

**Анализ взаимосвязей линейного роста
осевых ауксибластов ветвей и ствола у потомства
плюсовых деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)¹**

Скорости апикального и радиального роста ствола и ветвей древесных растений являются основными показателями биологической продуктивности. Между этими процессами существует как генетическая [11], так и функциональная связь [1]. Эти связи в значительной мере контролируются фитогормонами [10] и балансом донорно-акцепторных отношений при распределении ассимилятов [4]. При изучении морфогенетических процессов важную роль играют морфогенетический счет и измерение [3]. Эта особенность учитывается в эколого-генетической модели контроля количественных признаков [2], при изучении потенциальной продуктивности различных генотипов сосны обыкновенной [9] и модели формы кроны пихты цельнолистной [6]. При моделировании морфогенеза надземной части древесных растений следует учитывать вклад фенотипической и генотипической составляющих количественных характеристик апикального и латерального роста ствола и ветвей.

Цель исследований – определение степени взаимосвязи между характеристиками линейного роста осевых ауксибластов ветвей и ствола и сравнительная оценка возможности дискриминировать на их основе семенное потомство разных генотипов (плюсовых деревьев) на примере молодых деревьев сосны обыкновенной.

Объектом исследований являлись сравнительные культуры сосны обыкновенной, созданные на территории Сысертского лесничества (Свердловская область, Россия). Выбор относительно генетически однородного объекта связан, во-первых, с минимизацией генетической составляющей в изменчивости морфометрических признаков и, во-вторых, с необходимостью проверки предположения о перспективности использования оригинальных методов обработки данных в феногенетических исследованиях. Было обследовано 2 группы семей плюсовых деревьев (по 3 семьи в каждой). В группах 1 и 2 номера семей соответствуют номерам плюсовых деревьев по Госреестру – 11, 1, 52 и 38, 50, 56 соответственно. Одна семья состоит из 24–29 деревьев. В группе 1 (возраст 10 лет) на каждом дереве у трех ветвей (возраст 6 лет) южной, юго-восточной и восточной экспозиций измеряли линейные размеры годичных осевых ауксибластов за 4 года (2001–2004 гг.). В группе 2 (возраст 11 лет) у каждого дерева также измеряли годичные приросты ветвей южной экспозиции и осевые приросты ствола за 7 последних лет (1999–2005 гг.). Точность измерений – 1 мм.

При анализе полученных данных были использованы методы кластерного и регрессионного анализа (STATISTICA v 8.0), а также способы визуализации данных (пакет КЛАССАН [8]), позволяющие выявить наличие зависимостей в усло-

* С. А. Шавнин, А. А. Монтиле, Ботанический сад УрО РАН (Екатеринбург).

** А. И. Монтиле, Уральский государственный лесотехнический университет (Екатеринбург).

*** Д. Ю. Голиков, Ботанический сад УрО РАН (Екатеринбург).

E-mail: sash@botgard.uran.ru

E-mail: org17@mail.ru,

E-mail: amontile@gmail.com

E-mail: mit2704@gmail.com

¹ Работа выполнена при поддержке комплексной программы Президиума УрО РАН на 2018–2020 гг. № госрегистрации АААА-А17-117072810009-8 и программы ФНИ РАН на 2013–2020 гг. № госрегистрации АААА-А-17-117072810010-4.

виях неподтверждения предположения о компактности соответствующих кластеров в пространстве признаков.

При анализе фенотипической изменчивости использовали метод расчета спектров частот Интегрального показателя системы сжатых отображений (Ип ССО) [5]. Он позволяет описывать внутривидовой полиморфизм по комплексу признаков с помощью рядов частотных характеристик исследуемых групп в зависимости от значений идентификатора и выявлять сходные и различающиеся фенотипические характеристики. На основе величин признаков, соответствующих повторяющимся морфологическим элементам, строится числовой идентификатор. Последний может быть использован в качестве радикала для сравнения отдельных растений и их групп. Производится построение спектров частот числовых значений Ип ССО для данной группы деревьев с учетом вклада идентификатора. Конкретный спектр представляет собой набор значений результирующего показателя Ип ССО и частот их встречаемости, которые при графическом отображении определяют градации цвета в шкале оттенков серого. Характер локализаций значений показателя и величин частот у рассматриваемых растений или их групп существенно отличается и отражает фенотипические особенности их представителей. При этом информативными являются как позиционное расположение, так и величины частот в спектрах. Данный метод реализован в программном пакете РАДИКАЛ [7].

Анализ данных по осевым приростам ветвей различной ориентации для семей первой группы показал наличие значимой корреляции ($p < 0,05$) между приростами за два смежных года, указывающей на влияние приростов одного года на приросты следующего. Согласно приведенным в таблице 1 данным, выявленная зависимость имеет место как для каждой экспозиции, так и для совокупности ветвей без ее учета. Причем влияние экспозиции на обнаруженную взаимосвязь несущественно.

Таблица 1

Коэффициенты корреляции (r) и коэффициенты наклона регрессионных прямых (k) для осевых годовых приростов ветвей семей в группе 1

Годы		2001–2002		2002–2003		2003–2004	
Номер семьи	Кол-во деревьев (ветвей)	r	k	r	k	r	k
Ветви всех экспозиций							
11	29 (87)	0,634	0,448	0,754	0,606	0,768	0,892
1	24 (72)	0,882	0,870	0,845	0,754	0,669	0,7342
52	28 (84)	0,811	0,827	0,765	0,754	0,792	0,837
Ветви южной экспозиции							
11	19 (19)	0,602	0,414	0,681	0,453	0,801	0,988
1	23(23)	0,911	0,939	0,865	0,711	0,829	1,0883
52	26(26)	0,800	0,852	0,781	0,8651	0,809	0,794
Ветви юго-восточной экспозиции							
11	27(27)	0,706	0,542	0,810	0,626	0,809	0,9674
1	24(24)	0,862	0,808	0,865	0,710	0,543	0,596
52	27(27)	0,795	0,714	0,737	0,632917	0,724	0,761
Ветви восточной экспозиции							
11	24(24)	0,601	0,404	0,805	0,750	0,732	0,8111
1	18(18)	0,877	0,845	0,783	0,819	0,627	0,625
52	26(26)	0,866	0,961	0,782	0,765	0,816	0,909

В таблице 2 приведены коэффициенты корреляции для годовых приростов ветвей всех семей второй группы. Результаты сравнительного анализа приведен-

ных данных (таблицы 1 и 2) позволяют утверждать, что установленные зависимости между величинами приростов за два смежных года имеют место как для каждой семьи в отдельности, так и для их совокупности.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между годовыми приростами для ветвей совокупности семей группы 2

Годы	2005	2004	2003	2002	2001	2000
2005	1	0,63	0,37	0,32	0,09	-0,02
2004	0,63	1	0,55	0,46	0,22	-0,09
2003	0,37	0,55	1	0,51	0,22	-0,03
2002	0,32	0,46	0,51	1	0,42	0,1
2000	0,09	0,22	0,22	0,42	1	0,46
2001	-0,02	-0,09	-0,03	0,1	0,46	1

Приведенные в таблице 3 результаты корреляционного и регрессионного анализа взаимосвязи осевых приростов ствола свидетельствуют о том, что основные зависимости в различных семьях и для всех семей группы 2 совпадают. При этом величины коэффициентов корреляции между осевыми приростами ветвей и ствола свидетельствуют об отсутствии значимой линейной зависимости между ними. Визуальный анализ показал, что отсутствует и нелинейная связь. Таким образом, непосредственной взаимосвязи процессов линейного роста ствола и ветвей не обнаружено.

Таблица 3

Коэффициенты корреляции (r) и коэффициенты наклона регрессионных прямых (k) для осевых годовых приростов ветвей и ствола семей группы 2

Ветви						
Номер семьи	38		50		56	
Годы	r	K	R	k	r	K
1999–2000	0,281	0,642				
2000–2001	0,741	0,938	0,019	0,018	0,649	0,566
2001–2002	0,950	0,881	0,640	0,653	0,764	0,876
2002–2003	0,321	0,175	0,625	0,643	0,833	0,724
2003–2004	0,600	0,591	0,761	0,614	0,773	0,683
2004–2005	0,751	0,745	0,791	0,316	0,722	0,620
Ствол						
Номер семьи	38		50		56	
Годы	r	K	r	k	r	k
1999–2000	0,778	0,519	0,671	0,372	0,776	0,731
2000–2001	0,825	0,790	0,650	0,861	0,765	1,004
2001–2002	0,562	0,443	0,706	0,485	0,790	0,871
2002–2003	0,489	0,590	0,476	0,755	0,741	0,752
2003–2004	0,378	0,337	0,407	0,487	0,455	0,453
2004–2005	0,562	0,568	0,679	0,473	0,472	0,468

Исходя из предположения, что наследуются не только качественные или количественные признаки, но и их динамические характеристики, которые отражают реализацию генетически обусловленной программы развития, был проведен сравнительный анализ особенностей морфогенеза ветвей и ствола деревьев семей группы 2 за весь изученный интервал времени (1999–2005 гг.). Восстановление линейной зависимости между приростами за два смежных года выявило значи-

тельные отличия в динамике приростов для отдельных семей. Визуальное представление выборок величин осевых приростов для двух лет с выделением представителей различных семей, характеризующее их взаимосвязь, выявляет пересекающиеся, но не совпадающие «полосы» объектов, относящихся к каждой из семей. Линейные регрессии этих зависимостей для каждой семьи можно описать коэффициентом при независимой переменной. Данные о коэффициентах корреляции и коэффициентах, характеризующих углы наклона регрессионных прямых осевых приростов ветвей в каждой семье и для смежных лет, приведены в таблицах 1 и 3. В таблице 3 для группы 2 приведены также соответствующие коэффициенты для приростов ствола. Их существенное отличие у разных семей позволяет сделать вывод, что в пределах одного возрастного периода семьи можно сопоставлять, сравнивая величины приведенных коэффициентов. В отдельные периоды семьи с различными генотипами могут реагировать одинаково, поэтому для более корректного и надежного разделения семей необходимо анализировать динамику изменений приростов за длительный промежуток времени. При этом к одной семье относятся деревья, коэффициенты у которых статистически значимо «совпадают» для всех пар лет в выделенном периоде, либо для большинства пар лет. Следует отметить, что характеристикой, связанной с конкретной наследственностью, выступают не величины приростов ветвей или ствола, а динамика их изменений, описываемая углом наклона регрессионной прямой.

Для построения спектральных характеристик семей с помощью программы РАДИКАЛ в расчетах в качестве набора повторяющихся элементов применяли выборки, состоящие из отдельных деревьев семьи (3 выборки по 9 деревьев с несовпадающими номерами). Признаками являлись осевые приросты ветвей либо ствола. При промежуточном анализе данных о приростах ветвей в качестве признаков-идентификаторов были установлены приросты последних лет, а для стволов – приросты начала периода измерения. Окончательный анализ результатов показал, что частотные спектры Ип ССО для осевых приростов ветвей и ствола не совпадают как по расположению линий в спектрах, так и по установленным в ходе расчетов и приведенным на горизонтальной оси рисунка последовательностям выборок из отдельных семей.

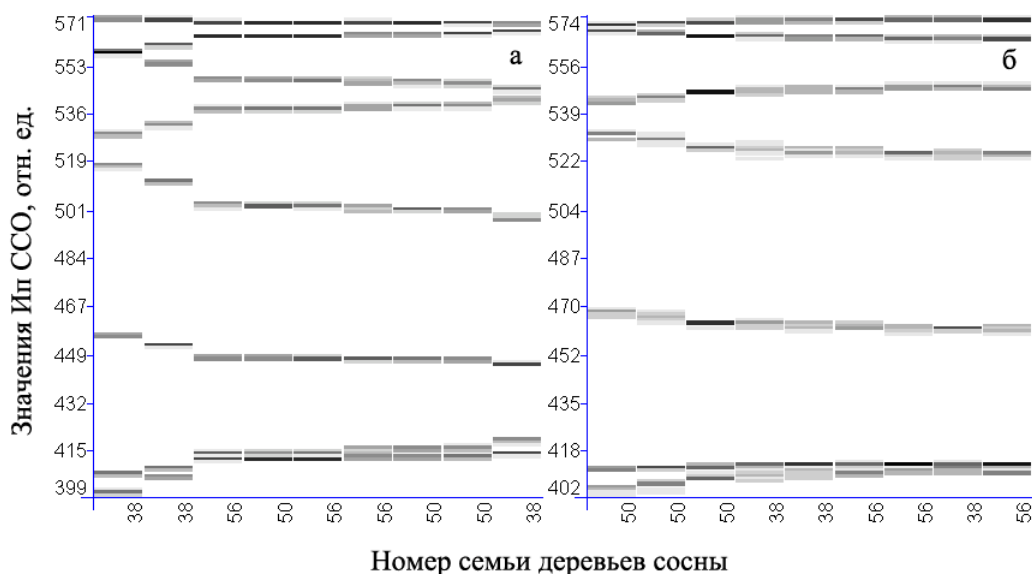


Рис. Спектральные характеристики групп деревьев, взятых из рассматриваемых семей полусибсов сосны, рассчитанные: а – по данным осевых приростов ствола; б – по данным осевых приростов ветвей

Следует отметить, что число линий соответствует количеству признаков (годовых приростов), а положение линии (значение Ип ССО) и частота (интенсивность цвета линии) характеризуют индивидуальное проявление конкретного признака в выборке. Компактное расположение выборок из одной семьи в последовательности указывает на относительно невысокую изменчивость ростовых характеристик в семье. При этом спектры, полученные при обработке данных о ветвях, показывают более надежное разделение семей. Так, семьи 50 и 56 максимально отделены в последовательности выборок друг от друга при небольшом перемещении выборок последней и семьи 38. Анализ спектров частот Ип ССО для осевых приростов выявил различия в спектрах, получаемых при отдельном анализе данных по ветвям и стволу, и указывает на возможную доминирующую роль осевых приростов ветвей при определении принадлежности деревьев к различным семьям.

Таким образом, результаты анализа спектров подтверждают различие между закономерностями морфогенеза ветвей и ствола, выявленное ранее с использованием корреляционного и регрессионного анализа, и указывают на возможность использования количественных показателей роста ветвей при определении принадлежности деревьев сосны к различным семьям.

Литература

1. Ваганов Е. А., Шашкин А. В. Рост и структура годичных колец хвойных. – Новосибирск : Наука, 2000. – 232 с.
2. Драгавцев В. А., Литун Н. П., Шкель Н. М., Ничипоренко В. И. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // ДАН СССР. – 1984. – Т. 274, № 3. – С. 720–723.
3. Магомедмирзаев В. А. Введение в количественную морфогенетику. – М. : Наука, 1990. – 229 с.
4. Мокронос А. Т. Взаимосвязь фотосинтеза и функций роста // Фотосинтез и продукционный процесс. – М. : Наука, 1988. – С. 109–121.
5. Неуймин С. И., Шавнин С. А., Монтиле А. А., Монтиле А. И., Кацман С. И. Математический анализ изменчивости признаков генеративных органов видов рода *Agropyron* Gaertn. // Известия Самарского научного центра РАН. – 2016. – № 5 (2). – С. 340–348.
6. Омелько А. М. Модель формы кроны пихты цельнолистной в молодом темнохвойном древостое // Лесоведение. – 2008. – № 6. – С. 15–21.
7. Свид. 2016663118 Российская Федерация. Свидетельство о государственной регистрации программ для ЭВМ. Программа обработки комплексов признаков биологических объектов для анализа полиморфизма и изменчивости в биосистемах / Монтиле А. А., Неуймин С. И., Монтиле А. И.; заявитель и правообладатель ФГБУН Ботанический сад УрО РАН (RU). – Заявка № 2016660474; заявл. 10.10.2016; опубл. 28.11.2016, Реестр программ для ЭВМ. – 1 с.
8. Свид. 2017610856 Российская Федерация. Свидетельство о государственной регистрации программ для ЭВМ. Программа решения задачи классификации на основе анализа наборов кластерных конфигураций и средств визуальной обработки данных / Монтиле А. А., Монтиле А. И., Шавнин С. А.; заявитель и правообладатель ФГБУН Ботанический сад УрО РАН (RU). – Заявка № 2016662912; заявл. 23.11.2016; опубл. 18.01.2017, Реестр программ для ЭВМ. – 1 с.
9. Шавнин С. А., Косарев В. Е., Фомин А. С., Зоров Б. В., Лебедев Ю. В., Узких Ю. И. Использование векторно-корреляционного анализа при изучении потенциальной продуктивности различных генетических форм сосны обыкновенной // Генетика. – 1992. – Т. 28, № 7. – С. 172–181.
10. Kozlowski T. T., Pallardy S. G. Growth Control in Woody Plants. – San Diego : Acad. Press, 1997. – 641 p.
11. Zimmerman M. H., Brown C. L. Trees: structure and function. – Berlin : Springer-Verlag, 1971. – 336 p.

S. A. Shavnin, A. A. Montile,
Russian Academy of Sciences, Ural Branch:
Institute Botanic Garden (Ekaterinburg)

A. I. Montile,
Ural State Forest Engineering University (Ekaterinburg)

D. Yu. Golikov,
Russian Academy of Sciences, Ural Branch:
Institute Botanic Garden (Ekaterinburg)

**ANALYSIS OF THE RELATIONSHIPS BETWEEN LINEAR GROWTH
OF BRANCHES AND STEM AXIAL AUXIBLASTS IN
THE PLUS SCOTS PINE (PINUS SYLVESTRIS L.) TREES OFFSPRING**

The relationship between the characteristics of linear growth of branches and stem and the possibility of discrimination on its basis of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) different genotypes were investigated. The subjects of the study were the seed offspring of plus trees at the age of 10 and 11 years. The annual increments of the stem and branches of different exposures were measured. Correlation, regression and developed by authors new methods of data analysis were used. The age dynamics of changes in the values of the trait were taken into account by comparing the coefficients, characterizing the slope of regression straight lines approximating the interconnection of axial increments in two adjacent years, as well as for the entire studied period of development. The results of the studies indicate the greatest relationships between linear growth of auxiblasts in two adjacent years and the difference between the patterns of branch and stem morphogenesis. The possibility of genotypes discrimination based on the characteristics of individual morphogenesis was established.