ВЫВОДЫ

1. Наименьший уровень индивидуальной изменчивости, примерно равный уровню эндогенной изменчивости, имеет индекс формы поперечного сечения хвои.

2. По этому индексу выборки хвои в изученных популяциях гомогенны, а Северодвинская популяция статистически значительно отличается от Верхневелужской.

3. С высокой вероятностью можно считать, что индекс формы поперечного сечения хвои является маркером популяций *P. sylvestris*.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 12-04-00062-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Видякин А.И. Индексная оценка признаков популяционной структуры сосны обыкновенной // Лесоведение. 1991. № 1. С. 57-62.
2. Видякин А.И. изменчивость формы шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части СССР // Лесоведение. 1991. № 3. С. 45-52.
3. Видякин А.И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части России // Экология. 1995. № 5. С. 356-362.
4. Видякин А.И., Глотов Н.В. Изменчивость количества семян у сосны обыкновенной на востоке Европейской части России // Экология. 1999. № 3. С. 170-176.
5. Видякин А.И. Изучение популяционной структуры сосны обыкновенной на основе индексной оценки признаков генеративных органов // Методы популяционной биологии: Сб.матер. VII Всерос. популяц. Семинара 16-21 февраля 2004, Сыктывкар. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2004. Ч.1. С. 35-37.
6. Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке европейской части России: Дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2004. 371 с.
7. Видякин А.И. Методические основы выделения фенотипов лесных древесных растений (на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)). Новые научные методики и информационные технологии / Коми научный центр УрО РАН, вып. 65. Сыктывкар, 2010. 28с.
8. Видякин А.И., Лебедев А.Г. эндогенная и временная изменчивость числа смоляных каналов в хвое деревьев сосны обыкновенной // Изв. Самар. НЦ РАН. 2013. Т. 15. № 3(1). С. 371-375.
9. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость. Внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 190 с.
10. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1973. 283 с.
11. Видякин А.И. Феногеография как основа познания закономерностей формирования и организации популяционно-хорологической структуры древесных растений (на примере *Pinus sylvestris* L. северо-востока Русской равнины) // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: Матер. всерос. конф. с междунар. участ. Екатеринбург, 2012. С. 150-152.
12. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1979. 416 с.
13. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1973. 343 с.
14. Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1982. 264 с.

THE ANALYSIS OF VARIABILITY OF NEEDLE QUANTITATIVE CHARACTERISTICS IN THE SCOTCH PINE (*Pinus sylvestris*) POPULATION

© 2014 A.G. Lebedev

Vyatka state agricultural academy, Kirov

In the article the author examines the variability of quantitative characteristics of needle in three chronologically related populations of Scotch pine (*Pinus sylvestris*). The levels of their individual variability are defined. The author also gives the evaluation of intrapopulation and interpopulation heterogeneity of needle selection according to the examined characteristics. The author makes an assumption that the index of the form of needle cross-section may be viewed as the pointer token of this population.

Key words: *Pinus sylvestris* L., needle, quantitative characteristics, intrapopulation and interpopulation variability