

УДК 630*165.6+634.02.543.42

ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ ХВОИ В РАЗНЫХ КЛОНАХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ*

© 2007 г. В. В. Тараканов¹, Л. И. Милютин², К. П. Куценогий³, Г. А. Ковальская³,
Л. А. Игнатъев⁴, А. Е. Самсонова⁵

¹ Западно-Сибирский филиал Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
630082 Новосибирск, а/я 45, ул. Жуковского, 100/1

² Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок

³ Институт химической кинетики и горения СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Институтская, 3

⁴ Институт почвоведения и агрохимии СО РАН
630099 Новосибирск, ул. Советская, 18

⁵ Научно-исследовательский институт лесной генетики и селекции
394043 Воронеж, ул. Ломоносова, 105

Поступила в редакцию 16.12.2005 г.

Оценена изменчивость элементного состава хвои на клоновой плантации *Pinus sylvestris* L. Влияние клоновой принадлежности статистически значимо для 4/5 проанализированных элементов и составляет до 85% общей дисперсии. Обнаружены существенные корреляции элементного состава хвои с количественными признаками клонов. Обоснована актуальность и сформулированы направления дальнейших углубленных исследований генетической гетерогенности сосны с геохимических позиций.

Сосна обыкновенная, элементный состав хвои, генетическая гетерогенность.

Изучение генетической гетерогенности популяций лесобразующих видов по элементному составу фитомассы может рассматриваться в качестве первого шага к интеграции лесной генетики и биогеохимии лесных ландшафтов. Основа для такого синтеза была заложена трудами крупнейших ученых - В.И. Вернадского и Н.И. Вавилова.

Н.И. Вавилов [3] акцентировал внимание селекционеров на необходимости изучения "сортовых различий в отношении к субстрату". С другой стороны, В.И. Вернадский постулировал: "едва ли можно сомневаться, что химический состав морфологически различных тел всегда различен" [4, с. 232]; "...химический элементарный состав должен являться важным систематическим признаком для линнеевских видов и подвидов, для чистых линий ..." [5, с. 473]. Использование термина "чистые линии", введенного известным генетиком В. Иогансоном [14], нацеливало на изучение генетической гетерогенности популяций с геохимических позиций. Плодотворность такой постановки заключается в возможности универсального количественного описания генетической изменчивости популяций любых видов в терминах

элементного состава и "геохимической энергии" организмов, а также в логических следствиях из этого предвидения. Они сводятся к тому, что, во-первых, специфика круговорота химических элементов биогеоценозов должна зависеть от генетической структуры популяций доминирующих видов, во-вторых, параметры круговорота элементов могут изменяться под действием отбора [16].

Первоочередной задачей, которую необходимо решить в русле рассматриваемой комплексной проблемы, является оценка степени наследственной обусловленности химического состава организмов в популяциях высших растений, прежде всего лесобразующих видов, доминирующих по биомассе [28]. Несмотря на развитие учения о популяции как "природном теле" в понимании В.И. Вернадского [7], систематические исследования генетической гетерогенности популяций с геохимических позиций не проводились. Но за прошедшее время накоплены экспериментальные данные о химическом составе растений, подтверждающие правомочность постулатов В.И. Вернадского и Н.И. Вавилова. Эти данные группируются по двум направлениям.

Данные 1-й группы, полученные в рамках исследований по геохимической экологии и при разработке методов фитоиндикации рудных месторождений, свидетельствуют о существенной

*Исследования выполнены в рамках Интеграционного проекта СО РАН № 127.

внутрипопуляционной изменчивости химического состава растений [9, 13, 16, 17, 23]. Например, А.Л. Ковалевским вскрыт своеобразный "элементный полиморфизм" по степени накопления свинца в популяции берез. На основании проведенных исследований автор считает целесообразным развитие нового направления - "биогеохимической генетики растений" - с целью управления химическим составом растений в геохимически аномальных районах [16, с. 50]. Индивидуальная изменчивость по концентрации основных элементов минерального питания описана и в лесоводственной литературе [18, 19].

Данные 2-й группы получены при реализации селекционных программ, нацеленных на повышение эффективности использования "дефицитных" элементов минерального питания (N, P, K, Ca, Mg, Zn, Cu и др.). Существенные различия между популяциями, семьями и клонами обнаружены у различных видов сосен [21, 29, 32, 33, 35, 36-38], ели [31, 34, 38] и других видов. Основные результаты этих исследований сводятся к наличию существенной генетической изменчивости по химическому составу хвои и древесины и генетическим корреляциям между концентрацией некоторых элементов и продуктивностью. Принципиальный вывод заключается в возможности отбора на повышение эффективности использования дефицитных элементов питания.

В основе генетической изменчивости по химическому составу лежат наследственно обусловленные различия в абсорбции, транспорте и использовании элементов [16]. По-видимому, важная роль в этом плане принадлежит "барьерным" структурам [16], металлопротеинам [1], корневым выделениям [30], способности к симбиозу с почвенными организмами [22]. Таким образом, имеющиеся данные особенно в отношении "рассеянных элементов" фрагментарны. Но они свидетельствуют о существенной генетической обусловленности химического состава растений и перспективности дальнейших исследований древесных видов.

В азиатской части России хорошим модельным объектом для изучения генетической гетерогенности популяций с геохимических позиций является сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. В лесостепной зоне и подзоне южной тайги этот вид образует чистые по составу высокопродуктивные насаждения и в значительной мере определяет особенности круговорота элементов лесных биогеоценозов [2]. Сосна наиболее изучена в лесоводственном, физиологическом и генетико-селекционном аспектах по сравнению с другими лесообразующими породами. В Сибири созданы клоновые и семейственные плантации, испытательные культуры плюс-деревьев, географические культуры этого вида [24, 26]. Эти объекты

могут использоваться для оценки уровня генетической и популяционно-географической изменчивости популяций сосны по химическому составу, а также по показателям, необходимым для оценки "геохимической энергии вида", - биомассе и скорости размножения. Результаты намечаемых исследований могут найти применение в решении ряда прикладных проблем: фиторемедиации почв [22], повышении эффективности отбора деревьев, обнаружении элементов, играющих роль "генетических маркеров" и "фоновых признаков" [8] и др.

Для полноценной характеристики круговорота химических элементов следует учитывать их достаточно представительную выборку, что предъявляет особые требования к методам химического анализа. В этой связи перспективен рентгенофлуоресцентный анализ на синхротронном излучении РФАСИ [25]. Наряду с этим, необходимо оценить вклад в круговорот химических элементов различных частей фитомассы: хвои, коры, ветвей, древесины, корней, репродуктивных органов [2, 6]. На начальном этапе исследований информативно изучение хвои, выполняющей функции фотосинтеза и дыхания, характеризующейся высоким содержанием зольных элементов [12], доминирующей в опаде сосняков [2] и употребляемой в пищу животными и насекомыми.

В связи с рассмотренными основными задачами настоящей работы являлись: 1) оценка степени генетической обусловленности элементного состава хвои сосны; 2) оценка генетических корреляций между элементным составом хвои и некоторыми количественными признаками.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на прививочной лесосеменной плантации сосны обыкновенной 1980 г. закладки, расположенной в Озерском лесхозе Алтайского края [27]. Площадь плантации около 3 га, рельеф ровный, тип условий произрастания А₂, подготовка почвы перед посадкой сплошная, смешение клонов рядами по 1-3 ряда на клон, размещение деревьев по схеме 6 × 8 м (208 шт. га⁻¹). Возраст плантации на момент исследований составил 20 лет.

Сбор образцов хвои осуществляли в зимний период 1998-1999 гг. При анализе элементного состава в выборку включено 75 рамет (привоев) 25 клонов - по 3 раметы на клон. С каждой раметы со "средних" ветвей средней части южного сектора кроны срезали по 2-3 нормально охвоенных ростовых побега 2-летнего возраста. В лабораторном помещении 2-летнюю хвою сразу отделяли от побегов и высушивали до воздушно-сухого состояния. Изучение химического состава хвои проводилось рентгенофлуоресцентным методом

Таблица 1. Содержание химических элементов в хвое сосны (C) и доли влияния клонов в общей дисперсии признаков, вычисленные по объединенной (H_t^2) и под-разделенной выборкам (H_s^2)

Элемент	C , ppm	H_t^2 , %	90%-й доверительный интервал H_t^2	H_s^2 , %
Ca	5970	74.8***	15.6-94.3	76.9
K	3263	81.4***	21.9-96.0	84.8
Mn	327	31.6**	1.3-76.5	39.5
Fe	103	0.0	-1.9-40.5	0.0
Zn	44	68.8***	11.4-92.4	72.1
Sr	10	42.6***	3.1-82.5	48.0
Br	5	45.8***	3.8-84.0	40.2
Cu	4	61.7***	8.2-90.2	49.1
Ni	3	26.2*	0.6-72.4	8.5
Pb	2	22.1*	0.1-69.5	19.2
Rb	1	44.1***	3.4-83.1	25.6
Bi	<1	29.8**	1.1-75.2	27.4
Se	<1	9.0	-1.1-57.5	12.5
U	<1	32.5**	1.4-76.7	32.4
Y	<1	19.1	-0.2-67.3	17.6
Среднее		39.3	-	36.9

* $P < 0.05$.

** $P < 0.01$.

*** $P < 0.001$.

с использованием синхротронного излучения на станции элементного анализа Института ядерной физики СО РАН (накопитель ВПП-3) по описанной ранее методике [25]. Оценивалась концентрация 29 элементов.

Анализ концентрации в хвое хлорофиллов a и b , соотношение которых отражает общую устойчивость растений, проводили в Институте агрохимии и почвоведения СО РАН фотометрическим методом [11]. Экстракция осуществлялась этанолом в течении 3 недель в холодильной камере. Концентрация хлорофилла оценивалась на спектрофотометре.

Экстракцию масел из хвои для изучения состава эфирных масел осуществляли в сернокислом эфире. Образцы до анализа хранили в запаянных стеклянных ампулах. Состав монотерпеновой фракции эфирных масел хвои анализировали в лаборатории генетики НИИЛГиС методом газожидкостной хроматографии. Детали методики описаны ранее [27]. Для характеристики интенсивности роста и генеративной активности применяли общепринятые методы [15, 20, 26].

Коэффициенты наследуемости в широком смысле слова H^2 оценивали по доле межклоновой изменчивости в общей дисперсии признаков методом однофакторного дисперсионного анализа [7]. При статистической обработке данных использовали также метод главных компонент и кластерный анализ, компьютерные программы Excel и Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Оценивалась концентрация 29 элементов, из которых надежно диагностировались 15: Ca, K, Mn, Zn, Sr, Br, Cu, Ni, Pb, Rb, Bi, U, а также Fe, Se, Y (табл. 1). Распределения элементов, особенно при концентрациях ниже 4 мкг г^{-1} (ppm), характеризуются сильной положительной асимметрией. Поэтому для дисперсионного и многомерного анализа использовали логарифмированные данные, нормализующие распределения признаков.

Доверительные интервалы оценок [10] довольно широки, что обусловлено относительно небольшим объемом выборки. Тем не менее, доля межклоновых различий в общей изменчивости, рассчитанная методом однофакторного дисперсионного анализа и отражающая наследуемость H^2 , для первых 12 элементов (80% выборки) оказалась существенной и варьировала в пределах 22-89% ($P < 0.05 \dots 0.001$); для Fe, Se, Y межклоновых различий не обнаружено (табл. 1). При искусственном пространственном подразделении исходной выборки на 7 подсовокупностей, внутри которых средние расстояния между деревьями разных клонов существенно ниже соответствующих расстояний "внутри клонов", и расчете осредненных оценок коэффициенты наследуемости концентраций элементов практически не изменяются ($r_s = 0.93$; $P < 0.001$; табл. 1). Следовательно, высокая наследуемость элементного состава хвои не является артефактом, вызванным нерендомизированным размещением клонов и мозаичностью химического состава почв на площади.

В связи с качественным сходством элементного состава растений [5] анализ генетической изменчивости по "матрице" всех элементов фитомассы может использоваться для универсальной сравнительной характеристики степени генетической гетерогенности популяций любых видов. В целях апробации подходов к интегральной оценке генетической гетерогенности модельной популяции по элементному составу использовали различные методы. Первый заключался в определении средневзвешенного коэффициента

¹ Поскольку популяционная принадлежность выборки исследуемых клонов приобской сосны специально не изучалась, здесь и далее термин "популяция" употребляется условно.

наследуемости содержания элементов $H^2_{\text{ср.взв}}$ рассчитанного с учетом наследуемости H_i^2 и концентрации W_i каждого элемента i по формуле:

$$H^2_{\text{ср.взв}} = \sum H_i^2 W_i \sum W_i^{-1}.$$

Средневзвешенный коэффициент наследуемости составил 74.6%. Это значение практически не отличается от коэффициента наследуемости суммарной концентрации всех 15 элементов, который равен 73.0%. Близка к ним и наследуемость доли золы в образцах 64.9%.

Второй подход заключался в расчете среднего коэффициента наследуемости $H^2_{\text{ср}}$:

$$H^2_{\text{ср}} = \sum H_i^2 N^{-1},$$

где H_i^2 , имеет тот же смысл, N - число элементов, равное 15. Этот коэффициент составил 37.7%. Очевидно, превышение $H^2_{\text{ср.взв}}$ над $H^2_{\text{ср}}$ обусловлено положительной корреляцией между H_i^2 и W_i ($r_s = 0.53$; $P < 0.05$).

Третий подход базировался на показателях обобщенной изменчивости комплекса признаков. С этой целью использовали метод главных компонент. Оказалось, что вклад главных компонент в общую изменчивость химического состава хвои варьирует в пределах 0.6-25.3%, а коэффициенты их наследуемости принимают значения от 0 до

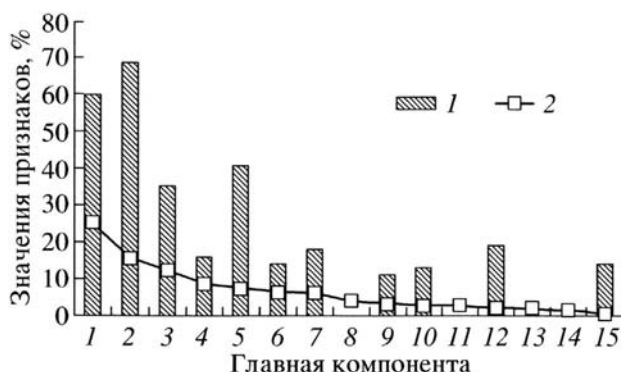


Рис. 1. Коэффициенты наследуемости (1) и вклады в общую изменчивость (2) главных компонент.

68.4% (рис. 1, табл. 2). Обобщенная оценка коэффициента наследуемости главных компонент $H^2_{\text{гк}}$, вычисленная с учетом их вкладов в изменчивость по формуле:

$$H^2_{\text{гк}} = \sum H_i^2 V_i \sum V_i^{-1},$$

где H_i^2 и V_i означают наследуемость и вклад в общую изменчивость i -й главной компоненты, составила 37.1%. Это очень близко к невзвешенной оценке, найденной по первичным данным.

По-видимому, коэффициенты, полученные с помощью первого подхода, отражают влияние генетической гетерогенности на количественную сторону биологического круговорота, а с помощью

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между концентрацией элементов в хвое сосны и некоторыми главными компонентами

Элемент	Главная компонента								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Ca	0.095	0.854	0.322	0.191	-0.024	-0.047	-0.056	-0.166	-0.049
K	0.425	0.700	0.142	0.286	-0.318	-0.199	-0.109	-0.081	0.046
Mn	-0.532	0.413	0.253	-0.210	0.325	-0.245	-0.062	0.097	0.375
Fe	-0.616	0.196	0.093	-0.444	-0.003	-0.338	-0.051	0.144	-0.404
Zn	-0.427	0.464	-0.201	0.060	0.004	0.592	0.040	0.212	-0.101
Sr	-0.669	0.327	0.037	-0.127	0.502	0.107	0.007	0.053	-0.014
Br	-0.504	0.133	-0.556	-0.077	-0.251	-0.029	-0.451	-0.204	0.040
Cu	-0.453	0.216	-0.274	0.644	-0.085	0.043	0.192	0.147	-0.185
Ni	-0.570	-0.066	-0.254	0.356	0.202	-0.409	0.194	-0.315	-0.007
Pb	-0.562	-0.006	0.109	-0.241	-0.176	0.298	0.516	-0.423	0.070
Rb	-0.457	0.037	-0.648	-0.138	-0.359	-0.054	-0.050	0.153	0.276
Bi	-0.508	-0.167	0.543	0.288	-0.281	-0.046	0.166	0.272	0.252
Se	-0.611	-0.312	0.329	-0.016	-0.408	-0.221	0.017	0.060	-0.175
U	-0.449	-0.104	0.548	-0.009	-0.188	0.311	-0.465	-0.193	-0.012
Y	-0.405	-0.488	0.050	0.481	0.354	0.072	-0.327	-0.053	0.008

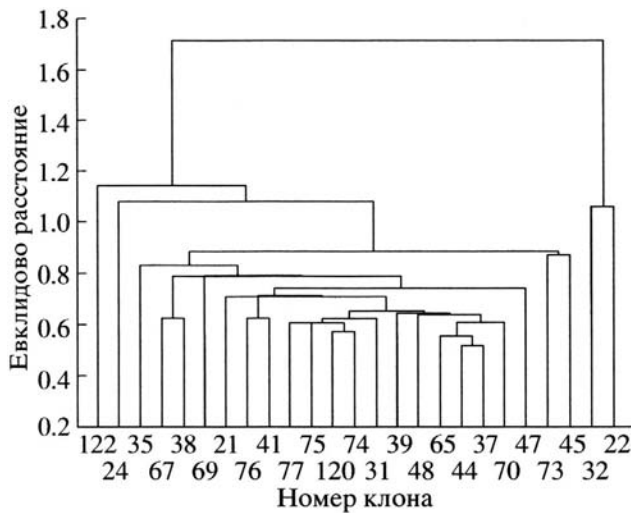


Рис. 2. Кластеры клонов сосны, выделенные по особенностям элементного состава хвои.

второго и третьего подходов - на качественную. Учитывая высокую экологическую лабильность признаков общей продуктивности (биомассы) и приведенные выше данные, можно предположить, что концентрации по меньшей мере некоторых "зольных" элементов листового аппарата древесных видов - Ca, K, Zn - наследуются более строго, чем "органогенных", и могут применяться в качестве "генетических маркеров".

Изучение эколого-генетической структуры элементного состава представляет интересную возможность для отработки методов идентификации генотипов по фенотипам и оценки наследуемости без смены поколений [8]. Частным аспектом этой проблемы является подбор индексов признаков, отличающихся более высокой наследуемостью, чем "лучшие" исходные признаки. В этой связи отметим, что коэффициент наследуемости "лучшей" 2-й компоненты, тесно скоррелированной с высоко наследуемыми элементами Ca и K (табл. 2), не превышает соответствующих коэффициентов для этих элементов. При специальном подборе пар признаков-элементов по типу "селектируемый-фоновый" (СП-ФП) [8] в проанализированной нами выборке "хорошие" ФП не были обнаружены, что может быть связано с небольшой выборкой элементов. Вместе с этим очевидно, что для достижения поставленной цели в качестве идеальной "экологической поправки" СП-элемента фитомассы может выступать концентрация этого же элемента в почве. По сути такой подход означает оценку наследуемости по "коэффициентам биопоглощения" элементов [22]. Результаты этих исследований мы планируем рассмотреть в отдельном сообщении.

Клоны по особенностям элементного состава хвои группируются в кластеры (рис. 2), которые

не отражают ценопопуляционной структуры выборки. По-видимому, деревья-родоначальники клонов относятся к одной популяции. При этом наиболее сильно различающиеся по химическому составу потомства имеют определенные отличия и по фенотипическим параметрам. Например, клоны № 22 и 122 из крайних кластеров рис. 2 контрастно отличаются по скорости роста, типу сексуализации и габитусу.

Для количественной характеристики взаимосвязей признаков были изучены корреляции между рангами клонов по концентрации элементов и некоторыми адаптивно важными количественными показателями: высота и диаметру ствола, урожаю шишек и мужских "колосков" [20], соотношению в хвое хлорофиллов *a* и *b* и основных компонентов терпентинного масла - α -пинена и Δ^3 -карена. В данном случае была использована выборка из 16 клонов той же плантации (табл. 3).

Связь между генеративной активностью клонов и элементным составом их хвои при использованном объеме выборки не выявлена. Высота ствола, скоррелированная с диаметром ($r_s = 0.57$), обнаруживает положительную генетическую ассоциацию с концентрацией в хвое Br, Rb, Se, U на уровне $r_s \approx 0.55$ ($P < 0.05$). Диаметр ствола, по которому в условиях свободного размещения деревьев на плантациях наблюдается сильный прирост, скоррелирован на уровне $r_s \approx 0.51...0.75$ ($P < 0.05...0.01$) с содержанием в хвое 9 элементов - Ca, Zn, Sr, Cu, Ni, Pb, Rb, Bi, U. Близка к статистически значимой корреляция диаметра ствола с долей золы в образцах ($r_s \approx 0.48$). Таким образом, прирост по диаметру более сильно скоррелирован с содержанием в хвое зольных элементов, чем прирост по высоте. Особенно интересна связь высоты ствола с содержанием в листьях Br.

Соотношения хлорофиллов (ab^{-1}) и в особенности компонентов терпентинного масла (α -пинен/ Δ^3 -карен $^{-1}$), характеризуются довольно высокой наследуемостью H^2 ; в то же время они могут использоваться в качестве тех или иных показателей устойчивости [11, 26, 27]. На исследуемой плантации между средними значениями этих признаков у клонов обнаружена положительная ассоциация $r_s \approx 0.6$ ($P < 0.05$). При этом первый коэффициент (ab^{-1}) скоррелирован с диаметром ствола и с концентрацией в хвое 5 элементов (Sr, Ni, Pb, Bi, U). Второй коэффициент ($\alpha\Delta^3$) обнаруживает ассоциацию лишь с тремя из перечисленных элементов (Ni, Bi, U).

Таким образом, для исследуемой выборки клонов характерны существенные корреляции элементного состава хвои с быстротой роста и признаками, отражающими устойчивость. Это свидетельствует об адаптивном значении геохимических признаков, что повышает их привлекательность как для интегральной характеристики генетиче-

Таблица 3. Коэффициенты корреляции (r_c) признаков клона

Признак	H	D	♀	♂	ab^{-1}	$\alpha\Delta^{3^{-1}}$	Зола	(Ca...Y)
Высота ствола (H)	1							
Диаметр ствола (D)	0.568*	1						
Число шишек (♀)	0.075	0.214	1					
Число мужских побегов (♂)	0.168	0.179	-0.107	1				
Соотношение концентраций хлорофиллов a и b (ab^{-1})	0.388	0.615*	0.387	-0.044	1			
Соотношение концентраций α -пинена и Δ^3 -карена ($\alpha\Delta^{3^{-1}}$)	-0.156	0.447	0.073	-0.179	0.594*	1		
Доля золы в хвое (зола)	0.085	0.479	-0.051	0.182	0.065	0.050	1	
Концентрация элементов								
Сумма всех (Ca...Y)	0.079	0.465	-0.141	-0.082	0.215	0.024	0.718*	1
Ca	0.168	0.512*	-0.138	-0.144	0.209	0.209	0.712*	0.953*
K	0.021	0.291	-0.214	-0.100	-0.003	0.206	0.571*	0.894*
Mn	-0.121	0.412	0.367	0.141	0.432	0.403	0.462	0.306
Fe	0.471	0.329	0.053	0.171	0.068	-0.071	0.397	0.197
Zn	0.356	0.626*	0.057	-0.041	0.441	0.188	0.309	0.415
Sr	0.112	0.556*	0.264	0.044	0.500*	0.374	0.271	0.109
Br	0.550*	0.182	-0.136	0.329	0.226	-0.091	0.076	-0.068
Cu	0.303	0.703*	-0.104	0.156	0.479	0.385	0.574*	0.453
Ni	0.271	0.544*	0.230	0.009	0.668*	0.529*	0.232	-0.038
Pb	0.459	0.697*	0.225	0.285	0.609*	0.485	0.188	-0.079
Rb	0.562*	0.644*	0.186	0.188	0.365	0.218	0.329	0.176
Bi	0.197	0.703*	0.376	0.147	0.685*	0.774*	0.118	0.244
Se	0.571*	0.403	0.211	0.400	0.482	0.262	-0.135	-0.250
U	0.538*	0.747*	0.246	0.226	0.829*	0.632*	-0.003	0.021
Y	0.241	0.291	0.186	0.238	0.332	0.259	-0.091	-0.285

* Статистически значимые корреляции ($P < 0.05$).

ской гетерогенности популяций, так и косвенного отбора.

Заключение. Наиболее значимые экспериментальные результаты наших исследований сводятся к обнаружению существенной генотипической изменчивости по концентрации большинства элементов, присутствующих в хвое сосны, и корреляций между содержанием у клонов ряда элементов в листовом аппарате и количественными признаками, отражающими скорость роста и устойчивость. Из этих фактов следует обоснованность предположений о зависимости параметров биологического круговорота от генетической структуры популяций лесообразующих видов и о принципиальной возможности искусственного регулирования этих параметров генетико-селекционными методами [16, 22]. Наряду с этим отметим: 1) возможность селекции древесных видов на эффективность использования минеральных элементов питания, что предполагает отбор на продуктивность в сочетании с низким потребле-

нием тех или иных элементов; 2) перспективность анализа элементного состава фитомассы для повышения эффективности отбора на скорость роста и устойчивость растений; 3) целесообразность применения данных о высоко наследуемых концентрациях химических элементов в фитомассе в качестве "генетических маркеров" при популяционно-генетических исследованиях.

Вполне вероятно, что информативность генетико-геохимических исследований можно существенно повысить при одновременном элементном анализе фитомассы и почв. В частности, концентрация того или иного элемента в почве может рассматриваться в качестве идеальной "экологической поправки" при расчете коэффициента наследуемости этого элемента в фитомассе растений методами, не требующими смены поколений [8].

В заключение укажем на несомненные достоинства анализа генетической гетерогенности популяций древесных растений по особенностям их

элементного состава: 1) изучение популяций в неразрывном единстве с геохимической средой обитания, что приближает к познанию их как "природных тел" в понимании В.И. Вернадского [7]; 2) анализ генетической изменчивости популяций по адаптивно значимой части генома; 3) сопоставимость интегральных оценок генетической гетерогенности популяций при изучении различных видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алексеева-Попова Н.В.* Клеточно-молекулярные механизмы металлоустойчивости растений // Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. С. 5-15.
2. *Аткин А.С.* Закономерности формирования органической массы в лесных сообществах: Автореф. ... дис. д-ра с.-х. наук: 06.03.03. Екатеринбург, 1994. 40 с.
3. *Вавилов Н.И.* Генетика на службе социалистического земледелия // Избр. соч. Генетика и селекция. М.: Колос, 1966. С. 32-56.
4. *Вернадский В.И.* Эволюция видов и живое вещество // Природа. 1928. № 3. С. 228-250.
5. *Вернадский В.И.* Живое вещество и биосфера. М.: Наука, 1994. 672 с.
6. *Габеев В.Н.* Динамика химического состава хвои и побегов сосны обыкновенной // Изв. СО АН СССР. Серия биол. 1971. Вып. 1. С. 44-60.
7. *Глотов Н.В.* Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3-10.
8. *Драгавцев В.А.* Современные системы селекции растений // Разработка основ систем селекции древесных пород. Тез. докл. Рига, 1981. Ч. 1. С. 70-73.
9. *Ермаков В.В.* Геохимическая экология как следствие системного изучения биосферы // Тр. биогеохим. лаб. 1999. Т. 23. С. 152-158.
10. *Животовский Л.А.* Оценка коэффициента внутриклассовой корреляции // Генетика. 1979. Т. 15. № 7. С. 1235-1242.
11. *Игнатъев Л.А.* Реакция растений на повреждающее действие абиотических факторов и регуляция их продуктивности в условиях неустойчивой погоды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.01.04, 03.00.12. Новосибирск, 1993. 32 с.
12. *Игнатъева Л.А.* Роль лесных фитоценозов Приобья в биологическом круговороте // Изв. СО АН СССР. Серия биол. 1971. Вып. 3. С. 32-38.
13. *Ильин В.Б.* Элементный химический состав растений. М.: Наука, 1985. 129 с.
14. *Йогансен В.* О наследовании в популяциях и чистых линиях. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 80 с.
15. *Ирошников А.И., Мамаев С.А., Правдин Л.Ф., Щербакова М.А.* Методы изучения внутривидовой изменчивости древесных пород. М.: Госкомлес СССР, 1973. 31 с.
16. *Ковалевский А.Л.* Биогеохимия растений. Новосибирск: Наука, 1991. 268 с.
17. *Ковальский В.В.* Геохимическая экология. М.: Наука, 1974. 298 с.
18. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений на Урале (на примере сем. *Piceaceae*). М.: Наука, 1972. 284 с.
19. *Митрофанов Д.П.* Химический состав лесных растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. 120 с.
20. *Некрасова Т.П.* Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 169 с.
21. *Никонов В.В., Баскова Л.А., Сизов И.И.* Химический состав хвои сосны на северном пределе распространения // Дендрологические исследования в Заполярье. Апатиты: Кольский фил. АН СССР, 1987. С. 62-75.
22. *Никонов В.В., Лукина Н.В., Безель В.С. и др.* Рассеянные элементы в бореальных лесах / Под ред. Исаева А.С. М.: Наука, 2004. 616 с.
23. *Петрунина Н.С., Гаранина Н.С.* Внутривидовая изменчивость растений в экстремальных геохимических условиях // Экология популяций. Структура и динамика. М.: РАСХН, 1995. Т. 2. С. 884-893.
24. *Семериков Л.Ф., Исаков Ю.Н., Тараканов В.В., Семериков В.Л., Глотов Н.В.* О генетико-селекционном аспекте сохранения и улучшения лесов России // Лесохоз. инф. науч.-техн. информ. сб. М. ВНИИЦлесресурс, 1998. № 9-10. С. 3-12, 29-40.
25. *Стебаев И.В., Пшеницина Л.Б., Куценогий К.П., Ковальская Г.А.* Возможности применения рентгенофлуоресцентного метода с использованием синхротронного излучения к изучению распределения химических элементов по организмам-участникам лесных биогеосистем // Докл. РАН 1999. Т. 366. № 4. С. 574-576.
26. *Тараканов В.В., Демиденко В.П., Ишутин Я.Н., Бушков Н.Т.* Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. Новосибирск: Наука 2001. 230 с.
27. *Тараканов В.В., Самсонова А.Е., Ильичев Ю.Н.* Влияние естественных и антропогенных факторов на генетическую изменчивость сосны в Приобье: состав терпентинных масел хвои // Лесоведение 2004. № 5. С. 50-57.
28. *Уткин А.И., Зукерт Н.В.* Бореальные леса // Рассеянные элементы в бореальных лесах. М.: Наука, 2004. С. 6-22.
29. *Burdon R.D.* Clonal repeatabilities and clonal site interactions in *Pinus radiata* // Silvae genet. 1971. V. 20. P. 33-39.
30. *Degenhardt J., Larsen P.B., Howell S.H.* Aluminum resistance in the *Arabidopsis* alr-104 is caused by an aluminum induced increase in rhizosphere pH // Plant Physiology. 1998. V. 117. № 1. P. 19-27.
31. *Fober H.* Genetic differences in the level of macro elements in spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) needles of several clones // Arbor. kor. 1986. V. 31. P. 195-204.
32. *Forrest W.G., Ovington J.D.* Variation in dry weight and mineral nutrient content of *Pinus radiata* progeny // Silvae Genet. 1971. V. 20. P. 174-179.

33. *Goddard R.E., Zobel B.J., Hollis C.A.* Response of *Pinus taeda* and *Pinus elliotti* to varied nutrition // Tree physiology and yield improvement. N.Y.: Acad. Press, 1976. P. 449-462.
34. *Kleinsmit J.* Variation in mineral nutrient content between young plants of Norway spruce provenances and clones // *Silvae Genet.* 1982. V. 31. № 2-3. P. 77-80.
35. *Knight P.J.* Foliar concentration of ten mineral nutrients in nine *Pinus radiata* clones during 15-month period // *New Zealand For. Sci.* 1978. V. 8. P. 351-368.
36. *Leyton L., Armson K.A.* Mineral composition of the foliage in relation to the growth of Scots pine // *For. Sci.* 1955. V. 1. № 3. P. 210-218.
37. *Li B., McKeand S.E., Allen H.L.* Genetic variation in nitrogen use efficiency of Loblolly pine seedlings // *For. Sci.* 1991. V. 37. № 2. P. 613-626.
38. *Sheppard L.J., Cannell G.R.* Nutrient use efficiency of clones of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta* // *Silvae Genet.* 1985. V. 34. P. 126-132.

The Elemental Composition of Needles in Different Scots Pine Clones

**V. V. Tarakanov, L. I. Milyutin, K. P. Kutsenogii, G. A. Koval'skaya,
L. A. Ignat'ev, and A. E. Samsonova**

The variability of the elemental composition of needles in *Pinus sylvestris* L. trees growing in a clone seed orchard was estimated. The influence of the clones was significant for 80% of the elements. The genetic correlation between the elemental composition of needles and their quantitative characteristics was found. The topical significance of further studies on genetic variability of pine from the biogeochemical standpoint was substantiated.