

УДК 630*164

СЕМЕНОШЕНИЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СВЯЗИ С ДИССИММЕТРИЕЙ ПОБЕГОВ

А. И. ТОЛСТОПЯТЕНКО

(Кафедра лесоводства, геологии и охраны природы)

Изучается взаимосвязь вегетативного и генеративного морфогенеза у древесных растений на примере сосны обыкновенной. Обнаружена тесная корреляция между характеристиками качества семян и диссимметрическими признаками на плодоносящих побегах. Установлены варианты соотношения диссимметрических форм и циклы связей между этими вариантами. Приводятся примеры графического и математического анализа корреляций.

В семеноводстве качество семян определяется весьма ограниченным числом характеристик — их чистотой, энергией прорастания и всхожестью [2, 4, 11]. Например, у древесных растений изменчивость морфологических признаков часто крайне индивидуальна и взаимосвязь между ними трудно уловима [7, 12]. Решению этой проблемы, в частности, может помочь изучение диссимметрии. Энантиоморфизм (левизна — правизна органов), по мнению многих авторов, тесно связан с морфогенетической структурой организма и очень «чувствителен» к малейшим изменениям морфофизиологических процессов [5, 8, 13, 14, 16, 18, 19]. Установление таких связей особенно актуально. В данной работе излагается часть полученных результатов по этой проблеме.

Методика

Исследования проводили в 1986—1988 гг. на территории Центрального и северо-западных районов РСФСР. Побеги, шишки и семена сосны заготавливали с деревьев разного возраста (15—120 лет), растущих в разных экологических условиях. Образцы — побеги, брахистласты, шишки и семена — были разделены на левые и правые изомеры по методикам Ю. А. Урманцева [16], А. В. Хохрина [17], А. В. Никулина [10] и автора [13, 14]. Учитывали порядки ветвления, вертикальные зоны и экспозиции кроны деревьев. В конечном итоге графическому анализу и математической обработке подвергались модельные образцы, которые усредненно нивелируют влияние основных внешних факторов (климатических, эдафических, орографических и хронологических) по данному признаку. В табл. 1 сведены условные обозначения и формулы определения характеристик плодоносящих побегов, шишек и семян сосны. Зонай равновесного энантиоморфного состояния (РЭС) нами принята часть годичного побега от его основания до первого листа (брахистласта). Эта зона свободна от листьев, так как заложение примордиев на оси зачаточного стебля начинается только после энантиоморфного определения клеток формирующей ткани, т. е. рацемическая (равновесная в отношении левизны — правизны) ткань бесформенна, ее функциональная и формовая детерминация обуславливается диссимметрией биохимических про-

цессов, результатом которых является формирование левых и правых органов. Разделение клеток меристематической тка-

Таблица 1
Характеристики плодоносящих побегов,
шишек и семян сосны обыкновенной

Показатель	Условное обозначение	Формула определения
Коэффициент диссимметрии побега	K_D	l_B/l_P
Коэффициент формы зоны РЭС	K_B	d_P/l_B
Длина зоны РЭС, см	РЭС	l_B
Коэффициент формы побега	K_P	d_P/l_P
Коэффициент формы шишки	$K_{Ш}$	$d_{Ш}/l_{Ш}$
Усилие отрыва шишки от побега, кг	Р	—
Качество семян, %	K_C	—
Коэффициент всхожести семян	K_B	\mathcal{E}/B
Недоразвитие семян, %	Н	—
Энергия прорастания семян, %	Э	—
Лабораторная всхожесть семян, %	В	—
Коэффициент диссимметрии хвои	K_X	L_X/P_X

ни на энантиоморфные группы первоначально происходит численно в крайнем и среднем отношении (золотым сечением), что в процессе роста и развития в конечном итоге на побегах морфологически выражается числами рядов Фибоначчи [8, 13, 14]. От размеров зоны РЭС зависят другие характеристики — K_d годового побега, этот показатель равен отношению I_3 и I_n , K_3 и K_n . Величина $K_{ш}$ определялась отношением наибольшего диаметра шишки к ее длине (табл. 1). Значение Р устанавливали при использовании динамометра, K_e — по внешнему виду семян (чтобы исключить

фактор неопыления, развитыми считались и партеноспермические семечки).

Методика определения энергии прорастания и всхожести семян общепринятая. К недоразвитым семенам относили семена с недоразвитым зародышем или эндоспермом. Значение K_x равно отношению количества левых брахибластов к количеству правых на годовом побеге. Плодоносящим считался годичный побег, в верхней мутовке которого имелась хотя бы одна шишка. В данном примере исследовали только плодоносящие побеги.

Результаты

Зависимость между характеристиками выявляется по вариантам соотношения диссимметрических форм (ВСД). Каждый вариант представляет собой сочетание диссимметрических факторов: энантиоморфность (левизна — правизна) по филлотаксису; то же по преобладающему изомеру хвои или их равное соотношение (рацемичность) и по изомеру шишки; всего 12 вариантов (табл. 2).

Таблица 2

Варианты соотношения диссимметрических форм на плодоносящих побегах сосны обыкновенной

Группа ВСД	№ ВСД	Формула ВСД	
А	I	Побег правый (П), хвоя (П), шишка (П)	П — П — П
	II	Побег (П), хвоя (П), шишка (Л)	П — П — Л
	III	Побег (П), хвоя (Л), шишка (П)	П — Л — П
	IV	Побег (П), хвоя (Л), шишка (Л)	П — Л — Л
Б	V	Побег левый (Л), хвоя (Л), шишка (Л)	Л — Л — Л
	VI	Побег (Л), хвоя (Л), шишка (П)	Л — Л — П
	VII	Побег (Л), хвоя (П), шишка (Л)	Л — П — Л
	VIII	Побег (Л), хвоя (П), шишка (П)	Л — П — П
В	IX	Побег (П), хвоя рацемат (Р), шишка (П)	П — Р — П
	X	Побег (П), хвоя (Р), шишка (Л)	П — Р — Л
Г	XI	Побег (Л), хвоя (Р), шишка (Л)	Л — Р — Л
	XII	Побег (Л), хвоя (Р), шишка (П)	Л — Р — П

Исследования проводили по каждому ВСД в отдельности с учетом каждой характеристики. ВСД разделяли на группы (А, Б, В и Г) по принципу генетической доминантности филлотаксиса. В связи с этим принципом и с учетом того, что при данных соотношениях диссимметрических форм только изменение изомеров хвои обусловлено цитоплазматической наследственностью [9, 12, 17] (изомерия шишек обусловлена генетически, но менее жестко, чем филлотаксис), определяли циклы связей между ВСД (схема 1) — правый (ПЦС) и левый (ЛЦС). На схемах цитоплазматическая связь показана одинарными стрелками, а генетическая — двойными. У ПЦС правая основная (генетическая) спираль филлотаксиса доминантная, а левая — рецессивная, у ЛЦС — наоборот. В обоих циклах соотношение левых и правых брахибластов на побегах может колебаться под воздействием экзо- и эндогенных факторов. Спирали на шишках могут изменяться в пределах одного цикла, но только в рамках одной его половины. Первая половина ПЦС — I, IX и III ВСД; вторая половина ПЦС — II, X и IV ВСД. Первая половина ЛЦС — V, XI и VII ВСД; вторая половина ЛЦС — VI, XII и VIII ВСД. Между ПЦС и ЛЦС прямая и обратная связь только генетическая и через определенные ВСД — IV и V; X и XI.

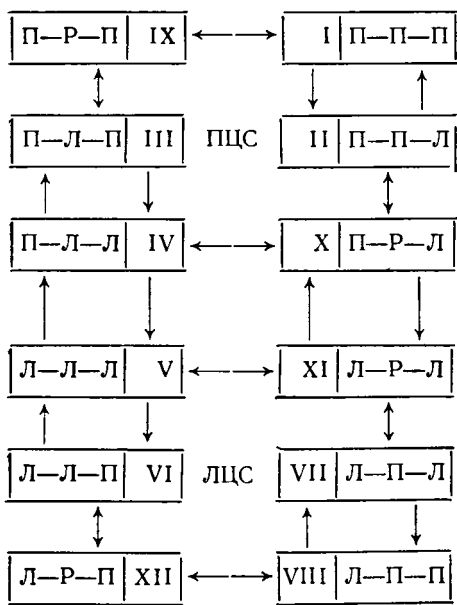


Схема 1. Циклы и характер связей между ВСД на плодоносящих побегах сосны обыкновенной.

На схеме 2 для примера приводятся характер связей между ВСД и значения характеристик (в %) для всхожести (В), K_c и Н сосны. В пределах первой половины ПЦС имеем: для I ВСД (П—П—П) значение K_c — среднее, Н — наименьшее, В — самое высокое; для III ВСД (П—Л—П) значение K_c — наименьшее, Н и В — среднее; для IX ВСД (П—Р—П) значение K_c и Н — наибольшее, В — самое низкое.

Такой анализ можно сделать по каждой половине каждого цикла связей, сопоставляя между собой различные характеристики. В данном примере очень хорошо видна связь той или иной характеристики с ВСД. Предваряя выводы, можно отметить, что диссимметрические факторы одного побега взаимосвязаны, женской сексуализации побегов древесных пород благоприятствует соответствие знака взаимосвязанных диссимметрических факторов, вегетативному состоянию свойственна диссимметрическая рацемичность.

На схеме 3 приводятся характер связей между ВСД и значения характеристик для K_x , Р и Э. Анализируя ту или иную половину каждого цикла связей, нетрудно заметить, что для рацемических вариантов по соотношению изомеров хвои (брахибластов) значение Р наибольшее, K_x — резко изменяется в одном случае в большую, а в другом — в меньшую сторону от рацемата, значение Э в случае соответствия генетически обусловленных диссимметрических факторов, но при рацемическом состоянии цитоплазматически обусловленных — самое низкое, а в случае несоответствия при том же условии — самое высокое. Очевидно, индуктором роста является энантиоморфное несоответствие, какой-то диссимметрический дискомфорт на физиологическом уровне. Это подтверждается и по другим ВСД, где изомерия хвои нерацемична.

На рисунке дано распределение характеристик по ВСД. Сопоставление их между собой дает возможность определять значение одной характеристики по другой в пределах между соседними ВСД. На дан-

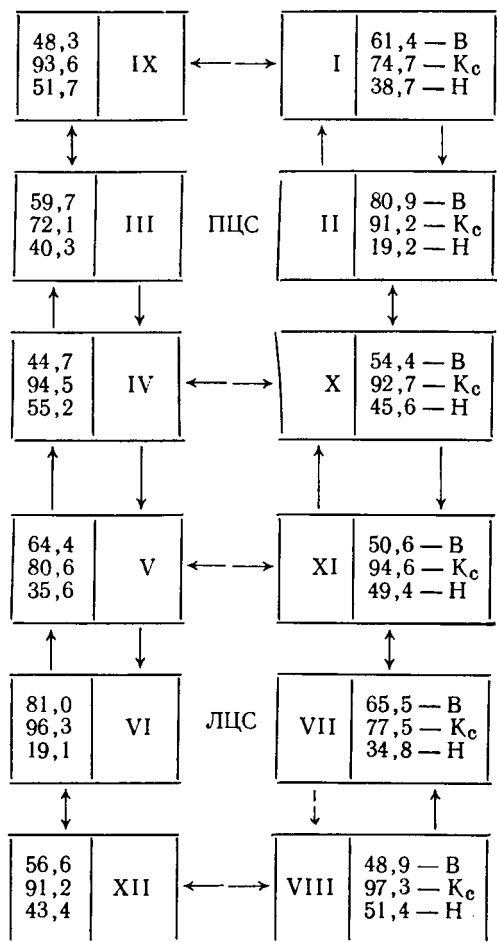


Схема 2. Характер связей между ВСД и значения характеристик В, K_c и Н сосны обыкновенной.

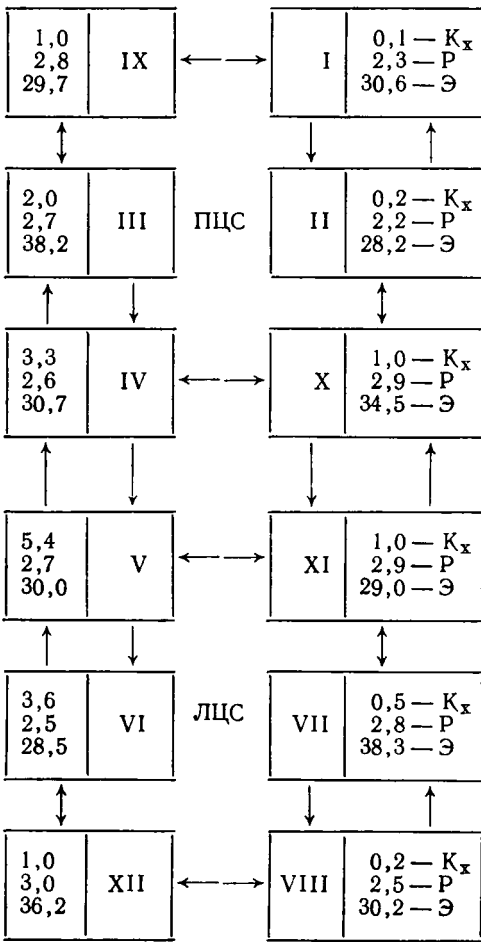


Схема 3. Характер связей между ВСД и значения характеристик K_x , P и Ξ сосны обыкновенной.

ном примере хорошо видно обратное распределение P и K_c по ВСД. Это позволяет проводить анализ с учетом энантиоморфизма признаков и, используя формулу, определять одну характеристику по другой (пример определения K_c по P):

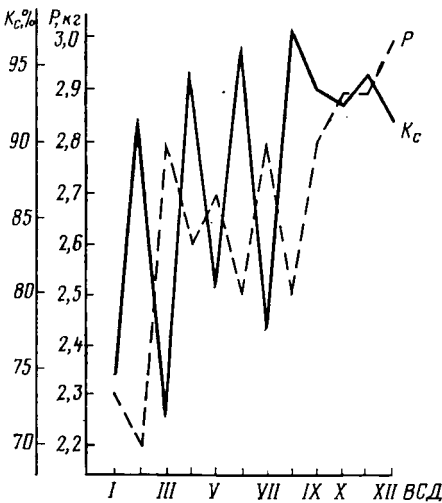
$$K_c(n) = K_c(max) - \frac{\Delta P_n \cdot \Delta K_c(max)}{\Delta P_{max}}$$

где Δ — изменение величины между соседними ВСД.

Примеры парного линейного регрессионного и корреляционного анализа методом наименьших квадратов [6] приводятся в табл. 3 и 4, где r — коэффициент корреляции между парными характеристиками. Как видно из таблиц, коэффициент корреляции B и K_x с другими характеристиками очень высокий, особенно по отдельным группам ВСД. В общем ряду распределения (I—XII ВСД) практически не выявлена зависимость между характеристиками или она очень слабая. ВСД позволяют дифференцировать ряды распределения и обнаружить тесную связь между признаками, даже такими, которые на первый взгляд кажутся несопоставимыми (например, форма плодоносящего побега и всхожесть семян).

Заключение

Связь отдельных диссимметрических факторов с некоторыми хозяйственно важными характеристиками известна [1, 3, 8, 10]. Но, как видно из приведенных выше примеров, особенно эффективным является поиск связей между хозяйственно важными характеристиками при использовании нескольких взаимосвязанных диссимметрических факторов. При этом число ВСД может быть различным, так как оно зависит от числа диссимметрических факторов, учитываемых на данном органе или организме. Без учета ВСД связь между характеристиками часто недостаточно достоверна. Исходя из распределения характеристик по ВСД можно выявить характер связи между ними и определить



Распределение значений K_c и P по ВСД на плодоносящих побегах сосны обыкновенной.

Таблица 3

Связь В с другими характеристиками по ВСД. В — функция (у)

№ ВСД	r	Уравнение регрессии
К _д и В (В = у)		
I, II, IX	0,93	$\hat{y} = 1,005 + 554,94x$
III, IV, XI	-0,86	$\hat{y} = 68,571 - 174,236x$
IV, VI, X	-0,88	$\hat{y} = 192,554 - 1077,43x$
XII, VIII, IV, V, VII	-0,98	$\hat{y} = 92,37 - 348,183x$
I—XII	0,05	$\hat{y} = 57,31 - 22,56x$
К _п и В (В = у)		
III, V, VI	0,95	$\hat{y} = -22,155 + 1775x$
I, II, IX, XII	0,90	$\hat{y} = -43 + 1829,97x$
III, IV, VIII, XI	-0,89	$\hat{y} = 81,25 - 552,87x$
IV, V, VII, X, XII	-0,92	$\hat{y} = 106,9 - 855,26x$
I—XII	0,04	$\hat{y} = 56,148 + 63,54x$
К _ш и В (В = у)		
IV, XI, XII	-0,98	$\hat{y} = 223,73 - 382,115x$
I, V, VIII	-0,38	$\hat{y} = 166 - 227,84x$
I, III, XI	0,93	$\hat{y} = -191,17 + 540x$
IX, X, XII	-0,90	$\hat{y} = 168,57 - 252,84x$
II, V, VI, VII, XI	0,95	$\hat{y} = -294,83 + 773x$
I—XII	-0,36	$\hat{y} = -75,875 + 290x$

Таблица 4

Связь К_х с другими характеристиками по ВСД. К_х — аргумент (х)

№ ВСД	r	Уравнение регрессии
Р и К _х (Р = у)		
II, V, VI	0,99	$\hat{y} = 2,1713 + 0,096x$
IX, X, XII	0,82	$\hat{y} = -3,6554 + 6,6667x$
III, V, XI	-0,96	$\hat{y} = 2,92 - 0,0421x$
III, IV, XII	-0,99	$\hat{y} = 3,16 - 0,17x$
I, VII, VIII	0,99	$\hat{y} = 2,15 + 1,4566x$
К _с и К _х (К _с = у)		
I, VII, XII	0,97	$\hat{y} = 70,96 + 20,0745x$
II, III, VII	-0,79	$\hat{y} = 87,43 - 7,9x$
III, IV, VI	0,99	$\hat{y} = 40,053 + 15,86x$
V, VIII, XI	1,00	$\hat{y} = 98 - 3,24x$
IX, X, XII	-0,87	$\hat{y} = 159,065 - 67,492x$
Э и К _х (Э = у)		
I, VI, XI	-0,85	$\hat{y} = 30,2 - 0,51x$
II, IV, IX	0,92	$\hat{y} = 28,456 + 0,7134x$
III, X, XII	0,89	$\hat{y} = 32,663 + 2,7143x$
VI, VIII, XI	-0,86	$\hat{y} = 29,924 - 0,424x$
IV, VII, X	-0,94	$\hat{y} = 38,2 - 2,335x$
IV, V, X	-0,94	$\hat{y} = 35,1 - 1,042x$
К _в и К _х (К _в = у)		
I, VII, IX	0,99	$\hat{y} = 0,4827 + 0,23x$
II, V, VI	0,85	$\hat{y} = 0,2912 + 0,0345x$
III, IV, XI	0,90	$\hat{y} = 0,537 + 0,045x$
V, VIII, X	-0,88	$\hat{y} = 0,625 - 0,03x$

одну характеристику по значению другой в межвариантных интервалах.

Ряды распределения необходимо составлять на основании модельных значений, полученных многократно усредненным способом, что повышает долгосрочность коэффициента корреляции и практическое значение уравнений регрессии. Более тесная связь между парными характеристиками выявляется при составлении рядов распределения по произвольным группам ВСД. Некоторые ВСД входят в несколько групп, что объясняет их многофакторность.

Исследования показывают, что качество семян древесных растений можно определять задолго до их созревания по диссимметрическим характеристикам плодоносящих побегов, которые тесно связаны с процессами вегетативного и генеративного морфогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бородин А. М., Васильев Н. Г., Толстопятенко А. И. Создание лесосеменной базы в межхозяйственных лесхозах. — М.: Агропромиздат, 1985. — 2. Вересин М. М. Лесное семеноводство. — М.: Л.: Гослесбумиздат, 1963. — 3. Гиргидов Д. Я., Толстопятенко А. И. Создание лесосеменных планта-

ций хвойных пород. — Л.: ЛенНИИЛХ, 1977. — 4. Заборовский Е. П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород. — М.: Гослесбумиздат, 1962. — 5. Касинов В. Б. Биологическая изомерия. — Л.: Наука, 1973. — 6. Львовский Е. Н. Статистические методы построения эмпирических формул. — М.: Выс-

- шая школа, 1982. — 7. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. — М.: Наука, 1973. — 8. Маслаков Е. Л., Голиков А. М., Толстопятенко А. И. Формы сосны и их хозяйственное значение. — Л.: ЛенНИИЛХ, 1980. — 9. Минина Е. Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. — М.: АН СССР, 1952. — 10. Никулин А. В., Лейсле В. Ф. Явление диссимметрии и методика исследования растений. — Зап. Воронеж. СХИ, т. 45, 1970, с. 5—11. — 11. Пятницкий С. С. Практикум по лесной селекции. — М.: Сельхозгиз, 1961. — 12. Ромедер Э., Шенбах Г. Генетика и селекция лесных пород. — М.: Сельхозиздат, 1962. — 13. Толстопятенко А. И. Обилие и периодичность семеношения сосны обыкновенной. — В сб.: Тр. ВНИИ природы. М.: МСХ СССР, 1984, с. 31—37. — 14. Толстопятенко А. И. Хозяйственное значение форм лесных древесных пород. — В сб.: Охрана и рациональное использование колхозных и совхозных лесов. М.: МСХ СССР, 1984, с. 42—50. — 15. Толстопятенко А. И., Голиков А. М. Некоторые особенности полиморфизма сосны обыкновенной по числу семядолей. — В сб.: Восстановление леса на Северо-Западе РСФСР. Л.: ЛенНИИЛХ, 1978, с. 144—146. — 16. Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии. — М.: Мысль, 1974. — 17. Хохрин А. В. Методика отбора правых и левых форм у сосны обыкновенной и других пород. — В сб.: Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск: НТО, 1970, вып. 5, с. 110—114. — 18. Хохрин А. В. Значение диссимметрической изменчивости для селекции древесных растений. — В сб.: Проблемы генетики и селекции на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 136—138. — 19. Хохрин А. В. Внутривидовая диссимметрическая изменчивость древесных растений в связи с их экологией. — Автореф. док. дис. — Свердловск: УЛТИ, 1977.

Статья поступила 29 августа 1988 г.

SUMMARY

Interconnection between vegetative and generative morphogenesis in woody plants is studied, pine tree being used as an illustration. Close correlation between characteristics of seed quality and dissymmetrical characteristics on fruiting shoots has been discovered. Variants in relationship of dissymmetrical forms and cycles of connections between these variants have been established. Illustrations of graphical and mathematical analysis of the correlations are presented.