

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ ХЛОРОФИЛЛОВ «А» И «В» В ХВОЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Л.И. Кальченко¹, С.Ю. Артымук², В.В. Тараканов³, Л.А. Игнатъев²

¹Центр защиты леса по Алтайскому краю, Барнаул, Россия

²Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск, Россия

³Западно-Сибирский филиал ИЛ СО РАН, Новосибирск, Россия

630099, Новосибирск, ул. Советская 18, ИПА СО РАН

т. (383) 2222540, 8-8-913-727-1271, e-mail: arsev@issa.nsc.ru

На клоновой плантации сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. оценено соотношение межклонового (генотипического) и внутриклонового (экологического) компонентов дисперсии признаков, отражающих содержание и соотношение различных форм хлорофилла в летней и зимней хвое. Доли влияния клонов составляют 64-81 % общей дисперсии ($P < 0,001$). Однако ранги генотипов по изученным показателям и межклоновые коэффициенты корреляции физиологических и морфометрических признаков существенно изменяются в зависимости от сезона. Это свидетельствует о существенном вкладе в общую изменчивость взаимодействий «генотип-среда». Подчеркивается необходимость дальнейших комплексных исследований по оценке как общей, так и специфической устойчивости сосны в связи с динамикой экологических условий.

The interclonal and intracloonal (ecological) variability of concentration and composition of a chlorophyll in Scots pine needles is estimated. The influence of clones make 64-81 % of the total dispersion ($P < 0.001$). However, ranks of genotypes and interclonal correlations between physiological and morphometric traits essentially change depending on a season. It indicates on the essential "genotype-environment" interactions. Necessity of the further researches of general and specific tolerance of a pine in connection with dynamics of ecological conditions is emphasized.

ВВЕДЕНИЕ

Оценка уровня генетической гетерогенности популяций лесообразующих видов по устойчивости представляет несомненный интерес. В качестве одного из показателей общей устойчивости у растений используют соотношение хлорофиллов "а" и "б" в листьях (Гусев, 1960; Игнатъев, 1993; Фарафонов, 1991; Dexter, 1932). Однако в литературе имеются немногочисленные и противоречивые указания о степени наследственной обусловленности этого признака у сосны. Например, по данным Л.Ф. Правдин (1964) и И.М. Фарафонов (1991) общее содержание и соотношение разных форм хлорофилла у сосны изменяется под воздействием экологических и антропогенных факторов, что указывает на определенную экологическую лабильность этих признаков. В то же время Л.Ф. Правдин считал, что содержание хлорофиллов в хвое является диагностическим признаком подвидов сосны. Нами и другими исследователями при изучении вегетативных потомств плюс-деревьев сосны были обнаружены высокозначимые межклоновые (генетические) различия по содержанию и соотношению хлорофиллов (Тараканов и др., 2001; 2003; Бессчетнова, 2007). В этой связи интересен вопрос о стабильности структуры изменчивости (соотношении генотипического и экологического компонентов дисперсии) физиологических признаков на разном экологическом фоне, а также о роли взаимодействий «генотип-среда» в формировании изменчивости этой категории признаков. Для решения проблемы

нами было изучено содержание и соотношение разных форм хлорофилла на клоновой плантации сосны *Pinus sylvestris* L. в контрастно отличающиеся сезоны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проведены на выборке 33 рамет 13 клонов сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. Возраст плантации на момент исследований составлял 18 лет. Размещение деревьев при посадке - 6х8 м (густота 208 шт./га). Сбор хвои осуществлен однотипно в 2 срока – июль (состояние вегетации) и декабрь (состояние покоя) 2006 г. Хвою брали со средней части нормально охвоенных 2-летних побегов, со средней части южного сектора кроны. Для экстракции хлорофилла применяли этанол. Содержание хлорофилла оценивали на фотометре КФК общепринятым способом (Игнатъев, 1993).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В зимней хвое по сравнению с летней содержание хлорофилла снижено (таблица 1), что отмечают и другие исследователи (Правдин, 1964). При этом соотношение хлорофиллов практически не меняется. Минимальные значения коэффициента вариации характерны для доли хлорофилла "а" в общей сумме хлорофиллов (4-5 %), максимальные – для содержания в хвое хлорофилла "б" (27-34 %).

Таблица 1 - Средние значения ($x \pm m$) и коэффициенты вариации (CV) изменчивости различных признаков, отражающих содержание и соотношение хлорофиллов "а" и "б" в хвое сосны на клоновой плантации в летний и зимний сезоны (n=33)

Сезон	Содержание хлорофилла, мг/л			Индекс соотношения различных форм хлорофилла	
	a	b	a+b	a/(a+b), %	a/b
	$x \pm m$				
Лето	6.343 ± 0.181	1.906 ± 0.112	8.250 ± 0.286	77.5 ± 0.6	3.563 ± 0.139
Зима	5.842 ± 0.132	1.701 ± 0.078	7.543 ± 0.205	77.8 ± 0.5	3.568 ± 0.104
	CV, %				
Лето	16.4	33.8	19.9	4.8	22.5
Зима	12.9	26.5	15.6	3.5	16.7

Между содержанием различных форм хлорофилла существует тесная положительная корреляция на уровне 0,8...0,9.

Структуру изменчивости признаков оценивали по доле компонента дисперсии «между клонами» в общей дисперсии методом однофакторного дисперсионного анализа (Глотов, 1983). Влияние клонов статистически высоко значимо ($P < 0,001$) по всем признакам – содержанию хлорофиллов “а” и “б”, их суммарной концентрации и индексам соотношения разных форм. На дисперсию между клонами приходится 64-81 % общей изменчивости, что подтверждает мнение о существенной генотипической обусловленности признаков общей устойчивости. Однако анализ корреляций между средними на клон за разные сезоны (лето-зима) не выявил достоверной связи (соответствующие коэффициенты находятся в пределах 0,22...0,49; $P > 0,05$); лишь по содержанию хлорофилла “а” и отношению концентраций разных видов хлорофилла “а/б” коэффициенты корреляции близки к достоверным. Это свидетельствует о сильных взаимодействиях «генотип-среда», что иллюстрируется рисунком 1. Вероятно, гетерогенность по физиологическим показателям устойчивости может иметь различную природу в зависимости от экологических факторов. В период интенсивной вегетации (летом) изменчивость по содержанию хлорофиллов может отражать гетерогенность по устойчивости растений, например, к засухе. В зимний период она может отражать морозостойкость растений. Поскольку «универсальных» генотипов не существует, то полученная картина, вероятно, иллюстрирует перераспределение рангов приспособленности клонов при смене летних «лимфакторов» на зимние (Драгавцев, 1981).

В заключение рассмотрим вопрос о связи оцениваемых физиологических параметров с характеристиками интенсивности роста и семеношения клонов.

На момент исследований средняя высота приростивших деревьев составляла 7,43 м, диаметр ствола на уровне груди – 16,0 см, ширина кроны 5,0 м, урожай шишек – 1,3 балла (n=241). При этом доли влияния клонов по перечисленным признакам составили соответственно 41,8, 41,6, 49,7 и 56,4 % ($P < 0,001$; $k=33$, $N=234$). Это существенно ниже долей влияния клонов (коэффициентов наследуе-

мости в широком смысле) признаков, характеризующих содержание хлорофиллов в хвое (таблица 2). Данный результат подтверждает тезис о большей наследуемости физиологических параметров, характеризующих устойчивость и (в меньшей степени) урожайность, по сравнению с показателями интенсивности роста (Тараканов, 2003).

Таблица 2 - Доли влияния клонов (%) в изменчивости различных признаков, отражающих содержание и соотношение хлорофиллов "а" и "б" в хвое сосны на клоновой плантации в летний и зимний сезоны (число клонов k=13, N=33)

Сезон \ Признак	a	b	a+b	a/(a+b)	a/b
	Лето	74,9	68,3	73,6	63,9
Зима	69,5	81,1	74,6	77,1	71,0

Примечание: влияние клонов статистически значимо при $P < 0,001$

Для корреляционного анализа использовали данные по 12 клонам, у которых физиологические параметры оценивались в летний период, и по 30 клонам, у которых эти же параметры оценивались в зимний период. Как и следовало ожидать, все морфометрические признаки положительно скоррелированы между собой (таблица 3). Из физиологических показателей тесно связаны концентрации хлорофиллов “а” и “б”, а также показатели содержания разных форм хлорофилла с их суммарной концентрацией (r_s около 0,9). Весьма тесно коррелируют и 2 последних признака, отражающие соотношение разных видов хлорофилла. Что касается связи исследуемых физиологических признаков с интенсивностью роста и урожайностью клонов, то для летней выборки она практически не выявляется. Для зимней выборки обнаруживаются 4 достоверных коэффициента ($r=0,4...0,5$), выявляющих отрицательную связь между концентрацией хлорофилла “б” и размерными признаками (диаметром ствола и шириной кроны) и положительную между индексами соотношения разных форм хлорофилла и диаметром ствола. В целом анализ межклоновых корреляций свидетельствует о взаимодействиях «генотип - среда», проявляющихся на уровне генетических корреляций между признаками интенсивности роста и устойчивости.

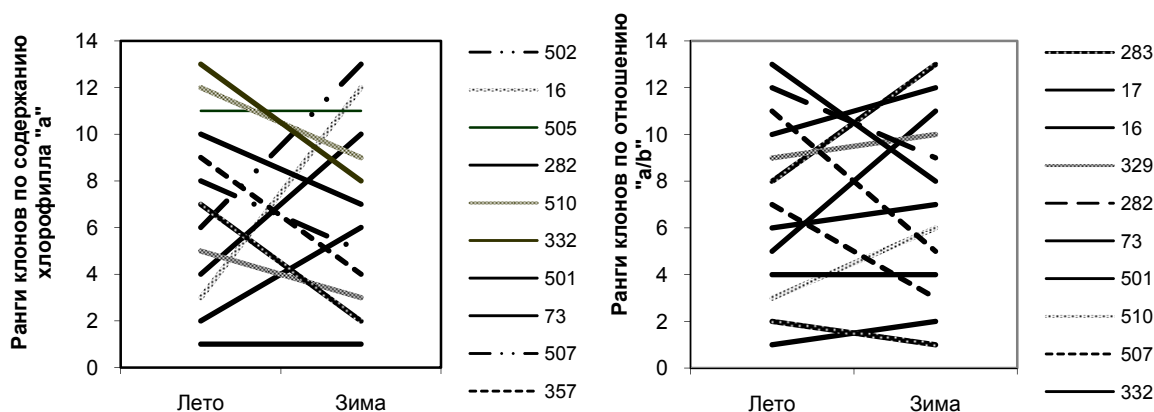


Рисунок 1 - Перераспределение рангов клонов по признакам содержания и соотношения хлорофиллов "а" и "b" в хвое сосны в различные сезоны 2006 г

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Содержание и соотношение различных форм хлорофилла в хвое сосны находится под сильным генетическим контролем, но ранги генотипов по этому показателю могут существенно перераспределяться в зависимости от экологических условий (сезона вегетации). Это свидетельствует о существенном вкладе в общую изменчивость физиологических признаков взаимодействий «генотип-среда».

При оценке содержания хлорофилла в зимней

хвое привитых деревьев обнаружена умеренная межклоновая корреляция между физиологическими и размерными признаками. При оценке физиологических показателей в летней хвое эта связь не выявляется, что отражает взаимодействие «генотип-среда» на уровне генетических корреляций между признаками. Вероятно, оценка устойчивости клонов сосны по физиологическим показателям и биологическая интерпретация результатов должны осуществляться с учетом воздействия конкретных экологических факторов среды обитания.

Таблица 3 - Межклоновые коэффициенты корреляции Спирмена между физиологическими признаками и показателями, отражающими интенсивность роста и урожайность деревьев на плантации сосны

Признаки	Признаки, отражающие содержание и соотношение хлорофиллов "а" и "b"					Морфометрические признаки			Урожай шишек (УрШ)
	a	b	a+b	a/(a+b)	a/b	Высота ствола (Н)	Диаметр ствола (Д)	Ширина кроны (ШК)	
Лето (n=12)									
a	1,000								
b	0,888	1,000							
a+b	0,951	0,965	1,000						
a/(a+b)	-0,280	-0,497	-0,420	1,000					
a/b	-0,266	-0,490	-0,406	0,993	1,000				
Н	-0,140	-0,280	-0,147	-0,049	-0,021	1,000			
Д	-0,294	-0,330	-0,273	-0,067	-0,018	0,841	1,000		
ШК	-0,161	-0,315	-0,217	0,364	0,420	0,615	0,756	1,000	
УрШ.	0,007	0,044	0,029	-0,457	-0,472	0,457	0,437	0,218	1,000
Зима (n=30)									
a	1,000								
b	0,796	1,000							
a+b	0,976	0,896	1,000						
a/(a+b)	-0,228	-0,699	-0,388	1,000					
a/b	-0,222	-0,693	-0,381	0,999	1,000				
Н	-0,075	-0,252	-0,131	0,225	0,240	1,000			
Д	-0,146	-0,458	-0,256	0,515	0,528	0,744	1,000		
ШК	-0,255	-0,425	-0,310	0,268	0,274	0,575	0,703	1,000	
УрШ.	0,244	0,037	0,186	0,097	0,113	0,254	0,288	0,091	1,000

Примечание: жирным шрифтом выделены коэффициенты, достоверно отличающиеся от нуля ($P < 0.05$).

При отсутствии этой информации для лучшей сопоставимости оценок исследования по изучению изменчивости физиологических показателей общей устойчивости предпочтительнее осуществлять в состоянии физиологического покоя деревьев (зимой). Существенная генетическая гетерогенность популяций сосны по физиологическим показателям предполагает перспективность отбора на устойчивость. Однако для расшифровки получаемых физиологических характеристик необходимы специальные исследования по оценке зависимости адаптивных признаков – как физиологической, так и иной природы – от тех или иных контролируемых в эксперименте экологических факторов. Другими словами, необходимо дальнейшее изучение генетической неоднородности сосны по признакам как общей, так и специфической устойчивости в связи с изменениями лимитирующих экологических факторов.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Бессчетнова, Н.Н. Специфика клонов плюсовых деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по содержанию основных пигментов в хвое / Н.Н. Бессчетнова // [www.tsu.ru/WebDesign/TSU/palata_rf.nsf/news/2004200747/\\$FILE/бессч_етнова.doc](http://www.tsu.ru/WebDesign/TSU/palata_rf.nsf/news/2004200747/$FILE/бессч_етнова.doc). 2007.
- Драгавцев, В.А. Современные системы селекции растений / В.А. Драгавцев // Разработка основ систем селекции древесных пород. Тез. докл. Ч. 1. - Рига, 1981. - С. 70 - 73.
- Глотов, Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки / Н.В. Глотов // Экология. - 1983. - № 1. - С. 3-10.
- Гусев, Н.А. Некоторые методы исследования водного режима растений. [Текст] / Н.А. Гусев. - Л.: Всес. Бот. общ-во, 1960. – 60 с.
- Игнатьев, Л.А. Реакция растений на повреждающее действие абиотических факторов и регуляция их продуктивности в условиях неустойчивой погоды: дисс. ... докт.биол.наук / Л.А. Игнатьев - Новосибирск, 1993. – 395 с.
- Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная (изменчивость, внутривидовая систематика и селекция). [Текст] / Л.Ф. Правдин - М. : Наука, 1964. – 189 с.
- Тараканов, В.В. Наследуемость биохимических и физиологических признаков на клоновой плантации сосны обыкновенной / В.В. Тараканов, А.Е. Самсонова, Л.А. Игнатьев // Лесная генетика и селекция – на рубеже тысячелетий: Тез.докл. науч.-практ.конф. - Воронеж: НИИЛ-ГиС, 2001. – С. 71.
- Тараканов, В.В. Структура изменчивости, селекция и семеноводство сосны обыкновенной в Сибири: автореф. дисс. ... докт.с.-х.наук / В.В. Тараканов // Красноярск, 2003. – 44 с.
- Фарафонов, М.Г. Биоиндикаторные свойства хлорофилла в условиях воздействия загрязнений неопределенного состава / М.Г. Фарафонов // Эколого-географические проблемы сохранения и восстановления лесов Севера: тез.докл. – Архангельск, 1991. – С. 296-298.
- Dexter S.T., Tottinham W.E., Graber L.H. Investigations Hardnees of plants by measurement of electrical conductivity // Plant Physiol. - 1932. - 7. - N 1. - P. 63.

Поступила в редакцию 1 августа 2007 г.
Принята к печати 15 сентября 2007 г.