

## СТАТЬЯ

УДК 582.4/9

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРОВ АССИМИЛЯЦИОННЫХ КЛЕТОК ХВОИ ВНУТРИ КЛОНОВ *PINUS SYLVESTRIS* L. В ЛЕСОСЕМЕННЫХ ПЛАНТАЦИЯХ АЛТАЙСКОГО КРАЯ****Туманик Н.В., Зверева Г.К.***Новосибирский государственный педагогический университет, Новосибирск,  
e-mail: natali.damka@mail.ru, labsp@ngs.ru*

Изучена изменчивость размеров ассимиляционных клеток хвои *Pinus sylvestris* из клоновых лесосеменных плантаций, созданных в лесостепной зоне Алтайского края в 1988 г. Выборка составляла по три раметы от каждого из трех клонов. На поперечных сечениях средней части хвои были рассмотрены высота и ширина клеток хлоренхимы субгиподермального слоя и первого ряда от эндодермы. На продольных срезах рассматривалась толщина клеток хлоренхимы, обращенных к эндодерме и гиподерме. Все исследуемые показатели имеют среднюю изменчивость. Среди них были выделены наиболее и наименее переменные признаки. Высота клеток первого ряда от эндодермы отличается самым низким уровнем изменчивости. Самый высокий уровень изменчивости отмечен по признаку размеры ассимиляционных клеток субгиподермального слоя. Внутри всех исследуемых клонов были выявлены различия с разным уровнем достоверности. В большинстве случаев внутри клона одно дерево имело достоверные отличия от двух других. Реже внутри клонов обнаруживаются достоверные отличия только между одной парой рамет. Единоразы, по высоте клеток первого ряда хлоренхимы, обращенных к эндодерме, отмечены достоверные различия между всеми раметами.

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris*, клоны, хвоя, внутриклоновая изменчивость, раметы, хлоренхима

**COMPARATIVE EVALUATION OF VARIABILITY SIZES ASSIMILATION CELLS OF THE NEEDLES INSIDE THE *PINUS SYLVESTRIS* L. CLONES IN FOREST SEED PLANTATIONS OF THE ALTAI REGION****Tumanik N.V., Zvereva G.K.***Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, e-mail: natali.damka@mail.ru, labsp@ngs.ru*

We studied the size variability of assimilation cells of *Pinus sylvestris* needles from clonal forest seed plantations created in the forest-steppe zone of Altai Territory in 1988. The sample was 3 ramets from each of 3 clones. On the cross sections of the middle part of the needles, the height and width of the chlorenchyma cells of the subhypodermal layer the first row from the endoderm were examined. On longitudinal sections, the thickness of chlorenchyma cells facing the endoderm and hypodermis was examined. All studied indicators have average variability. Among them, the most and least variable indicators were identified. The height of the first row cells from the endoderm is characterized by the lowest level of variability. The highest level of variability was noted on the indicators of the size of the assimilation cells of the subhypodermal layer. Within all the studied clones, differences with different levels of confidence were revealed. In most cases, within a clone, one tree had significant differences from the other two. Less often, within the clones, significant differences are found between only one pair of ramets. Once, in the height of the cells of the first row of chlorenchyma facing the endoderm, significant differences were noted between all ramets.

**Keywords:** *Pinus sylvestris*, clones, needles, intraclonal variability, ramets, chlorenchyma

*Pinus sylvestris* L. широко распространена в нашей стране. Морфолого-анатомическое строение листьев представителей рода *Pinus* исследовано достаточно подробно [1, 2]. В клетках хлоренхимы содержатся многочисленные хлоропласты, которые располагаются одним слоем вдоль стенок, не затемняя друг друга [3].

Ассимиляционная ткань растений рода *Pinus* представлена складчатой паренхимой. Оболочки этих клеток образуют многочисленные выпячивания, складки и выступы для увеличения площади ассимилирующей поверхности [4]. Среди складчатых клеток у *Pinus* выделяются субгиподермальные, которые имеют по 2 или 3 палисадообразных выступа, обращенных к гиподерме. Длина палисадообразных выступов клеток

первого ряда от гиподермы в среднем превышает ширину клеток хлоренхимы [5]. Размеры клеток, находящихся в срединных слоях между гиподермой и эндодермой, значительно превышают размеры клеток, обращенных к гиподерме, но отличаются менее глубокими выступами. Клетки, расположенные у эндодермы, имеют разнообразную форму. В процентном соотношении глубина рассечения ассимиляционных клеток субгиподермального слоя больше, чем клеток первого ряда от эндодермы [6].

*Pinus sylvestris* обладает наиболее высоким уровнем индивидуальной изменчивости среди видов семейства *Pinaceae*, произрастающих на территории России [7–9]. Работы, посвященные клоновой изменчивости внутренней структуры хвои, имеют

большое значение, так как данные исследования вносят свой вклад в развитие методов для изучения биологического разнообразия, создают основу для построения программ о пользовании лесными ресурсами [10–12]. На сегодняшний день сравнительно мало исследований посвящено данному направлению. В связи с этим целью настоящей работы было рассмотрение изменчивости размеров ассимиляционных клеток хвои *Pinus sylvestris* внутри одного клона.

### Материалы и методы исследования

Изменчивость размеров клеток мезофилла оценивалась на укороченных побегах *Pinus sylvestris*, собранных в клоновых лесосеменных плантациях, созданных в лесостепной зоне Алтайского края в 1988 г., 53°40' с.ш. 83°45' в.д., 175 м над уровнем моря. Выборка составляла по три раметы от каждого из трех клонов (№ 502, № 357, № 48) [13].

Изучение анатомического строения хвои *Pinus sylvestris* проводилось в средней части на поперечных и продольных (парадермальный, радиальный) срезах, фиксированных в смеси Гаммалунда листьев. Оценивались такие показатели, как длина, ширина и толщина клеток мезофилла, расположенных у эндодермы и гиподермы. Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на продольных (радиальных) срезах. Средние значения признаков выводили из 35–40 измерений.

Полученные количественные данные обработаны с помощью программных комплексов STATISTICA 10 и SNEDECOR.

Сравнение показателей осуществлялось с помощью критерия Стьюдента. Для оценки уровня изменчивости использовалась шкала С.А. Мамаева: очень низкий (CV < 7%), низкий (CV = 8–12%), средний (CV = 13–20%), повышенный (CV = 21–30%), высокий (CV = 31–40%), очень высокий (CV > 40%) [14].

### Результаты исследования и их обсуждение

Размеры клеток хлоренхимы первого ряда от эндодермы и гиподермы имеют средний уровень изменчивости, среди них были выделены более и менее вариабельные (таблица). К более вариабельным показателям относятся ширина ассимиляционных клеток, опирающихся как на эндодерму, так и на гиподерму, а также толщина клеток субгиподермального слоя. Эти признаки задействованы в адаптации деревьев к условиям среды. Наименее изменчивы такие характеристики, как высота клеток хлоренхимы у гиподермы, высота и толщина клеток у эндодермы, что указывает на стабильность этих признаков для сосен Алтайского края.

Обращалось также внимание на наличие достоверных различий между раметами внутри каждого клона. Например, были выявлены различия по высоте клеток хлоренхимы первого ряда от эндодермы (рис. 1). Внутри клона № 48 отличия с разным уровнем достоверности обнаружены между всеми раметами. Внутри клонов № 502 и № 48 найдены различия между двумя парами рамет.

Коэффициенты вариации количественно-анатомических признаков хвои *Pinus sylvestris* внутри клона, %

№ клона $\bar{x}$	Размеры клеток хлоренхимы первого ряда от эндодермы			Размеры клеток хлоренхимы первого ряда от гиподермы		
	Высота	Ширина	Толщина	Высота	Ширина	Толщина
502 по клону	13,96 ± 1,25	19,30 ± 1,25	14,64 ± 1,10	13,82 ± 1,13	16,88 ± 1,15	17,09 ± 1,21
502 1-я рамета	13,91 ± 1,21	16,91 ± 1,26	11,66 ± 1,04	14,64 ± 1,18	16,97 ± 1,25	16,54 ± 1,41
502 2-я рамета	12,65 ± 1,00	18,72 ± 1,14	9,94 ± 1,04	12,58 ± 1,11	16,37 ± 1,13	10,15 ± 1,09
502 3-я рамета	12,90 ± 1,10	17,89 ± 1,24	13,60 ± 1,15	13,36 ± 1,10	15,32 ± 1,20	13,60 ± 1,15
357 по клону	12,28 ± 1,06	14,24 ± 0,98	14,58 ± 1,25	12,66 ± 1,00	14,58 ± 0,98	16,72 ± 1,41
357 1-я рамета	13,84 ± 1,15	14,89 ± 1,03	13,17 ± 1,23	12,09 ± 1,01	14,26 ± 1,01	14,16 ± 1,41
357 2-я рамета	11,16 ± 1,01	12,67 ± 0,99	15,25 ± 1,29	13,55 ± 1,04	14,91 ± 0,95	15,33 ± 1,28
357 3-я рамета	10,77 ± 0,92	12,79 ± 0,92	12,89 ± 1,26	10,13 ± 0,87	11,25 ± 0,83	16,36 ± 1,57
48 по клону	14,13 ± 1,10	15,35 ± 0,95	13,77 ± 1,20	15,19 ± 1,10	17,30 ± 1,15	15,85 ± 1,33
48 1-я рамета	14,00 ± 1,15	14,89 ± 0,98	12,60 ± 1,17	15,84 ± 1,17	17,19 ± 1,06	12,60 ± 1,17
48 2-я рамета	14,91 ± 1,13	17,12 ± 1,03	11,86 ± 1,23	14,01 ± 1,18	17,15 ± 1,21	16,88 ± 1,53
48 3-я рамета	10,30 ± 0,90	12,59 ± 0,85	13,36 ± 1,20	13,67 ± 1,09	14,71 ± 0,92	10,80 ± 1,17

Примечание. Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на радиальных срезах.

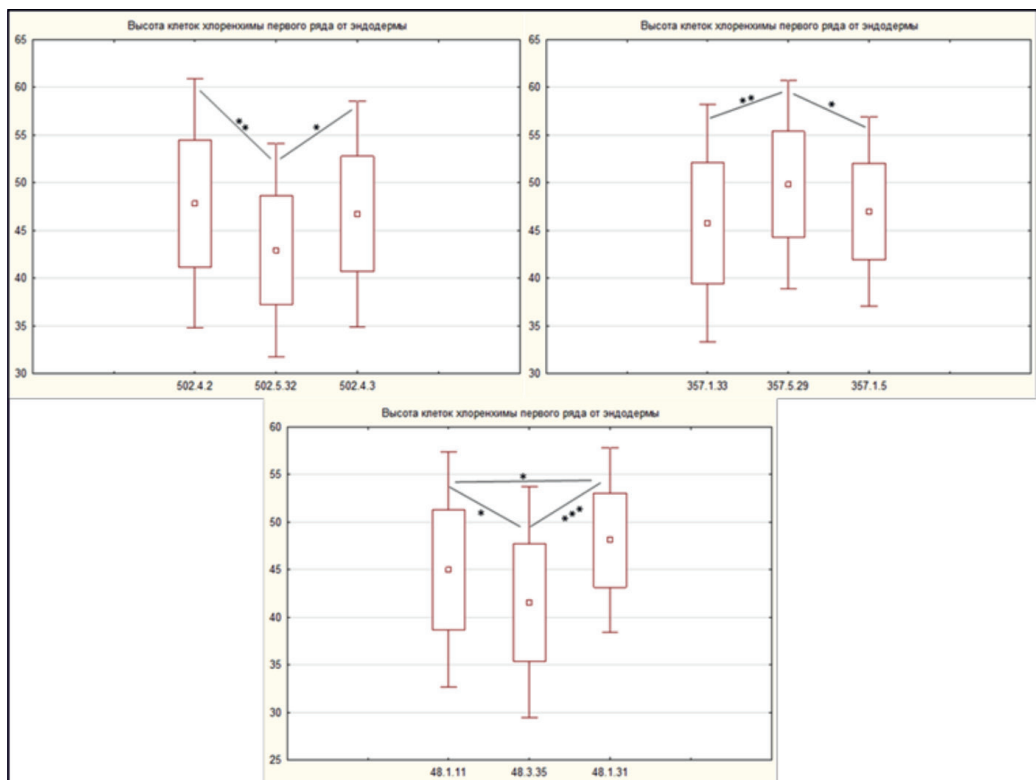


Рис. 1. Высота ассимиляционных клеток, расположенных у эндодермы, в хвое *Pinus sylvestris* из клоновых лесосеменных плантаций (\* –  $p > 0,05$ , \*\* –  $p > 0,01$ , \*\*\* –  $p > 0,001$ )

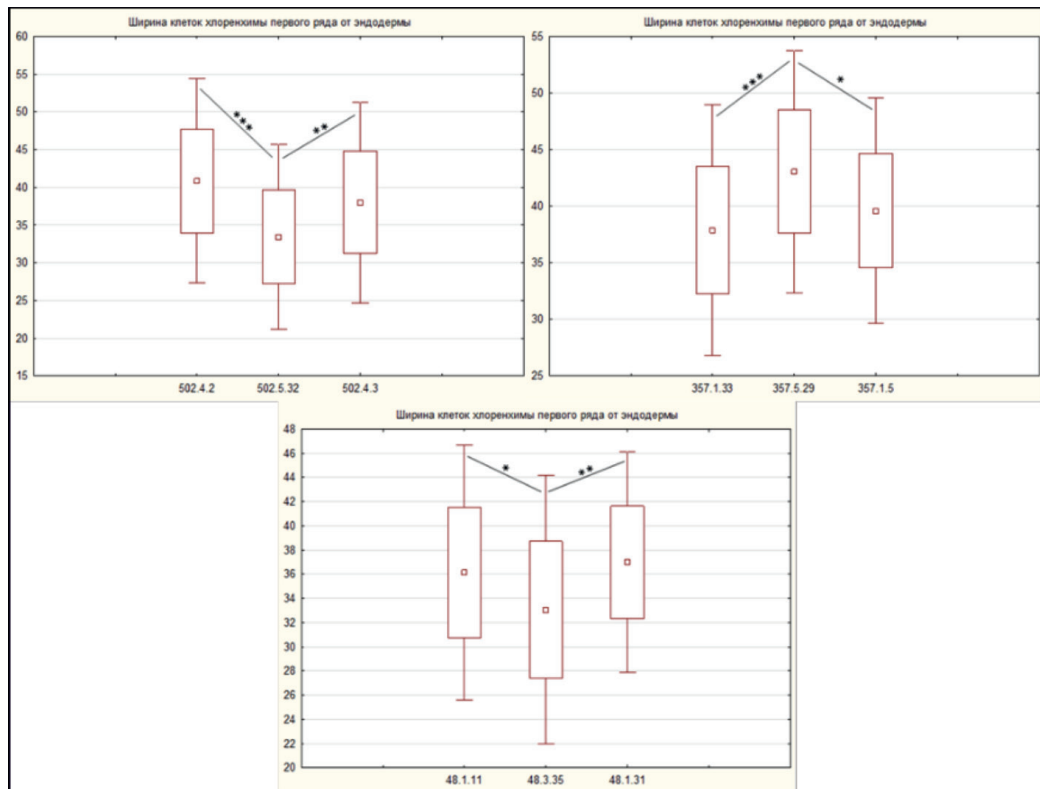


Рис. 2. Ширина ассимиляционных клеток, расположенных у эндодермы, в хвое *Pinus sylvestris* из клоновых лесосеменных плантаций (обозначения см. рис. 1)

По ширине клеток хлоренхимы первого ряда от эндодермы отмечено меньше достоверных различий. Внутри всех исследуемых клонов найдены отличия между двумя парами деревьев (рис. 2).

Статистически значимые отличия по толщине клеток мезофилла первого ряда от эндодермы показаны между двумя парами рамет внутри клонов № 502 и № 48. Между деревьями внутри клона № 357 достоверные различия обнаружены только между одной парой деревьев (рис. 3).

Внутри всех рассмотренных клонов по высоте (рис. 4) и ширине клеток первого ряда хлоренхимы от эпидермы имеются различия с разным уровнем достоверности (рис. 5). Внутри клонов № 357 и № 48 обнаружены отличия между двумя парами рамет. Между одной парой деревьев отмечены различия у клона № 502.

По толщине клеток хлоренхимы первого ряда от эпидермы, внутри всех исследуемых клонов обнаружены различия между двумя парами деревьев (рис. 6).

Исходя из рассмотренных показателей хвои *Pinus sylvestris*, можно отметить, что различия между раметами внутри клона № 48 наблюдались чуть чаще, чем внутри других исследуемых клонов. У клона

№ 48 зафиксированы достоверные различия между всеми исследуемыми деревьями по высоте клеток первого ряда хлоренхимы от эндодермы. Стоит отметить, что этот признак ранее был выделен как наименее вариабельный.

### Заключение

Рассмотрена изменчивость количественно-анатомических признаков клеток мезофилла хвои *Pinus sylvestris* внутри клонов. Показано, что размеры ассимиляционных клеток имеют средний уровень изменчивости. Среди них были выделены более и менее вариабельные признаки. К первым относятся: ширина клеток хлоренхимы первого ряда от эндодермы, а также ширина и толщина клеток первого ряда хлоренхимы от эпидермы. К наименее вариабельным относятся: высота клеток хлоренхимы первого ряда от эпидермы, высота и толщина клеток первого ряда от эндодермы. Высота клеток первого ряда хлоренхимы от эндодермы отмечена как признак, имеющий самый низкий уровень изменчивости среди рассмотренных. Наиболее вариабельными оказались размеры ассимиляционных клеток субгиподермального слоя, что может быть связано с влиянием внешних факторов.

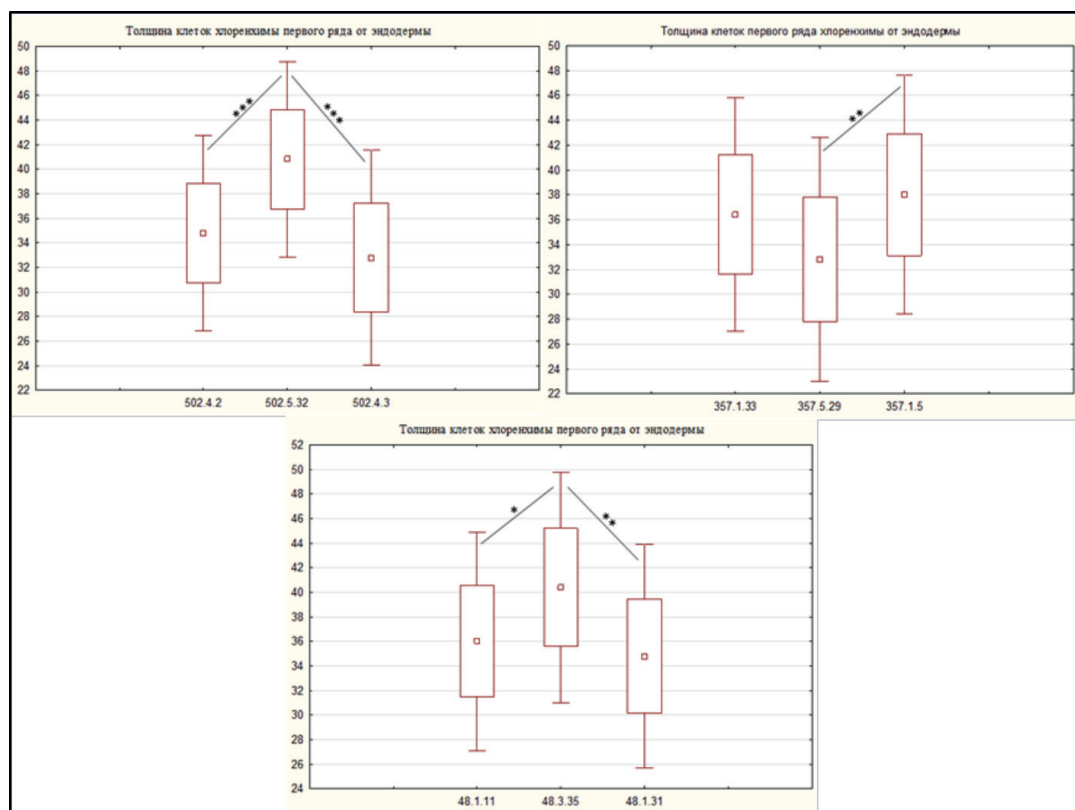


Рис. 3. Толщина ассимиляционных клеток у эндодермы в хвое *Pinus sylvestris* из клоновых лесосеменных плантаций (обозначения см. рис. 1)

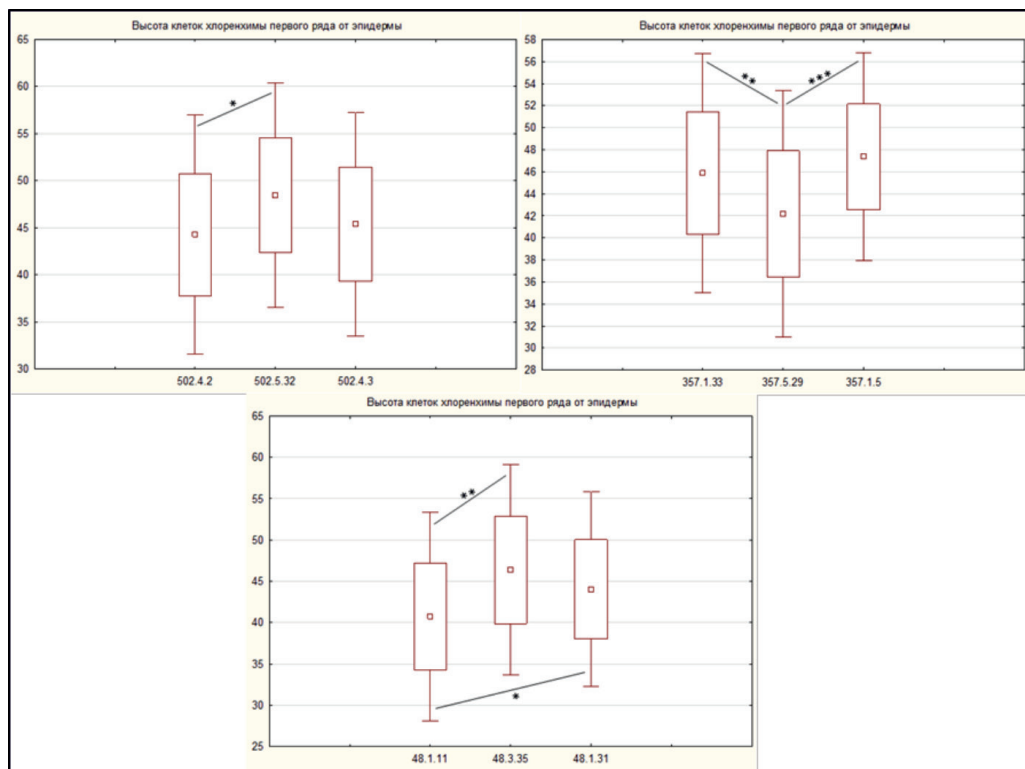


Рис. 4. Высота клеток субгиподермального слоя хлоренхимы в хвое *Pinus sylvestris* из клоновых лесосеменных плантаций (обозначения см. рис. 1)

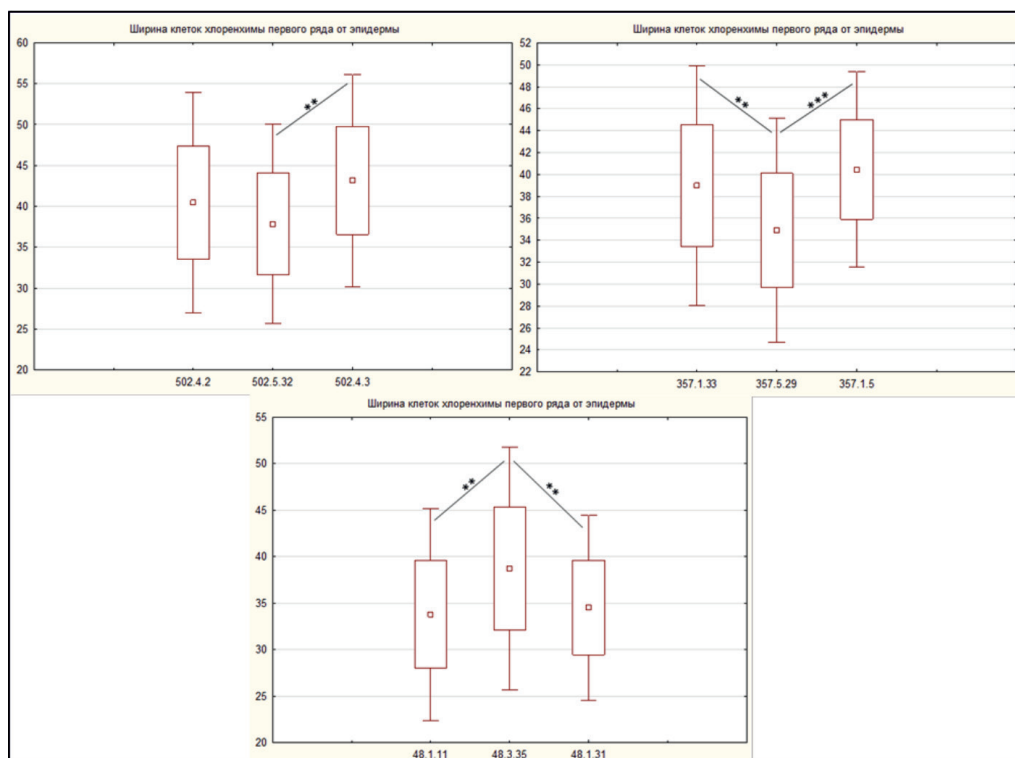


Рис. 5. Ширина ассимиляционных клеток субгиподермального слоя в хвое *Pinus sylvestris* из клоновых лесосеменных плантаций (обозначения см. рис. 1)

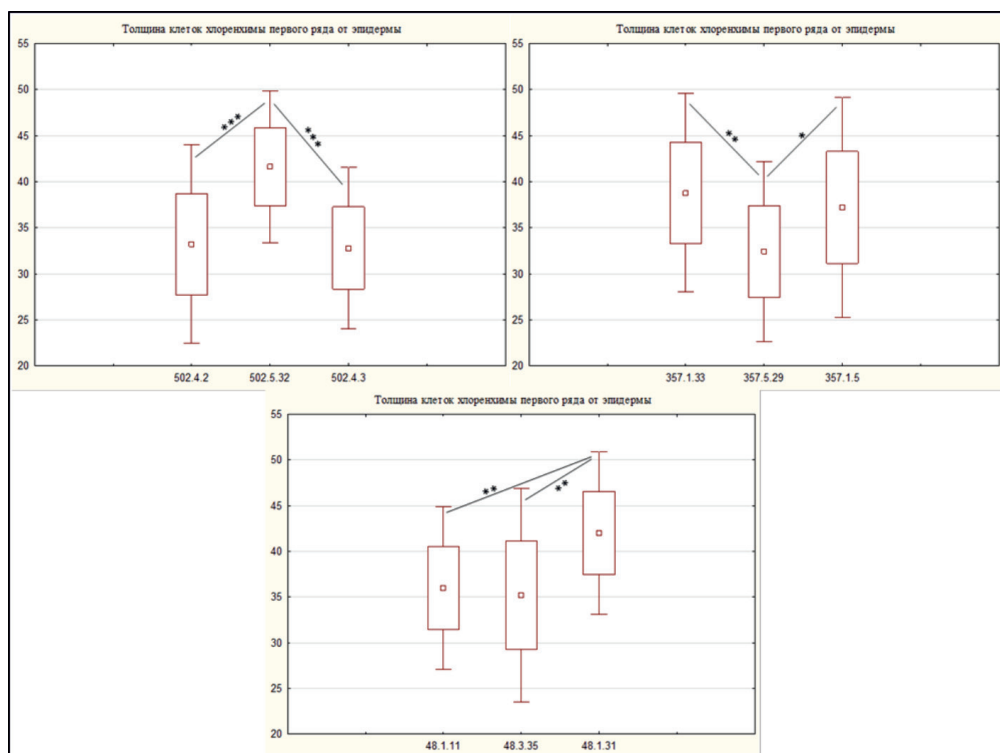


Рис. 6. Толщина ассимиляционных клеток субгиподермального слоя в хвое *Pinus sylvestris* из клоновых лесосеменных плантаций (обозначения см. рис. 1)

В ходе сравнительного анализа размеров анатомических признаков были выявлены достоверные различия по всем исследуемым признакам. В большинстве случаев внутри клона одно дерево имело достоверные отличия от двух других. Реже внутри клонов обнаруживаются достоверные отличия только между одной парой рамет. Единоразы, по высоте клеток первого ряда хлоренхимы от эндодермы отмечены достоверные различия между всеми раментами. В целом можно отметить тенденцию к изменчивости размеров клеток мезофилла хвои *Pinus sylvestris* внутри всех рассмотренных клонов.

#### Список литературы

1. Нестерович Н.Д., Дерюгина Т.Ф., Лучков А.И. Структурные особенности листьев хвойных. Минск: Наука и техника, 1986. 143 с.
2. Цандекова О.Л. Анатомо-морфологические особенности хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях Кедровского угольного разреза // Современные проблемы науки и образования. 2013. № 3. [Электронный ресурс]. URL: <http://science-education.ru/ru/article/view?id=9202> (дата обращения: 06.08.2020).
3. Ceusters J., Londers E., Brijs K., Delcour J.A., Maurice P. De Proft. Glucuronarabinoxylan structure in the walls of *Aechmea* leaf chlorenchymacells is related to wall strength. *Phytochemistry*. 2008. V. 69(12). P. 2307–2311.
4. Зверева Г.К. Структурные адаптации хлорофиллозной паренхимы хвои (*Pinus sylvestris* L.) на юге Западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2017. № 16. С. 192–196.
5. Тихонова Н.А., Тихонова И.В. Индивидуальная изменчивость сосны обыкновенной по признакам засухо-

стойчивости в лесостепных борах Южной Сибири // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 114–124.

6. Зверева Г.К., Урман С.А. Пространственная организация мезофилла в листьях некоторых хвойных (*Pinaceae*) // Вестник Томского государственного университета. 2010. № 333. С. 164–168.

7. Кальченко Л.И. Анализ изменчивости клонов плюсовых деревьев и естественных насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Алтайском крае с использованием методов фенетики: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 2013. 207 с.

8. Милотин Л.И., Новикова Т.Н., Тараканов В.В., Тихонова И.В. Сосна степных и лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Гео, 2013. 127 с.

9. Туманик Н.В., Зверева Г.К. Сравнительная оценка внутриклональной изменчивости количественно-анатомических признаков хвои *Pinus sylvestris* L. в лесосеменных плантациях Алтайского края // *European Journal of Natural History*. 2020. № 1. С. 32–36.

10. Мишуков Н.П. Изменчивость сосны обыкновенной в Приобских борах Новосибирской области и ее значение для семеноводства: автореф. дис. ... канд. биол. Свердловск, 1966. 26 с.

11. Лебедев А.Г. Анализ изменчивости количественных признаков хвои в популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2014. Т. 16. № 5. С. 205–209.

12. Туманик Н.В. Сравнительная оценка воздействия условий городской среды на хвою (*Pinus sylvestris* L.) в разных районах г. Новосибирска // *Фундаментальные и прикладные научные исследования: инноватика в современном мире*. 2019. № 3. С. 54–60.

13. Зацепина К.Г., Экарт А.К., Тараканов В.В. Генотипирование деревьев на клоновых плантациях хвойных лесобразующих видов в Западной Сибири // *Хвойные боральные зоны*. 2012. Т. 30. № 1–2. С. 67–71.

14. Мамаев С.А., Махнев А.К. Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах // *Лесоведение*. 1996. № 5. С. 3–10.