

Изменчивость морфометрических признаков хвои на клоновой плантации плюсовых деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Н.Н. Бессчетнова, В.П. Бессчетнов

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия», Нижний Новгород, Россия

Формирование ассортимента плюсовых деревьев для лесосеменных плантаций остается наиболее сложной проблемой современной лесной селекции. Она связана с опасностью возникновения инбредной депрессии семенного потомства плюсовых деревьев, не обладающих выраженными механизмами защиты от самоопыления. Сосна обыкновенная относится к важнейшим в хозяйственном плане древесным видам. Разнообразные характеристики ее хвои – предмет многоплановых научных изысканий. Размер хвои признан косвенным показателем энергии роста сосны. Наши исследования были направлены на селекционную оценку плюсовых деревьев сосны обыкновенной по морфометрическим признакам хвои. Плюсовые деревья представлены своими клонами в составе лесосеменных плантаций первого порядка на территории Нижегородской области. При сборе исходного материала обеспечивалась элиминация дифференцирующего влияния факторов среды и времени. Несходство плюсовых деревьев по широкому перечню признаков проявлялось в неодинаковой степени. Поскольку неоднородность состава изучаемой лесосеменной плантации сформировалась на фоне выровненных экологических условий, возникли основания рассматривать ее как обусловленную преимущественно наследственными причинами. Это подтвердили результаты дисперсионного анализа. Установлено преобладающее влияние несходства между ортетами на проявление фенотипической неоднородности их потомства. Зафиксирован аналогичный эффект, связанный с различиями между ракетами, который по своей величине сопоставим с остаточной дисперсией. Выраженная неоднородность состава и ее наследственная детерминированность создали условия для результативного проведения многомерных сравнений плюсовых деревьев. Факторный анализ сформировал из общего набора морфометрических признаков хвои комплексные независимые переменные. Они использованы в кластерном анализе наряду с исходными признаками. Кластерный анализ выявил в составе лесосеменной плантации плюсовые деревья, в наибольшей мере отличающиеся от других. В схемах скрещивания для достижения эффекта гетерозиса и исключения риска инбредной депрессии они могут комбинироваться со всеми остальными плюсовыми деревьями.

Ключевые слова: сосна обыкновенная; лесосеменные плантации; плюсовые деревья; клоны; хвоя; многомерный анализ.

Variability of morphometrical characteristics of needles at a clonal plantation of plus trees of scots pine (*Pinus sylvestris* L.)

N.N. Besschetnova, V.P. Besschetnov

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, Nizhny Novgorod, Russia

The formation of plus trees assortment for seed orchards is one of the most difficult problems of contemporary forest breeding. This problem is related to the risk of inbreeding depression of the seed progeny of plus trees, which do not have any defense mechanism against self-pollination. Economically, the Scots pine is one of the most important wood species. Diverse characteristics of its needles make a subject for multidisciplinary research. Needle size is accepted as an indirect indicator of growth pine energy. Our research was focused on selection valuation of Scots pine plus trees by morphometric features of needles. Plus trees are represented by their clones in first-order seed orchards in the Nizhny Novgorod region. When collecting the source material, the elimination of differentiating effects of environmental factors and time factors was ensured. The dissimilarity of plus trees at a wide range of signs was manifested to different degrees. Because the heterogeneity of the assortment composition of the seed orchard in question was formed against the background of the aligned environmental conditions, there was every reason to consider it as being caused largely by hereditary factors. It was confirmed by the results of ANOVA. The predominant influence of distinctions between ortets was established. The influence of distinctions between the ramets was revealed – that was comparable to the residual variance. Pronounced heterogeneity of the composition and its genetic determinism set up conditions for effective multivariate comparisons of plus trees. Factor analysis formed its integrated independent variables from a common set of morphological parameters of needles. They are used in cluster analysis along with the original signs. Cluster analysis revealed in the seed orchards plus trees that are to the greatest extent different from the others. They can be combined with all the other plus trees in cross-breeding schemes to achieve the heterosis effect and to eliminate the risk of inbreeding depression.

Key words: Scots pine; seed orchards; plus trees; clones; needles; multivariate analysis.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Изменчивость морфометрических признаков хвои на клоновой плантации плюсовых деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(2):198-206. DOI 10.18699/VJ17.237

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Variability of morphometrical characteristics of needles at a clonal plantation of plus trees of scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(2):198-206. DOI 10.18699/VJ17.237

УДК 630*165.6 + 630*232.311.3

Поступила в редакцию 14.03.2016 г.

Принята к публикации 17.06.2016 г.

© АВТОРЫ, 2017

Селекционное совершенствование лесов с целью повышения их ресурсного потенциала включено в перечень приоритетов в развитии отечественного лесного хозяйства (Государственная программа..., 2014). Центральное место в проводимых в этой связи мероприятиях занимают постоянная лесосеменная база и ее ядро – лесосеменные плантации (Царев, 2001, 2013; Ефимов, 2010). При реализации программных вопросов вполне обоснована концентрация усилий на важнейших в хозяйственном отношении древесных видах. В их число входит сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Проблема формирования оптимального ассортимента плюсовых деревьев для лесосеменных плантаций остается одной из наиболее сложных в современной лесной селекции (Царев, Лаур, 2006; Foff, Foffová, 2008; Lindgren et al., 2008; Ефимов, 2010). Она требует глубокой и разносторонней оценки многочисленных клонов, входящих в состав объектов постоянной лесосеменной базы (Драгавцев, 1967, 1972, 1981; Рутковский, 2003; Ефимов, 2010; Драгавцев, Драгавцева, 2011). Обозначенная проблема во многом связана с опасностью возникновения инбредной депрессии семенного потомства плюсовых деревьев (Langner, Stern, 1955; Orr-Ewing, 1957; Franclin, 1969; Романовский, Хромова, 1992; Burdon, Russell, 1998; Исаков и др., 2000; Sorensen, 2001; Wu et al., 2002; El-Kassaby, Klapste, 2012). Это обусловлено тем, что хвойные не обладают выраженными механизмами защиты от самоопыления (Langner, Stern, 1955; Orr-Ewing, 1957; Sorensen et al., 1976; Исаков и др., 2000; Кузнецова, 2009; Машкина и др., 2009; Сурсо, 2009). Самоопыление у них происходит с частотой 10–20 %, а на лесосеменных плантациях (ЛСП) чаще, чем в естественных насаждениях, и признается основной причиной инбридинга (Исаков, 2000; Сурсо, 2009). Сложившаяся практика отбора плюсовых деревьев (Указания..., 2000) может быть усовершенствована посредством расширения перечня признаков, соответствующие значения которых используются в качестве селекционных критериев и маркеров (Мамаев, 1967; Ballian, Božič, 2004; Крутовский, 2006, 2014; Видякин, 2010, 2014; Lučić et al., 2012; Царев, 2013).

Разнообразные характеристики хвои представляют собой предмет многоплановых исследований (Васфилов, 2005; Salminen, Jalkanen, 2006; Sariyildiz, Anderson, 2006; Urbaniak et al., 2008; Androsiuk et al., 2011; Бессчетнова, Бессчетнов, 2014). Наиболее стабильны ее длина, ширина и их соотношение, а также ширина клеток эпидермиса (Мамаев, 1969, 1972; Voratyńska, Bobowicz, 2000; Klöšeko, Tilk, 2008). Отмечен низкий уровень изменчивости линейных параметров хвои (Voratyńska, Bobowicz, 2000; Voratyńska, Hinca, 2003). Считают, что размер хвои является косвенным показателем энергии роста сосны (Бреусова и др., 1970; Луганская, 1976; Мольченко, 1982). Цель наших исследований – оценка изменчивости клонов плюсовых деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по характеристикам хвои при формировании ассортиментного состава объектов постоянной лесосеменной базы в условиях Среднего Поволжья.

Материалы и методы

Объектом исследований были плюсовые деревья, представленные своими клоновыми потомствами в составе

лесосеменной плантации первого порядка № 2, расположенной в границах Семеновского лесничества на территории Нижегородской области. Изучали наследственную обусловленность дисперсии признаков плюсовых деревьев, имеющих хозяйственное, адаптационное и идентификационное значение. Организация работ предусматривала привлечение широко используемых схем полевых стационарных и лабораторных методов, а также общепринятых подходов к построению выборок (Никитин, Швиденко, 1978; Доспехов, 1985).

Элиминация дифференцирующего влияния факторов среды достигалась сравнением изучаемых объектов и образцов только в пределах одного опытного участка с общими лесорастительными условиями, одинаковой схемой размещения растений, едиными режимами содержания и выращивания, однотипным посадочным материалом (двухлетние привитые саженцы), использованным при его создании. Размещение рядов клонов на ЛСП, согласно нормативам создания объектов постоянной лесосеменной базы, рендомизировано. Устранение влияния фактора времени, вызывающего хронографическую (фенологическую и онтогенетическую) изменчивость анализируемых характеристик исследуемых растений, обеспечивали общими сроками заготовки их биологических образцов, одновременными измерениями, наблюдениями и учетами анализируемых показателей, сравнением между собой только одновозрастных деревьев либо их частей и органов. Чистоту состава рамет на ЛСП и корректность отнесения каждой из них к соответствующему ортету тестировали с применением маркерного фенотипического признака «угол прикрепления боковых ветвей к стволу». Его выбор определен полученными (Бессчетнова и др., 2004; Бессчетнова, 2011) сведениями о стабильности фенотипических проявлений данного признака у клонов одного плюсового дерева, больших различиях между ортетами и высокой доле ее генотипической обусловленности.

Обследован полный состав ЛСП – 20 клонов плюсовых деревьев. По каждому из них учтено 3–4 раметы; их общее количество 72. На каждой из них с периферии среднего яруса хорошо освещенного участка кроны из центральной части типичных побегов текущего года было заготовлено по 20 брахибластов, возраст хвои – один год. Анализировали непосредственно учитываемые и производные от них признаки: 1) длину первой свежесобранной хвоинки в пучке, 2) длину второй свежесобранной хвоинки в пучке, 3) среднюю длину хвоинок пучка, 4) массу пучка хвоинок в свежесобранном состоянии, 5) отношение массы свежесобранной хвои к ее суммарной длине, 6) длину первой воздушно-сухой хвоинки в пучке, 7) длину второй воздушно-сухой хвоинки в пучке, 8) среднюю длину воздушно-сухих хвоинок, 9) массу пучка хвоинок в воздушно-сухом состоянии, 10) отношение массы воздушно-сухой хвои к ее суммарной длине, 11) долю содержания воды относительно сырой массы, 12) долю содержания воды относительно сухой массы. К оценке результатов селекции привлечены кластерный и факторный анализы (Никитин, Швиденко, 1978). Они зарекомендовали себя как вполне результативные в лесоводственных исследованиях (Maltamo, Eerikainen, 2001; Sironen et al., 2001;

Семихов и др., 2007; Temesgen et al., 2008; Koulelis, 2009; Androsiuk et al., 2011).

Результаты

Лесосеменная плантация № 2 представлена весьма разнородным по анализируемым характеристикам хвои ассортиментом плюсовых деревьев (рис. 1).

Их несходство по представленному перечню признаков проявлялось в неодинаковой степени, что также было зафиксировано диапазонами лимитов и коэффициентами вариации. Указанная неоднородность состава данной лесосеменной плантации сформировалась на фоне выровненных экологических условий, что дает основания рассматривать ее как обусловленную преимущественно наследственными причинами. Это подтвердили результаты однофакторного дисперсионного анализа (табл. 1).

Состав плюсовых деревьев на ЛСП № 2 обнаружил существенность различий по всем рассматриваемым характеристикам (см. табл. 1). Опытные критерии Фишера больше соответствующих минимально допустимых пределов на 5 и 1 % уровнях значимости: от 11.27 (признак 11) до 62.72 (признак 3). Эффективность действия различий между собственными плюсовыми деревьями, представленными группами своих клонов (организованный фактор), достаточно велика и при достоверности оценок в расчетах по алгоритму Плохинского составляет от 13.10 ± 1.16 (признак 11) до 45.63 ± 0.73 % (признак 3). В расчетах по алгоритму Снедекора величины вполне сопоставимы и даже несколько выше: от 12.52 ± 0.92 (признак 11) до 46.24 ± 0.72 % (признак 3). Это можно объяснить значительно большим представительством учетных растений (72 шт.) по сравнению с количеством анализируемых

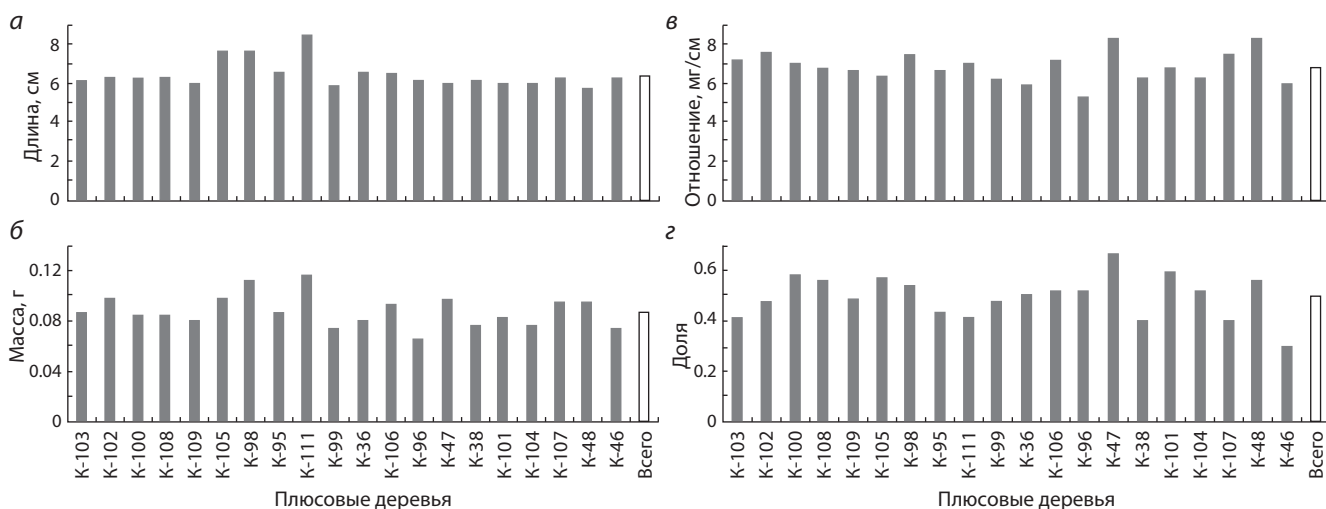


Рис. 1. Средние значения признаков хвои у различных клонов плюсовых деревьев: а – длина; б – масса; в – линейно-распределенная масса; г – доля воды относительно сухой массы.

Таблица 1. Существенность различий между плюсовыми деревьями

Признак	Критерий Фишера, $F_{оп}$	Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_{h^2}$), по Снедекору		Критерии различий	
		h^2	$\pm s_{h^2}$	HCP_{05}	D_{05}
1	61.66	0.4581	0.0073	0.247	0.445
2	62.22	0.4604	0.0072	0.245	0.441
3	62.72	0.4624	0.0072	0.244	0.440
4	34.80	0.3202	0.0091	0.006	0.011
5	33.13	0.3093	0.0092	0.356	0.642
6	51.79	0.4145	0.0078	0.254	0.458
7	53.24	0.4213	0.0077	0.253	0.456
8	53.78	0.4238	0.0077	0.249	0.450
9	42.56	0.3668	0.0085	0.003	0.006
10	39.97	0.3520	0.0087	0.242	0.436
11	11.27	0.1252	0.0117	0.069	0.125
12	19.31	0.2033	0.0107	0.249	0.450

Примечание. $F_{оп}$ – опытное значение критерия Фишера ($F_{05} = 1.58$; $F_{01} = 1.89$); h^2 – доля влияния организованного фактора; $\pm s_{h^2}$ – ошибка доли влияния организованного фактора; HCP_{05} – наименьшая существенная разность на 5 % уровне значимости; D_{05} – критерий Тьюки на 5 % уровне значимости.

Таблица 2. Результаты двухфакторного иерархического дисперсионного анализа плюсовых деревьев по характеристикам хвой

Признак	Источник дисперсии	Критерий Фишера		Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_{h^2}$)			
		$F_{оп}$	$F_{05/01}$	по Плохинскому		по Снедекору	
				h^2	$\pm s_{h^2}$	h^2	$\pm s_{h^2}$
1	Клоны	4.52	1.78/2.26	0.4520	0.0076	0.4203	0.2118
	Раметы	26.20	1.36/1.54	0.2734	0.0276	0.3232	0.0257
	Остаток	–	–	0.2745	0.7255	0.2565	0.7435
2	Клоны	4.45	1.78/2.26	0.4543	0.0076	0.4215	0.2114
	Раметы	27.60	1.36/1.54	0.2794	0.0274	0.3302	0.0255
	Остаток	–	–	0.2663	0.7337	0.2483	0.7517
3	Клоны	4.50	1.78/2.26	0.4563	0.0076	0.4236	0.2106
	Раметы	27.45	1.36/1.54	0.2776	0.0275	0.3282	0.0255
	Остаток	–	–	0.2661	0.7339	0.2482	0.7518
4	Клоны	2.65	1.78/2.26	0.3177	0.0095	0.2901	0.2594
	Раметы	24.38	1.36/1.54	0.3281	0.0255	0.3826	0.0235
	Остаток	–	–	0.3542	0.6458	0.3273	0.6727
5	Клоны	2.46	1.78/2.26	0.3071	0.0096	0.2792	0.2634
	Раметы	25.66	1.36/1.54	0.3421	0.0250	0.3980	0.0229
	Остаток	–	–	0.3508	0.6492	0.3228	0.6772
6	Клоны	3.76	1.78/2.26	0.4093	0.0082	0.3777	0.2274
	Раметы	26.83	1.36/1.54	0.2983	0.0267	0.3508	0.0247
	Остаток	–	–	0.2924	0.7076	0.2716	0.7284
7	Клоны	3.72	1.78/2.26	0.4160	0.0081	0.3829	0.2255
	Раметы	28.95	1.36/1.54	0.3060	0.0264	0.3597	0.0243
	Остаток	–	–	0.2780	0.7220	0.2574	0.7426
8	Клоны	3.83	1.78/2.26	0.4185	0.0081	0.3860	0.2243
	Раметы	27.79	1.36/1.54	0.2987	0.0267	0.3515	0.0246
	Остаток	–	–	0.2828	0.7172	0.2624	0.7376
9	Клоны	2.90	1.78/2.26	0.3628	0.0088	0.3301	0.2448
	Раметы	30.60	1.36/1.54	0.3426	0.0250	0.3998	0.0228
	Остаток	–	–	0.2945	0.7055	0.2701	0.7299
10	Клоны	2.77	1.78/2.26	0.3485	0.0090	0.3168	0.2496
	Раметы	29.50	1.36/1.54	0.3444	0.0249	0.4015	0.0228
	Остаток	–	–	0.3071	0.6929	0.2817	0.7183
11	Клоны	2.70	1.78/2.26	0.1310	0.0121	0.1218	0.3209
	Раметы	4.75	1.36/1.54	0.1328	0.0330	0.1385	0.0327
	Остаток	–	–	0.7362	0.2638	0.7397	0.2603
12	Клоны	3.32	1.78/2.26	0.2053	0.0110	0.1946	0.2943
	Раметы	7.11	1.36/1.54	0.1691	0.0316	0.1885	0.0308
	Остаток	–	–	0.6256	0.3744	0.6169	0.3831

Примечание. $F_{оп}$ – опытные критерии Фишера; $F_{05/01}$ – табличное значение критерия Фишера на 1% и 5% уровнях значимости; h^2 – показатель силы влияния организованного фактора; $\pm s_{h^2}$ – ошибка показателя силы влияния фактора.

рамет (20 шт.) на фоне принципиально превосходящей численности первичных единиц выборки (1440 ед.) по каждому признаку. Критерии различий (HCP_{05} и D_{05}) обозначают порог, при превышении которого фактическая разность значений признаков вегетативных потомств ореттов (см. рис. 1) признается существенной. Двухфакторный иерархический дисперсионный анализ позволил оценить

результативность влияния каждого из организованных факторов на формирование фенотипических различий между клонами плюсовых деревьев (табл. 2).

В табл. 2 заметно достоверное и преобладающее влияние различий между клонами, которое по отдельным признакам в оценках по алгоритму Снедекора превысило 46%. Влияние различий между раметами (до 40.15%)

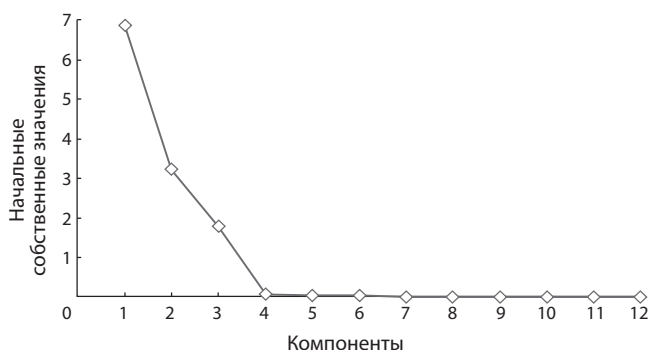


Рис. 2. Выделение главных компонент факторного анализа.

связано с неоднородностью вегетативного потомства плюсового дерева. Причиной неравноценности прививок (такой метод клонирования использован при создании ЛСП) остается качество работ при их выполнении, как, впрочем, и индивидуальное физиологическое состояние и специфика взаимодействия подвоя с привоем. Кроме того, подвой семенного происхождения неоднороден в генетическом отношении. Все это может в значительной мере определять темпы и успешность их срастания, а, следовательно, последующее развитие. Остаточная дисперсия по своей величине сопоставима с эффектом, вызванным неоднородностью рамет, а ее наличие указывает на определенную зависимость рассматриваемых показателей от неучтенных в опыте факторов среды. В целом двухфакторный иерархический дисперсионный анализ подтвердил результаты, полученные по его однофакторной схеме.

Выраженная неоднородность состава исследуемой лесосеменной плантации (см. рис. 1) и ее наследственная обусловленность (см. табл. 1 и 2) создали основания для результативного проведения на ней многомерных сравнений плюсовых деревьев. Факторный анализ сформировал из общего набора признаков хвои комплексные независимые факторы (рис. 2, табл. 3).

Рис. 2 иллюстрирует убедительное выделение трех главных компонент в комплексе из 12 признаков хвои. Статистически незначимые факторы имеют начальные собственные значения, весьма близкие к 0. В то же время у главных компонент они заметно выше общепринятой критической отметки, равной 1. Общая доля дисперсии, приходящейся на главные компоненты (см. табл. 3), значительно больше допустимого минимума в 70 %. Данные табл. 3 свидетельствуют о логичности распределения признаков по главным компонентам. В первой представлены только признаки длины хвои в свежесобранном и воздушно-сухом состоянии. Оценки массы пучка хвои и ее отношения к соответствующей длине хвоинок входят в состав одной компоненты: для свежесобранной хвои – третьей, для воздушно-сухой – во второй. Оценки доли воды относительно массы свежесобранной и воздушно-сухой хвои отнесены к одной компоненте – второй.

Сформированные в процессе факторного преобразования независимые переменные использованы в кластерном анализе, который был проведен также и по исходным признакам (табл. 4, рис. 3).

На дендрограмме, построенной по нормированным значениям 12 исходных признаков (см. рис. 3, а), виден наиболее крупный кластер (К-100, К-108, К-101, К-109, К-99, К-104, К-96, К-95, К-36, К-106). Рубежи формиро-

Таблица 3. Матрица повернутых компонент факторного анализа

Анализируемые показатели, признаки хвои	Главные компоненты		
	первая	вторая	третья
Длина свежей хвоинки в пучке			
первой	0.996		
второй	0.996		
Средняя длина свежей хвои в пучке	0.996		
Масса пучка свежей хвои			0.721
Отношение массы свежих хвоинок к их длине			0.993
Длина воздушно-сухой хвоинки в пучке			
первой	0.995		
второй	0.990		
Средняя длина воздушно-сухой хвои в пучке	0.995		
Масса пучка воздушно-сухой хвои		0.810	
Отношение массы сухих хвоинок к их длине		0.924	
Доля воды относительно массы			
сырой		-0.941	
сухой		-0.927	
Начальные собственные значения компонент	6.856	3.208	1.796
Доля дисперсии компонент, %	57.13	26.74	14.97
Кумулятивная дисперсия компонент, %		98.836	

Таблица 4. Кластеризация клонов плюсовых деревьев

Шаг агломерации		Коэффициент		Этап появления первого кластера		Следующий этап	
Этап	Кластеры		Дистанция	Единицы масштаба	Кластер 1		Кластер 2
	1	2					
По 12 исходным признакам							
1	3	4	0.244	0.12	0	0	4
2	5	10	0.566	0.27	0	0	3
3	5	17	1.457	0.69	2	0	10
4	3	16	1.555	0.74	1	0	10
5	1	18	2.182	1.04	0	0	6
6	1	2	2.274	1.08	5	0	13
7	8	11	2.953	1.40	0	0	9
8	15	20	3.785	1.80	0	0	13
9	8	12	4.572	2.17	7	0	14
10	3	5	4.608	2.19	4	3	11
11	3	13	6.821	3.24	10	0	14
12	6	7	7.458	3.54	0	0	16
13	1	15	8.377	3.97	6	8	17
14	3	8	9.717	4.61	11	9	17
15	14	19	12.063	5.72	0	0	18
16	6	9	13.897	6.59	12	0	19
17	1	3	15.567	7.39	13	14	18
18	1	14	22.698	10.77	17	15	19
19	1	6	52.691	25.00	18	16	0
По трем главным компонентам							
1	3	4	0.083	0.19	0	0	3
2	5	10	0.230	0.52	0	0	4
3	3	16	0.374	0.85	1	0	12
4	5	17	0.436	0.99	2	0	8
5	1	18	0.627	1.43	0	0	6
6	1	2	0.653	1.48	5	0	10
7	8	11	1.004	2.28	0	0	9
8	5	15	1.107	2.51	4	0	9
9	5	8	1.670	3.79	8	7	12
10	1	12	1.792	4.07	6	0	13
11	7	9	1.915	4.35	0	0	15
12	3	5	2.123	4.82	3	9	14
13	1	19	3.382	7.68	10	0	16
14	3	13	3.430	7.79	12	0	16
15	6	7	3.665	8.33	0	11	18
16	1	3	5.510	12.52	13	14	17
17	1	20	5.988	13.60	16	0	18
18	1	6	9.309	21.15	17	15	19
19	1	14	11.004	25.00	18	0	0

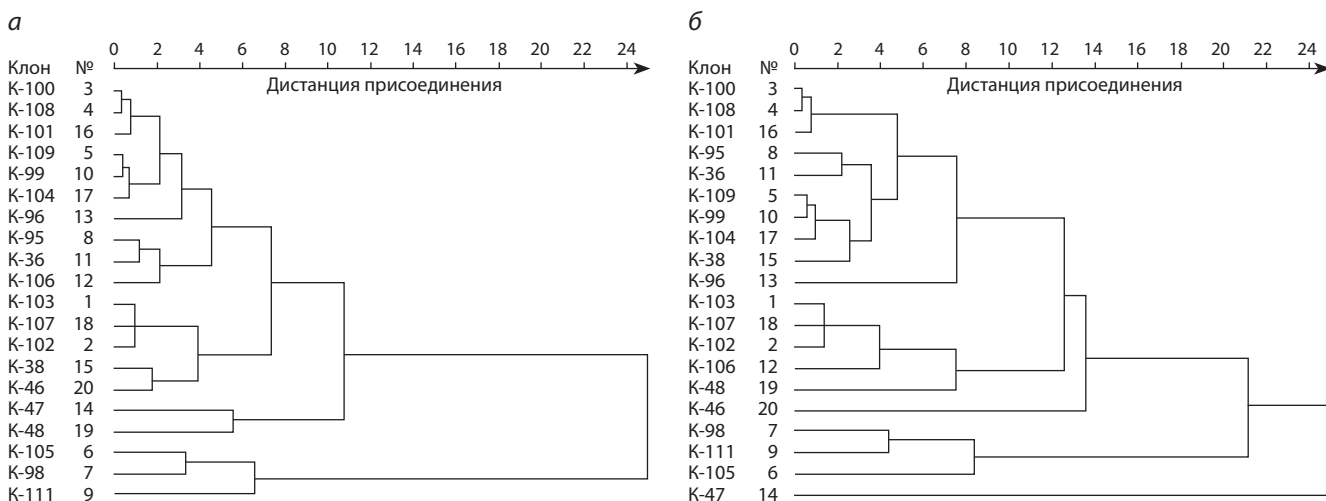


Рис. 3. Дендрограммы сходства клонов плюсовых деревьев по признакам хвои (а) и по главным компонентам (б).

вания (от 0.12 до 4.61 ед.) указывают на плотность его сложения. К нему последовательно примыкают меньшие по численности и отчетливо отделенные группы. При этом дистанции их присоединения намного больше рубежей формирования каждой из групп. Наиболее отличается от всех группа плюсовых деревьев К-105, К-98, К-111, сложившаяся в границах 3.54–6.59 масштабных единиц дистанции и присоединившаяся к основной группировке на расстоянии 25 ед.

Построение дендрограммы на основе трех главных компонент дало картину (см. рис. 3, б), весьма сходную с предыдущим рисунком (см. рис. 3, а). В ее структуре (см. рис. 3, б) удастся обнаружить такие же или очень близкие по строению группы плюсовых деревьев, которые были отмечены на первой дендрограмме (см. рис. 3, а). В частности, группа К-100, К-108, К-101 представлена на первой и второй дендрограммах как входящая в состав одинаковых кластеров. Плюсовые деревья К-105, К-98, К-111, образовавшие наиболее оригинальную группу на первой дендрограмме, сохраняют свои позиции и на второй. При этом каждая из дендрограмм обладает своей индивидуальностью. В ассортименте лесосеменной плантации № 2 выявлены плюсовые деревья, наиболее отличающиеся от других: К-98, К-111, К-105, К-47 (см. рис. 3, б). Найденные доказательства наследственной природы фенотипических различий между клонами плюсовых деревьев по анализируемым признакам (см. табл. 1 и 2) позволяют рассматривать их группировку в кластеры как обусловленную спецификой генотипов плюсовых деревьев, клонированных на исследуемой плантации.

Обсуждение

Клоны плюсовых деревьев, представленные в составе лесосеменных плантаций, дифференцированы по основным количественным характеристикам хвои, имеющим важное биологическое значение. Различия между ними существенны и в высокой степени обусловлены генотипически. Это подтверждено результатами дисперсионного анализа. Фенотипическая неоднородность плюсовых деревьев по

изученным признакам хвои в определенной мере связана с экологическими условиями. По отдельным признакам на долю их влияния приходится до 73.62 % общей дисперсии.

Установленные в ходе кластерного анализа величины статистической близости клонов плюсовых деревьев позволяют дать вероятностную оценку степени их генотипического сходства. Принадлежность клонов к одному кластеру указывает на реальную возможность их генотипического сходства. Если же клоны относятся к разным кластерам, их генотипическое сходство потенциально невелико. Чем заметнее статистическое расстояние между кластерами и чем большее число генетически маркерных признаков вовлечено в исследование, тем выше уровень наследственно обусловленных различий между составляющими их плюсовыми деревьями. Это, в свою очередь, выступает показателем минимального риска возникновения инбредной депрессии и проявления ее негативных последствий у семенного потомства, полученного на ЛСП. Данное обстоятельство, несмотря на ограниченное число изученных признаков, необходимо учитывать при формировании ассортимента плюсовых деревьев вновь создаваемых объектов постоянной лесосеменной базы. При установке ограничений на введение в состав лесосеменных плантаций растений с признаками наследственной близости они должны представлять наиболее отдаленные друг от друга кластеры, многомерные расстояния между которыми максимальны. В определенной мере строгость такого назначения определяется наличием достаточного количества отобранных плюсовых деревьев, по которым получен необходимый объем сведений. Если отобрано небольшое количество плюсовых деревьев, ограничения на их введение в состав одной лесосеменной плантации могут быть снижены. В такой ситуации рекомендации по включению в состав ассортимента того или иного плюсового дерева будут направлены на критерии, согласно которым плюсовые деревья должны входить в состав разных кластеров, притом что кластеры не обязательно должны быть наиболее отдаленными друг от друга. Однако в любом случае включение в состав плантации плюсовых

деревьев из одного кластера нежелательно, поскольку иначе риск возникновения инбредной депрессии семенного потомства будет наивысшим. В решении идентификационных и классификационных задач при селекционной инвентаризации объектов постоянной лесосеменной базы и единого генетико-селекционного комплекса в качестве маркерных признаков целесообразно использовать линейные параметры и массу хвои, а также отношение массы хвои к ее длине и показатели потери воды при высушивании. Их выбор основан на устойчивости проявления и выраженной наследственной обусловленности.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Государственному бюджетному учреждению Нижегородской области «Семеновский спецсемлеспхоз».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Бессчетнова Н.Н. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Селекционный потенциал плюсовых деревьев. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & co. KG., 2011.
- Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Морфометрия и физиология хвои плюсовых деревьев. Нижний Новгород, 2014.
- Бессчетнова Н.Н., Горелов Н.И., Козлов Н.А. Идентификационное значение угла крепления ветвей при изучении вегетативного потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной. Лесоводство Нижегородской области на рубеже веков: Сб. науч. тр. по матер. науч.-практ. конф. Нижний Новгород, 2004;28-43.
- Бреусова А.И., Мосин В.И., Шульга В.В., Сидорова Н.С. Вопросы семеноводства сосны в Казахстане. Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1970;5:270-274.
- Васфилов С.П. Изменчивость сухой массы и содержание воды в хвое *Pinus sylvestris* (Pinaceae). Ботан. журнал. 2005;90(8):1235-1247.
- Видякин А.И. Эффективность плюсовой селекции древесных растений. Хвойные бореальной зоны. 2010;27(1-2):18-24.
- Видякин А.И. Применение результатов феногеографических исследований в практике лесного хозяйства России. Сиб. лесн. журнал. 2014;4:29-34.
- Государственная программа Российской Федерации «Развитие лесного хозяйства» на 2013–2020 годы. Собрание законодательства Российской Федерации. 2013;2:230. Available at http://www.nbchr.ru/PDF/042_oos.pdf.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., 1985.
- Драгавцев В.А. К оценке наследуемости селекционных признаков древесных растений с помощью показателей с минимальной наследственностью. Совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тез. докл. по матер. совещ. г. Петрозаводск, 12–15 декабря 1967 г. Петрозаводск, 1967;48-49.
- Драгавцев В.А. Методы анализа внутривидовой изменчивости в лесных популяциях и прогноза эффективности аналитической лесной селекции. Доклады ученых – участников международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород: г. Новосибирск, 19–25 июня 1972 г. Пушкино, 1972;60-70.
- Драгавцев В.А. Современные системы селекции растений. Разработка основ систем селекции древесных пород. Тез. докл. совещ. г. Рига, 22–25 сентября 1981 г. Рига, 1981;1:70-73.
- Драгавцев В.А., Драгавцева Е.В. Эколого-генетическая организация годичных приростов монопоидальных хвойных древесных растений. Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири. Матер. 3-го междунар. совещ., посвящ. Международному году лесов: 23–29 августа 2011 г., Красноярск. Красноярск, 2011;43-44.
- Ефимов Ю.П. Семенные плантации в селекции и семеноводстве сосны обыкновенной. Воронеж: Истоки, 2010.
- Исаков Ю.Н., Кузнецова Н.Ф., Машкина О.С. Разнообразие по уровню самофертильности и его генотипическая обусловленность у сосны обыкновенной. Лесоведение. 2000;2:44-50.
- Крутовский К.В. От популяционной генетики к популяционно-геномному подходу. Генетика. 2006;42(10):1304-1318.
- Крутовский К.В. Перспективы использования геномных исследований в лесном хозяйстве. Сиб. лесн. журнал. 2014;(4):11-15.
- Кузнецова Н.Ф. Влияние климатических условий на проявление признака самофертильности у сосны обыкновенной. Экология. 2009;3:390-395.
- Луганская В.Д. Взаимосвязь размеров хвои с ростом по высоте у деревьев сосны в молодняках средней и южной подзоны тайги Урала. Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1976;9:94-97.
- Мамаев С.А. Внутривидовая систематика древесных растений и проблемы селекции. Совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тез. докл. по матер. совещ. г. Петрозаводск, 12–15 декабря 1967 г. Петрозаводск, 1967;47-48.
- Мамаев С.А. Индивидуальная изменчивость в содержании хлорофилла в хвое сосны обыкновенной. II. Амплитуда изменчивости. Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. Свердловск, 1969;60:90-95.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae) на Урале. М., 1972.
- Машкина О.С., Кузнецова Н.Ф., Исаков Ю.Н., Буторина А.К. Самофертильность у сосны как один из механизмов ее устойчивости к химическим мутагенам. Экология. 2009;6:423-428.
- Мольченко Л.Л. К вопросу ранней диагностики генотипа плюсовых деревьев. Четвертый съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова: Тез. докл. Кишинев, 1–5 февраля 1982. Кишинев: Штиинца, 1982;3:61.
- Никитин К.Е., Швиденко А.З. Методы и техника обработки лесоводственной информации. М., 1978.
- Романовский М.Г., Хромова Л.В. Образование семян при самоопылении сосны обыкновенной. Лесоведение. 1992;5:3-9.
- Рутковский И.В. Состояние лесного семеноводства и перспективы его развития. Пятый Всероссийский съезд лесоводов. Москва, 25–27 февраля 2003 г. М., 2003;190-194.
- Семихов В.Ф., Гвоздева Е.В., Бессчетнов В.П., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Гринаш М.Н. Аминокислотный состав семян и систематика семейства Pinaceae. Ботан. журнал. 2007;92(12):118-132.
- Сурсо М.В. Генетический полиморфизм популяций хвойных Европейского Севера. Изв. Самарского науч. центра РАН. 2009;11(1(3)):389-393.
- Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации. М., 2000.
- Царев А.П. Программы лесной селекции (в России и за рубежом). М., 2013.
- Царев А.П., Лаур Н.В. Вопросы и проблемы плюсовой селекции. Лесн. вестник. 2006;5:118-123.
- Androsiuk P., Kaczmarek Z., Urbaniak L. The morphological traits of needles as markers of geographical differentiation in European *Pinus sylvestris* populations. Dendrobiology. 2011;65:3-16.
- Ballian D., Božič G. The control of morphologic identification of the clones from the seed orchard of Scots pine “Koziji grm” by using the isoenzyme markers. Radovi Šumarskog Fakulteta Univerziteta u Sarajevu. 2004;34(1):47-56.
- Boratyńska K., Bobowicz M.A. Variability of *Pinus uncinata* Ramond ex DC. as expressed in needle traits. Dendrobiology. 2000;45:7-16.
- Boratyńska K., Hinca M. Morphological characteristic of *Pinus sylvestris* L. in the southernmost, isolated locality in the Sierra de Baza

- (S. Spain) as expressed in the needle characters. *Dendrobiology*. 2003; 50:03-09.
- Burdon R.D., Russell J.H. Inbreeding depression in selfing experiments: statistical issues. *Forest Genetics*. 1998;5(3):179-189.
- El-Kassaby Y.A., Klapste J. Tree improvement: crossroads between conventional and free-pedigree Breeding. Proc. of Conf. on Seed Orchards and Breeding Theory. Antalya, 21–25 May 2012. Isparta: Forestry Faculty of Suleyman Demirel University, 2012;57-58.
- Foff V., Foffová E. PROSAD a tool for projecting and managing data about seed orchards. Seed orchards: Proc. from a Conference at Umeå, Sweden, 26–28 September, 2007. Uppsala, Sweden: SLU. Publikationstjänst, 2008;60-69.
- Franclin E.C. Inbreeding depression in metrical traits of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) as a result of self-pollination. North Carolina State University. Sch. Forest Resources. Tech. Rep. 1969;40:1-19.
- Klõšeiko J., Tilk M. Drought tolerance of Scots pine in diverse growth conditions on a dune estimated on the basis of carbohydrates and chlorophyll fluorescence in needles. *Forestry Studies*. 2008;49:25-36. DOI 10.2478/v10132-011-0060-3.
- Koulelis P.P. Cluster analysis in primary roundwood production of 25 countries of European Union. *Ann. Forest Res*. 2009;52(1):163-168.
- Langner W., Stern K. Versuchstechnische probleme bei der Anlage von Klonplantage. *Zeitschrift Forstgenetik Forstpflanzenzüchtung*. 1955;4:81-88.
- Lindgren D., Karlsson B., Andersson B., Prescher F. Swedish seed orchards for Scots pine and Norway spruce. Seed orchards: Proc. from a Conference at Umeå, Sweden, 26–28 September, 2007. Uppsala, Sweden: SLU. Publikationstjänst, 2008;142-154.
- Lučić A., Isaev V., Rakonjac L., Lavadinović V., Popović V., Ćirković-Mitrović T., Brašanac-Bosanac L. Interpopulation genetic variability of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Serbia by application of biochemical markers. Proc. Conf. on Forestry Science and Practice for the Purpose of Sustainable Development of Forestry (20 years of the faculty of forestry in Banja Luka), 1–4 November 2012. Banja Luka: University of Banja Luka. 2012;677-685.
- Maltamo M., Eerikäinen K. The Most similar neighbour reference in the yield prediction of *Pinus kesiya* stands in Zambia. *Silva Fennica*. 2001;35(4):437-451. DOI 10.14214/sf.579.
- Orr-Ewing A. A cytological study of the effects of self-pollination on *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Fanco. *Silvae Gen*. 1957;6:147-161.
- Salminen H., Jalkanen R. Modelling variation of needle density of Scots pine at high latitudes. *Silva Fennica*. 2006;40(2):183-194. DOI 10.14214/sf.337.
- Sariyildiz T., Anderson J.M. Intra-specific variation in cell wall constituents of needle age classes of *Pinus sylvestris* in relation to soil fertility status in Southwest England. *Silva Fennica*. 2006;40(1):15-26. DOI 10.14214/sf.349.
- Sironen S., Kangas A., Maltamo M., Kangas J. Estimating individual tree growth with the k-nearest neighbour and k-most similar neighbour methods. *Silva Fennica*. 2001;35(4):453-467. DOI 10.14214/sf.580.
- Sorensen F.C. Effect of population outcrossing rate on inbreeding depression in *Pinus contorta* var. *murrayana* seedlings. *Scand. J. Forest Res*. 2001;16(5):391-403. DOI 10.1080/02827580152632784.
- Sorensen F.C., Franklin J.F., Woollard R. Self-pollination effects on seed and seedling traits in noble fir. *Forest Sci*. 1976;22(2):155-159.
- Temesgen H., Barrett T.M., Latta G. Estimating cavity tree abundance using Nearest neighbor imputation methods for western Oregon and Washington forests. *Silva Fennica*. 2008;42(3):337-354. DOI 10.14214/sf.241.
- Urbaniak L., Chudzińska E., Faferek S. Differentiation of *Pinus sylvestris* populations of the Tatra Mts and the Tuchola forest expressed in the needle anatomical traits. *Dendrobiology*. 2008;60:35-43.
- Wu H.X., Matheson A.C., Abarquez A. Inbreeding in *Pinus radiata*. IV: the effect of inbreeding on wood density. *Ann. Forest Sci*. 2002; 59(5/6):557-562. DOI 10.1051/forest:2002041.