

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. Выявленная 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.

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

Received 14.03.2016
Accepted for publication 17.06.2016
© AUTHORS, 2017

e-mail: lesfak@bk.ru

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.

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; Boratynska, Bobowicz, 2000; Klöšeko, Tilk, 2008). Отмечен низкий уровень изменчивости линейных параметров хвои (Boratynska, Bobowicz, 2000; Boratynska, 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 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

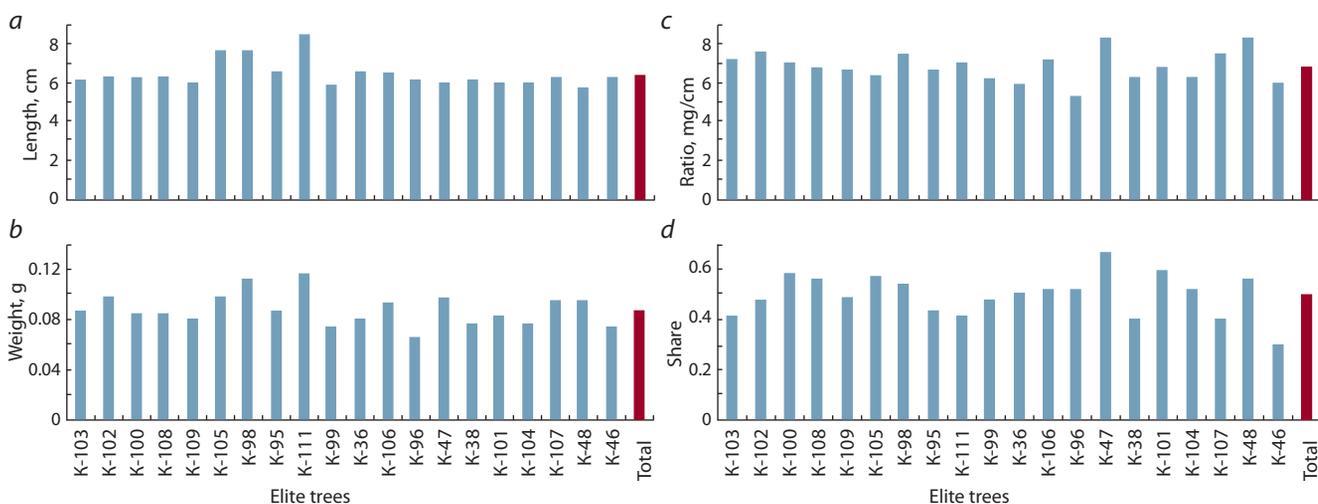


Fig. 1. Mean values of needle traits in various clones of elite trees: *a*, length; *b*, weight; *c*, linearly distributed weight; *d*, share of water with reference to dry weight.

Table 1. Significance of variations among elite trees

Trait	Fisher test, F_{exp}	The share of factor influence ($h^2 \pm s_{h^2}$), according to Snedecor		Difference criteria	
		h^2	$\pm s_{h^2}$	LCD_{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

F_{exp} , experimental value of the Fisher criterion ($F_{05} = 1.58$; $F_{01} = 1.89$); h^2 , the proportion of influence of the organized factor; $\pm s_{h^2}$, error of the share of influence of the organized factor; LSD_{05} , least significant difference at the 5 % level of significance; D_{05} , Tukey criterion at the 5 % significance level.

Table 2. The results of two-way nested analysis of variance of needle traits in elite plus trees

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

F_{exp} , experimental value of the Fisher criterion; $F_{05/01}$, tabular value of the Fisher criterion at the 1 and 5 % levels of significance; h^2 , an indicator of the strength of influence of the organized factors; $\pm s_{h^2}$, error measure of the strength of the impact factor.

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 %)

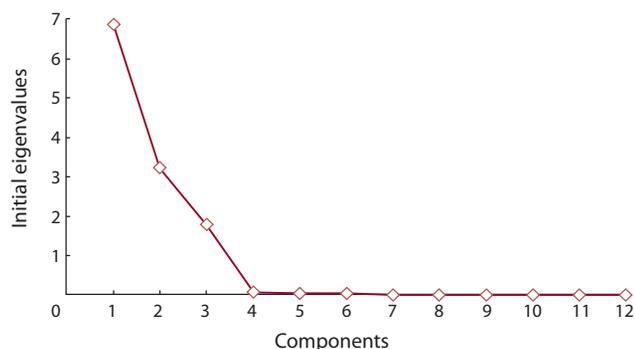


Fig. 2. Extraction of principal components in factor analysis.

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 – в 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-

Table 3. The rotated component matrix of factor analysis

Indicators analyzed, traits of needles	Principal components		
	first	second	third
The length of the fresh needle in a fascicle			
first	0.996		
second	0.996		
Average length of fresh pine needles in a fascicle	0.996		
The mass of a fascicle of fresh pine needles			0.721
Fresh needle weight : length			0.993
The length of the air-dry needle in a fascicle			
first	0.995		
second	0.990		
The average length of air-dry pine needles in a fascicle	0.995		
The mass of an air-dry fascicle		0.810	
Dry needle weight : length		0.924	
The proportion of water relative to wet weight			
wet		-0.941	
dry		-0.927	
Initial eigenvalues of components	6.856	3.208	1.796
The share of the variance of components, %	57.13	26.74	14.97
Cumulative variance of components, %		98.836	

Table 4. Clustering of clones of elite trees

Agglomeration step		Coefficient		Emergence of the first cluster		Next stage	
Stage	Clusters	Distance	Scale units	Cluster 1	Cluster 2		
	1	2					
On 12 initial traits							
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
On three principal components							
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

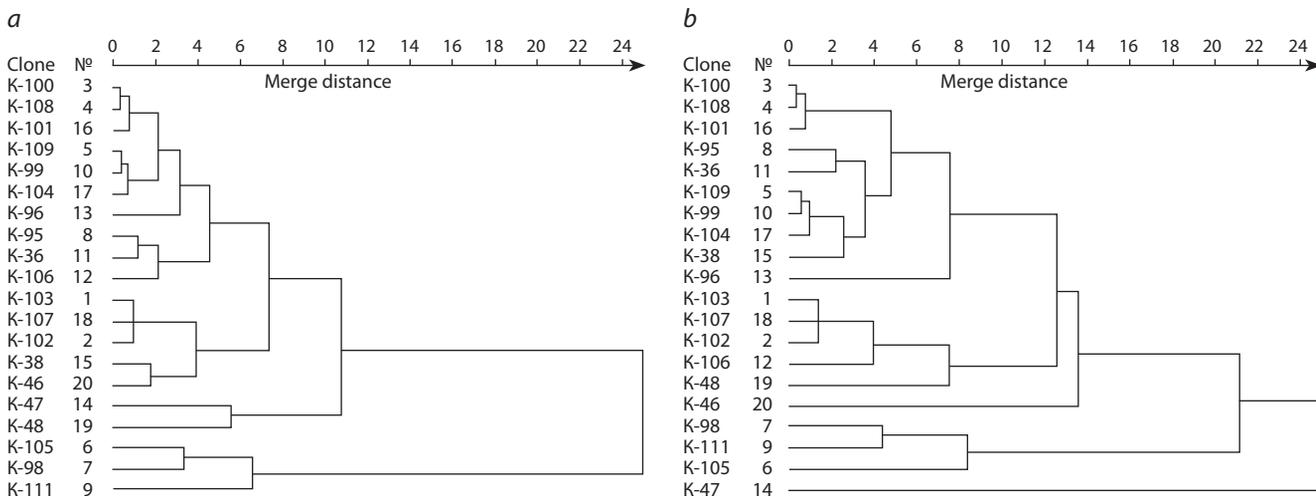


Fig. 3. Dendrograms of similarities between elite tree clones in (a) needle traits and (b) principal components.

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.

Acknowledgments

The authors are grateful to the staff of the Semenov Specialized Seed Farm, Nizhny Novgorod.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- 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.
- Besschetnova N.N. Sosna obyknovennaya (*Pinus sylvestris* L.) [Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)] Seleksionnyy potentsial plyusovykh derev'ev [The breeding potential of elite trees]. Saarbrücken: Lap Lambert Academic Publishing GmbH & co. KG. Publ., 2011. (in Russian)
- Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Sosna obyknovennaya (*Pinus sylvestris* L.) [Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)] Morfometriya i fiziologiya khvoi plyusovykh derev'ev [Morphometry and physiology of needles of elite trees]. *Nizhny Novgorod*, 2014. (in Russian)
- Besschetnova N.N., Gorelov N.I., Kozlov N.A. Identifikatsionnoe znachenie ugla krepleniya vetvey pri izuchenii vegetativnogo potomstva plyusovykh derev'ev sosny obyknovennoy [The identification significance of the angle of attachment of the branches in the study of vegetative progeny of elite Scots pine trees]. *Lesovodstvo Nizhegorodskoi oblasti na rubezhe vekov: Sb. nauch. tr. po mater. nauch.-pract. conf. [Proceedings of the applied research conference “Forest management of Nizhny Novgorod oblast at the turn of the century”]*. *Nizhny Novgorod*, 2004;28-43. (in Russian)
- 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.
- Breusova I.A., Mosin V.I., Shulga V.V., Sidorova N.S. Voprosy semenovodstva sosny v Kazakhstane [Pine seed production in Kazakhstan]. *Lesnaya Urala i khozyaystvo v nikh: Sb. nauch. tr. [Uralian forests and their management: Collection of works]*. Sverdlovsk, 1970;5:270-274. (in Russian)
- Burdon R.D., Russell J.H. Inbreeding depression in selfing experiments: statistical issues. *Forest Genetics*. 1998;5(3):179-189.
- Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta [Technique of field experiments]. Moscow, 1985. (in Russian)
- Dragavtsev V.A. K otsenke nasleduemosti seleksionnykh priznakov drevesnykh rasteniy s pomoshch'yu pokazateley s minimal'noy nasledstvennost'yu [On the estimation of the heritability of commercial traits in woody plants with minimally inherited indicators]. *Soveshchanie po lesnoi genetike, seleksii i semenovodstvu. Tez. dokl. po mater. soveshch. g. Petrozavodsk, 12–15 dekabrya 1967 g.* [Abstracts from the workshop on forest genetics, breeding, and seed industry. Petrozavodsk, December 12–15, 1967]. Petrozavodsk, 1967;48-49. (in Russian)
- Dragavtsev V.A. Metody analiza vnutrividovoy izmenchivosti v lesnykh populyatsiyakh i prognoza effektivnosti analiticheskoy lesnoy seleksii [Methods of analysis of intraspecific variation in forest populations and forecasting the effectiveness of analytical forest breeding]. *Doklady uchenykh – uchastnikov mezhdunarodnogo simpoziuma po seleksii, genetike i lesnomu semenovodstvu khvoynykh porod. g. Novosibirsk, 19–25 iunia 1972* [Proc. Int. Symp. on conifer breeding, genetics, and seed industry. Novosibirsk, June 19–25, 1972]. Pushkino, 1972;60-70. (in Russian)
- Dragavtsev V.A. Sovremennye sistemy seleksii rasteniy [Modern system of plant breeding]. *Razrabotka osnov seleksii drevesnykh porod. Tez. dokl. sovesch. Riga, 22–25 sentiabria 1981* [Abstracts from the workshop on the elaboration of principles of wood species breeding. Riga, September 22–25, 1981]. Riga. 1981;1:70-73. (in Russian)
- Dragavtsev V.A., Dragavtseva E.V. Ekologo-geneticheskaya organizatsiya godichnykh prirostov monopodial'nykh khvoynykh drevesnykh rasteniy [Ecogenetic organization of annual growth in monopodial woody conifers]. *Sokhranenie lesnykh geneticheskikh resursov Sibiri. Mater. 3-go mezhdunar. soveshch., posvyashch. Mezhdunarodnomu godu lesov: 23–29 avgusta 2011 g., Krasnoyarsk, Russia* [Proc. III Int. Workshop “Preservation of forest genetic resources in Siberia” dedicated to the International Year of Forests. Krasnoyarsk, August 23–29, 2011]. Krasnoyarsk, 2011;43-44. (in Russian)
- Efimov Yu.P. Semennye plantatsii v seleksii i semenovodstve sosny obyknovennoy [Seed orchards in Scots pine breeding and seed production]. Voronezh: Istoki Publ., 2010. (in Russian)
- 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.
- Isakov Yu.N., Kuznetsova N.F., Mashkina O.S. The diversity in the level of self-fertility and genotype dependence in Scots pine. *Lesovedenie = Forest Science*. 2000;2:44-50. (in Russian)
- Klößeiko 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.
- Krutovskiy K.V. From population genetics to population genomics of forest tree species: an integrated population-genomic approach. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 2006;42(10):1304-1318. (in Russian)
- Krutovskiy K.V. Prospects for the use of genomic research in forestry. *Sibirskiy Lesnoi Journal = Siberian Forest Journal*. 2014;4:11-15. (in Russian)
- Kuznetsova N.F. The influence of climatic conditions on the expression of the trait of self-fertility in Scots pine. *Ekologiya = Ecology (Yekaterinburg)*, 2009;3:390-395. (in Russian)
- 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.
- Luganskaya V.D. Vzaïmosvyaz' razmerov khvoi s rostom po vysote u derev'ev sosny v molodnyakakh sredney i yuzhnoy podzony taygi Urala [The relationship between needle size and height growth in pine trees in young stands of Uralian middle and southern taiga]. Lesa Urala i hoziaistvo v nigh: Sb. tr. [Uralian forests and their management: Collection of works]. Sverdlovsk, 1976;9:94-97. (in Russian)
- Maltamo M., Eerikäinen K. The Most similar neighbour reference in the yield prediction of *Pinus kesyiya* stands in Zambia. *Silva Fennica*. 2001;35(4):437-451. DOI 10.14214/sf.579.
- Mamaev S.A. Vnutrividovaya sistematika drevesnykh rasteniy i problemy selektsii [Intraspecific systematics of woody plants and the problem of their breeding]. Soveschanie po lesnoi genetike, selektsii i semenovodstvu. Tez. dokl. po mater. sovesch.: g. Petrozavodsk, 12–15 dekabria 1967 g. [Abstracts from the workshop on forest genetics, breeding, and seed industry. Petrozavodsk, December 12–15, 1967]. Petrozavodsk, 1967;47-48. (in Russian)
- Mamaev S.A. Individual'naya izmenchivost' v sodержanii khlorofilla v khvoe sosny obyknovnoy. II. Amplituda izmenchivosti. Zakonomernosti formoobrazovaniya i differentsiatsii vida u drevesnykh rasteniy [Individual variability in chlorophyll content in the needles of Scots pine: II. The amplitude of variability. Regularities in the differentiation of woody species]. Trudy Instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh UF AN SSSR [Proceedings of the Institute of Plant and Animal Ecology]. Sverdlovsk, 1969;60:90-95. (in Russian)
- Mamaev S.A. Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy (na primere semeystva Pinaceae na Urale) [Forms of intraspecific variation in woody plants (by the example of the family Pinaceae in the Urals)]. Moscow, 1972. (in Russian)
- Mashkina O.S., Kuznetsova N.F., Isakov Yu.N., Butorina A.K. Self-fertility in pine as one of the mechanisms of resistance to chemical mutagens. *Ekologiya = Ecology (Yekaterinburg)*. 2009;6:423-428. (in Russian)
- Mol'chenko L.L. K voprosu ranney diagnostiki genotipa plyusovykh derev'ev [On early genotyping of elite trees]. Chetvertyty s'ezd Vsesoyuznogo obshchestva genetikov i selektsionerov im. N.I. Vavilova. Tez. dokl. Kishinev, 1–5 Fevralia 1982 [Abstracts from the IV Congress of the Vavilov All-Union Society for Geneticists and Breeders. Chişinău, February 1–5, 1982]. Chişinău, Shtiintsa Publ., 1982;3:61. (in Russian)
- Nikitin K.E., Shvidenko A.Z. Metody i tekhnika obrabotki lesovodstvennoy informatsii [Methods and Technique of the Processing of Forestry Information]. Moscow, 1978. (in Russian)
- Orr-Ewing A. A cytological study of the effects of self-pollination on *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Fanco. *Silvae Gen.* 1957;6:147-161.
- Romanovskiy M.G., Khromova L.V. Formation of Scots pine seeds by self-fertilization. *Lesovedenie = Forest Science*. 1992;5:3-9. (in Russian)
- Rutkowskiy I.V. Sostoyanie lesnogo semenovodstva i perspektivy ego razvitiya [The state of forest seed production and its development prospects]. Pyatyy Vserossiyskiy s'ezd lesovodov. Moskva, 25–27 fevralya 2003 g. [Proceedings of the 5th Congress of Foresters. Moscow, February 25–27, 2003]. Moscow, 2003;190-194. (in Russian)
- 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.
- Semikhov V.F., Gvozdeva E.V., Besschetnov V.P., Arefieva L.P., Novozhilova O.A., Grinash M.N. Amino acid composition of seeds and systematics of the family Pinaceae. *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal*. 2007;92(12):118-132. (in Russian)
- 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.
- State program of the Russian Federation "Forestry development" for 2013–2020. Available at http://www.nbchr.ru/PDF/042_oos.pdf (in Russian)
- Surso M.V. Genetic polymorphism of conifer populations in Northern Europe. *Izvestia Samarskogo nauch. tsentra RAN = Proceedings of the Samara Research Center of the RAS*. 2009;11(1(3)):389-393. (in Russian)
- 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.
- Tsarev A.P. Programmy lesnoy selektsii (v Rossii i za rubezhom) [Forest breeding programmes in Russia and abroad]. Moscow, 2013. (in Russian)
- Tsarev A.P., Laur N.V. Problems of elite selection. *Lesnoi vestnik = Herald of Forestry*. 2006;5:118-123. (in Russian)
- Ukazaniya po lesnomu semenovodstvu v Rossiyskoy Federatsii [Guidance on forest seed industry in the Russian Federation]. Moscow, 2000. (in Russian)
- 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.
- Vasilov S.P. Variability of dry mass and water content in the needles of *Pinus sylvestris* (Pinaceae). *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal*. 2005;90(8):1235-1247. (in Russian)
- Vidyakin A.I. The efficiency of breeding of woody plants. *Hvoinye borealnoi zony = Conifers of the Boreal Area*. 2010;27(1-2):18-24. (in Russian)
- Vidyakin A.I. Application of the results of phenogeographical studies in the forestry of Russia. *Sibirskiy Lesnoi Zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2014;4:29-34. (in Russian)
- 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.