

УРОВЕНЬ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ
ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ (*PICEA ABIES* (L.) KARST.)

Т.С. Маркевич, В.Е. Падутов

ГНУ «Институт леса НАН Беларуси»,
Гомель, Беларусь

Аннотация. В работе представлен анализ изменчивости количественных признаков *Piceaabies* (L.) Karst., произрастающей в естественных насаждениях на территории Беларуси, по стволу и кроне, шишкам, семенам, проросткам, однолетним и двулетним сеянцам, однолетним и двулетним культурам. Установлено, что признакам шишек, семян, проростков в основном присуще постоянство уровней изменчивости, в то же время такая особенность не отмечена для признаков деревьев, а также однолетних и двулетних сеянцев, что связано с механизмами адаптации *P. abies*. Учитывая, что количественные признаки семенного потомства *P. abies* на лесокультурной площади характеризуются высоким и очень высоким уровнем изменчивости, проведение искусственного отбора растений на качество посадочного материала является целесообразным мероприятием.

Ключевые слова. Изменчивость, количественные признаки, коэффициент вариации, ель европейская, ствол и крона дерева, шишки, семена, проростки, сеянцы, лесные культуры.

THE LEVEL OF VARIABILITY QUANTITATIVE CHARACTERISTICS
OF NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES* (L.) KARST.)

T.S. Markevich, V.E. Padutov

SSI «Forest Institute of the National Academy of Sciences of Belarus»,
Gomel, Belarus

Abstract. The paper presents quantitative traits variability analysis of *Piceaabies* (L.) Karst. tree individuals from naturally formed forest stands located on the territory of Belarus. The traits of the trunk, crown, cones, seeds, sprouts, one and two-year-old seedlings, as well as seed progeny growth characteristics in the conditions of forest plantations were assessed. It has been determined that the traits of cones, seeds, and sprouts are mainly characterized by constant levels of variability. At the same time, such a property is not noted for the quantitative traits of trees, as well as one and two-year-old seedlings. The differences observed are associated with the adaptation mechanisms of *P. abies*. Because of the high and very high variability level of *P. abies* seed progeny

biometric indicators in forest plantations conditions, artificial selection of seedlings before planting could be an appropriate measure.

Keywords. Variability, quantitative traits, coefficient of variation, Norway spruce, trunk and crown, cones, seeds, sprouts, seedlings, forest plantations

Введение.

Древесные виды являются доминантным компонентом лесных биоценозов, имеют не только биологическое, но и социально-экономическое значение, что определяет необходимость рационального использования и воспроизводства данного природного ресурса. Несмотря на постоянное внимание ученых к лесообразующим породам, многие аспекты их биологии еще не до конца изучены. К таким в первую очередь следует отнести формирование фенотипической изменчивости на разных уровнях организации жизни. В свое время Вавилов Н.И. отмечал, что количественные признаки «отталкивают» ученых своей сложностью, наличием переходных форм, спутанностью генетической картины [1]. В отличие от животных, которые могут менять среду обитания, лесные древесные растения вынуждены адаптироваться к изменениям условий существования за счет потенциала, заложенного в генетическом разнообразии популяций, при этом на его проявление большое влияние оказывают условия среды. Особое внимание исследователей обращено к тем количественным параметрам, которые являются хозяйственно-полезными: высота и диаметр ствола, урожайность и размеры плодов и семян, смолопродуктивность, выход целлюлозы из древесины и т.п. Однако, кроме оценки продуктивности растений, особенности изменчивости признаков могут использоваться как инструмент для анализа внутривидового разнообразия. Такой подход может быть применен и на начальных этапах роста культурфитоценозов. Ведь в практике лесокультурного дела именно по количественным признакам принято проводить отбор лучших сеянцев или саженцев до непосредственного создания лесных культур, что может искусственно изменять генетический состав будущих насаждений.

Цель исследования – анализ изменчивости количественных признаков ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) на разных этапах онтогенеза для использования полученных результатов при разработке мероприятий по оценке и сохранению внутривидового разнообразия на ранних этапах роста лесных культур.

Материал и методы исследования. Объектами для изучения изменчивости служили особи *P. abies*, произрастающие в насаждениях естественного происхождения *Piceetum myrtillosum* IV класса возраста, а также их семенное потомство – проростки, сеянцы первого и второго года, однолетние и двулетние лесные культуры (соответственно биологический возраст растений три и четыре года).

У деревьев *P. abies*, образующих 16 популяций, установлены диаметр на высоте 1,3 м, протяженность кроны, высота прикрепления первых живых и мертвых сучьев с использованием мерной вилки и лазерного высотомера. Нераскрывшиеся шишки (2250 штук) измерены штангенциркулем (длина, ширина) [2, 3]. Форма шишек установлена как отношение максимального диаметра шишки к ее длине [2]. Размеры семени и крыла (по 3570 штук) определены по Попову П.П. [4] с помощью программы «ComBio», предназначенной

для обработки изображений [5]. Оценкамассы 1000 семян (76 деревьев) проведена согласно ГОСТ 13056.4 [6]. Размеры проростков (5039 штук) определены в программе «ComBio» [5]. Количественные признаки измерены у однолетних (3719 растений) и двулетних (1383 растений) сеянцев, которые в дальнейшем были высажены на лесокультурную площадь – у однолетних культур (1166 растений) и двулетних культур (528 растений).

Уровень изменчивости определен по эмпирической шкале варьирования количественных признаков, разработанной Мамаевым С.А. на основании коэффициента вариации – C_v , где: $C_v < 7\%$ соответствует очень низкому уровню изменчивости, $C_v = 8–12\%$ – низкому, $C_v = 13–20\%$ – среднему, $C_v = 21–30\%$ – повышенному, $C_v = 31–40\%$ – высокому, $C_v > 40\%$ – очень высокому [2].

В целом, изучение внутривидового разнообразия проведено по 35 количественным признакам *P. abies*, из них: 5 признаков деревьев, 4 признака шишек, 11 признаков семян, 2 признака проростков, 4 признака однолетних и 5 признаков двулетних сеянцев, 2 признака однолетних и двулетних культур ели (таблица).

Результаты исследования и их обсуждение. Особое внимание в исследованиях количественных признаков, и ранее, и в настоящее время, уделяется использованию коэффициента вариации как универсального показателя изменчивости [2, 7–11]. Филипченко Ю.А. отмечал, что в статистической обработке материала и его анализе выбор данного коэффициента определяется возможностью сформировать наиболее правильное представление об изменчивости в ряду вариаций [10]. Получаемые величины безразмерны, и вследствие этого появляется возможность сравнить изменчивость признаков, значения которых выражаются в разных единицах [7, 9]. Именно поэтому коэффициент вариации применим для анализа широкого круга типов variability и уровней организации жизни [11].

Наши расчеты коэффициентов вариации признаков *P. abies* показали, что значения амплитуды в пределах всех выше приведенных параметров изменяются от 6 до 119% (таблица).

Таблица 1

Изменчивость количественных признаков *P. abies*

Признаки	C_v , %	Уровни изменчивости
Ствол и крона дерева		
Диаметр ствола	18 – 55	средний – очень высокий
Протяженность кроны	9 – 39	низкий – высокий
Относительная протяженность кроны	6 – 24	очень низкий – повышенный
Высота прикрепления первых мертвых сучьев	18 – 119	средний – очень высокий
Высота прикрепления первых живых сучьев	10 – 38	низкий – высокий
Шишки		
Длина	14 – 15	средний – средний
Ширина	10 – 12	низкий – низкий
Форма шишек	12 – 14	низкий – средний
Количество парастих	13 – 15	средний – средний
Семена		
Длина семени	10 – 14	низкий – средний
Ширина семени	13	средний
Ширина крыла	13 – 15	средний – средний

Длина крыла	15 – 19	средний – средний
Длина верхнего края крыла	21 – 26	повышенный – повышенный
Отношение верхнего края крыла к длине крыла	18 – 27	средний – повышенный
Отношение ширины крыла к его длине	16 – 18	средний – средний
Отношение ширины семени к ширине крыла	14 – 20	средний – средний
Отношение ширины семени к длине крыла	12 – 13	низкий – средний
Площадь крыла	23 – 25	повышенный – повышенный
Масса 1000 семян	19 – 24	средний – повышенный
Проростки		
Длина проростков	47 – 51	очень высокий – очень высокий
Число семядолей	11 – 12	низкий – низкий
Однолетние сеянцы		
Высота	26 – 33	повышенный – высокий
Протяженность охвоенной части	42 – 61	очень высокий – очень высокий
Количество почек	35 – 54	высокий – очень высокий
Длина хвоинок	15 – 44	средний – очень высокий
Двухлетние сеянцы		
Высота	27 – 49	повышенный – очень высокий
Протяженность охвоенной части	38 – 57	высокий – очень высокий
Количество боковых побегов	57 – 99	очень высокий – очень высокий
Количество почек	48 – 67	очень высокий – очень высокий
Длина хвоинок	15 – 27	средний – повышенный
Однолетние лесные культуры (биологический возраст растений – 3 года)		
Высота	40 – 43	высокий – очень высокий
Толщина стволика на уровне почвы	41 – 44	очень высокий – очень высокий
Двухлетние лесные культуры (биологический возраст растений – 4 года)		
Высота	36 – 37	высокий – высокий
Толщина стволика на уровне почвы	38 – 40	высокий – высокий

Группируя полученные значения C_v разных признаков соответственно шкале Мамаева С.А., получаем следующее распределение: признаки ствола и кроны относятся к очень низкой, низкой, средней, повышенной и очень высокой изменчивости; признаки шишек – низкой, средней; семена – низкой, средней, повышенной; проростки – низкой и очень высокой; однолетние сеянцы – средней, высокой, повышенной, очень высокой; двухлетние сеянцы – средней, высокой, повышенной, очень высокой; однолетние культуры – высокой, очень высокой; двухлетние – высокой. Следует отметить, что разные признаки, характеризующие один и тот же объект, могут относиться к разным уровням. Так, длина шишки соответствует среднему уровню изменчивости, в то время как ширина – низкому, что свидетельствует о большем постоянстве второго признака. Длина проростков отличается очень высокой изменчивостью, в то время как число семядолей – низкой. Это свидетельствует о том, что в ходе формирования даже, казалось бы, взаимосвязанных признаков органов растений участвуют разные комплексы генов, детерминирующих процессы, которые хоть и функционируют параллельно, но возможно слабо взаимодействуют между собой.

Восемнадцать признаков *P. abies* из разных популяций характеризуются сходным уровнем изменчивости: длина шишки, ширина шишки, количество парастих, ширина семени, ширина крыла, длина крыла, длина верхнего края крыла, отношение ширины крыла к его длине, отношение ширины семени к ширине крыла, площадь крыла, длина проростков, число семядолей проростков, протяженность охвоенной части однолетних сеянцев, количество боковых побегов и количество почек двухлетних сеянцев, толщина стволика растений на уровне почвы в однолетних культурах, высота и толщина стволика растений на уровне почвы в двухлетних культурах. Семнадцать признаков варьируют в пределах нескольких уровней изменчивости: диаметр ствола, протяженность кроны, относительная протяженность

кроны, высота прикрепления первых мертвых сучьев, высота прикрепления первых живых сучьев, форма шишки, длина семени, отношение верхнего края крыла к длине крыла, отношение ширины семени к длине крыла, масса 1000 семян, высота однолетних сеянцев, количество почек и длина хвоинок однолетних сеянцев, высота двулетних сеянцев, протяженность охвоенной части, длина хвоинок двулетних сеянцев, высота растений в однолетних культурах.

Следует отметить, что признакам шишек и семян из разных популяций *P. abies* в большинстве случаев присуще постоянство уровней изменчивости: длина шишек во всех популяциях характеризуется средним уровнем, в то время как ширина – низким и т. д. (таблица). Такая особенность не отмечена для признаков деревьев, а также сеянцев, где часто изучаемые признаки варьируют в пределах нескольких уровней. Все это позволяет предположить, что разница в размахе изменчивости скорее всего свидетельствует о большей устойчивости комплексов генов по отношению к факторам среды у первой группы признаков (где она проявляется на одном уровне в различных популяциях), по сравнению со второй группой признаков. Это является адаптацией, так как от особенностей проявления признаков, характеризующих рост и развитие, зависит существование растений на дальнейших этапах онтогенеза. И, конечно, основой этому служит функционирование генетического аппарата, ведь экспрессия гена, вследствие конкуренции между растениями в производственном агрофитоценозе, может отличаться в 50–100 раз [12].

Кроме того, обнаружено, что у растений на лесокультурной площади сохраняется высокий и очень высокий уровень изменчивости, несмотря на то, что был проведен искусственный отбор по размерам посадочного материала, и часть сеянцев, несоответствующих показателям качества, не использовалась для создания лесных культур ели. Высокие значения C_v подтверждают, что выбраковка нестандартных сеянцев не снижает изменчивости растений в лесных культурах по изучаемым признакам продуктивности. Это объясняется тем, что при смене внешних лимитирующих условий роста, как отмечено в работах Драгавцева В.А. [12, 13], закономерно меняется значимость отдельных генов, составляющих комплекс, и это приводит к изменению как амплитуды генетической изменчивости количественного признака, так и числа локусов, детерминирующих его среднюю величину.

Заключение. Анализ уровня фенотипической изменчивости у *P. abies* проведен по 35 количественным признакам ствола и кроны деревьев, шишек, проростков, одно- и двулетних сеянцев, растений в одно- и двулетних культурах. По 18 признакам изменчивость растений из разных популяций и их органов совпадает и находится в пределах одного уровня, по 17 признакам – размах изменчивости охватывает несколько уровней. Выявлено, что признакам шишек, семян и проростков в основном присуще постоянство уровней изменчивости, в отличие от параметров деревьев, однолетних и двулетних сеянцев, что возможно связано с механизмами адаптации *P. abies*. Учитывая, что биометрические показатели сеянцев *P. abies* на лесокультурной площади характеризуются высокими и очень высокими показателями изменчивости, проведение искусственного отбора среди семенного потомства у растений на ранних этапах лесокультурного дела не снижает уровня фенотипического разнообразия, являясь целесообразным мероприятием для повышения эффективности лесовосстановления и лесоразведения.

Список литературы

1. Вавилов, Н. И. Теоретические основы селекции / Н. И. Вавилов. – М.: Наука, 1987. – 511 с.
2. Мамаев, С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) / С. А. Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 284 с.

3. Шутяев, А. М. Изменчивость шишек и семенных чешуй ели в географических культурах / А. М. Шутяев // Лесоведение. – 2007. – № 5. – С. 60–68.
4. Попов, П. П. Морфометрические показатели семян и крылаток ели сибирской / П. П. Попов // Лесоведение. – 2003. – № 6. – С. 66–73.
5. Ковалевич, А. И. Программно-технологический комплекс компьютерной биометрии семян / А. И. Ковалевич, А. П. Кончиц, А. И. Сидор // Сб. науч. тр. Ин-т леса. – Гомель, 2008. – Вып. 68 : Проблемы лесоведения и лесоводства. – С. 304–312.
6. Семена деревьев и кустарников. Методы определения массы 1000 семян: ГОСТ 13056.4-67. – Введ. 17.12.1992. – Минск, 1992. – 4 с.
7. Глотов, Н. В. Биометрия / Н. В. Глотов [и др.]. – Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1982. – 206 с.
8. Маркевич, Т.С. Популяционная изменчивость количественных признаков *Piceaabies* на территории Беларуси / Т.С. Маркевич // Генетика и биотехнология XXI века: проблемы, достижения, перспективы (посвященная 135-летию со дня рождения Н.И. Вавилова): материалы Между-нар. науч.-практ. конф., Минск, 21–25 ноября 2022 г. / Институт генетики и цитологии НАН Беларуси; редкол.: А.В. Кильчевский [и др.]. – Минск, 2022. – С. 54.
9. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Высшая школа, 1973. – 320 с.
10. Филиппченко, Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения / Ю. А. Филиппченко. – 6-е изд. – М.: Книжн. дом «Либроком», 2012. – 232 с.
11. Ghosh, S. Phenotypic heterogeneity in mycobacterial stringent response / S.Ghosh [et al.] // BMC Syst. Biol. – 2011. – Vol. 5. – P. 18.
12. Драгавцев, В. А. Уроки эволюции генетики растений / В. А. Драгавцев // Биосфера. – 2012. – Т. 4, № 3. – С. 251–262.
13. Кочерина, Н. В. Методологические основы подхода: что такое существенные переменные биологической системы? [Электронный ресурс] / Н. В. Кочерина, В. А. Драгавцев // Сельскохозяйственный отраслевой сервер. – Режим доступа: http://www.agromage.com/stat_id.php?id=693. – Дата доступа: 19.04.2014.

References

1. Vavilov, N.I. Theoretical foundations of breeding / N.I. Vavilov. – M.: Nauka, 1987. – 511 p.
2. Мамаев, S. A. Forms of intraspecific variability of woody plants (on the example of the family of Pinaceae the Urals) / S. A. Мамаев. – M.: Nauka, 1973. – 284 p.
3. Shutyaev, A. M. Variability of cones and seed scales of spruce in geographical cultures / A.M. Shutyaev // Forestry science. – 2007. – № 5. – P. 60–68.
4. Popov, P. P. Morphometric parameters of seeds and winglets of Siberian spruce / P. P. Popov // Forestry science. – 2003. – № 6. – P. 66–73.
5. Kovalevich, A.I. Software and technology complex of computer biometrics of seeds / A.I. Kovalevich, A. P. Konchiz, A. I. Sidor // Collection of scientific papers of the Forest institute. – Gomel, 2008. – Rel. 68: Problems of forest science and forestry. – P. 304–312.
6. Seed of trees and shrubs Methods for determination of 1000 seeds mass: GOST 13056.4-67. – Entered 17.12.1992. – Minsk, 1992. – 4 p.
7. Glotov, N. V. Biometrics / N. V. Glotov and others. – L., 1982. – 206 p.
8. Markevich, T.S. Population variability of quantitative signs of *Piceaabies* in the territory of Belarus / T.S. Markevich // Genetics and Biotechnology of the 21st century: problems, achievements, prospects (dedicated to the 135th anniversary of the birth of N.I. Vavilov): materials of the Intern. Scient.and Practical Conf., Minsk, 21–25 nov.2022/ SSI "Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus". – Minsk, 2022. – P. 54.
9. Rokickij, P. F. Biological statistics / P. F. Rokickij. – Minsk, 1973. – 320 p.

10. Filipchenko, Y. A. Variability and methods of its study/ Y. A. Filipchenko. – 6public. – M.: Librokom, 2012. – 232 p.
11. Ghosh S. Phenotypic heterogeneity in mycobacterial stringent response / S. Ghosh [et al.] // BMC Syst. Biol. – 2011. – Vol. 5. – P. 18.
12. Dragavcev, V. A. Lessons from the evolution of plant genetics/ V.A. Dragavcev// The Biosphere. – 2012. – Vol. 4, № 3. – P. 251–262.
13. Kocherina, N. V. Methodological foundations of the approach: what are the essential variables of a biological system? [Electronic resource] / N. V. Kocherina, V. A. Dragavcev// Agricultural Industry Server. – Access mode: http://www.agromage.com/stat_id.php?id=693. – Access date: 19.04.2014.