

УДК 582.475

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.23

**МНОГОПАРАМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ В ОЦЕНКЕ  
ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА ЕЛЬ (*Picea*)***А.В. Кулькова, асп.**Н.Н. Бессчетнова, д-р с.-х. наук, доц.**В.П. Бессчетнов, д-р биол. наук, проф.*

Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия, просп. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия, 603107; e-mail: kulkova12@gmail.com

Род ель (*Picea abies* Dietr.) активно используется в городском озеленении, ландшафтном строительстве и является одной из главных лесообразующих пород не только в России, но и в мире. Для успешной адаптивной селекции деревьев необходимы научные знания об эколого-физиологическом состоянии каждого вида. В данной работе исследовано 13 видов и форм рода ель в условиях интродукции в Нижегородскую область. Все растения размещены в пределах пикетума ботанического сада Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. Изучена специфика видов по содержанию крахмала и жиров, уровню развития ксилемы и степени ее лигнификации с использованием традиционных методов гистохимического анализа. Выполнен статистический, дисперсионный, факторный и кластерный анализы. Обнаружена выраженная неоднородность исследуемого состава представителей рода ель по характеристикам их физиологического статуса. Подтверждена существенность и статистическая достоверность зафиксированных различий. Факторный анализ позволил представить 16 анализируемых характеристик физиологического состояния растений с помощью 4 главных компонент, выступавших независимыми комплексными факторами их дифференциации. Кластерный анализ на основе нормированных значений исходных признаков и с использованием главных компонент дал возможность сгруппировать исследуемые виды по степени их статистической близости в евклидовом пространстве. Дендрограммы, построенные для каждой из указанных алгоритмических схем, имели принципиальное сходство. Близость характеристик экзотов к показателям аборигенного вида *P. abies* определила степень их соответствия экологическому фону района интродукции. Ранжирование рассматриваемых видов по степени их отдаленности от ели европейской позволило присвоить каждому из интродуцентов ранг соответствия аборигенным видам.

*Ключевые слова:* ель, интродукция, адаптация, гистохимия, жиры, крахмал, ксилема, лигнификация, физиологический статус.

*Введение*

Род ель (*Picea abies* Dietr.) широко распространен на территории Евразии и Северной Америки и объединяет 36 видов, в составе которых выделены многочисленные внутривидовые таксоны. Большое хозяйственное значение обуславливает их активное привлечение в искусственные насаждения различного целевого назначения как в границах своих ареалов, так и за их пределами.

---

*Для цитирования:* Кулькова А.В., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Многопараметрический анализ в оценке видоспецифичности представителей рода ель (*Picea*) // Лесн. журн. 2018. № 6. С. 23–38. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.23

При этом успех интродукционных мероприятий во многом определяется возможностями адаптации экзотов к существующим условиям среды, в связи с этим биологические механизмы, обеспечивающие их резистентность, вызывают повышенный интерес специалистов. Детализация характеристик различных видов, входящих в таксономическую систему рода ель, традиционно выступает предметом многоплановых лесоводственных, экологических и ботанических исследований, сохраняя свою актуальность на современном этапе [4, 5, 7, 8, 12, 13, 16, 22].

Цель исследований – разработать эффективный алгоритм комплексного анализа и с его помощью установить видоспецифичность представителей рода ель по показателям их физиологического статуса.

Предметом исследований выступала специфика видов рода ель по содержанию крахмала и жиров, уровню развития ксилемы и степени ее лигнификации.

#### *Объекты и методы исследования*

Объектом исследования стал пицетум ботанического сада Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. В его составе 13 видов и форм рода ель, различающихся своими ареалами: ель Глена (*Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast.); ель канадская (*Picea glauca* (Moench) Voss); ель шероховатая (*Picea asperata* Masters); ель черная (*Picea mariana* Mill., Britton, Sterns & Poggenburg); ель колючая форма серебристая (*Picea pungens* Engelm. f. *argentea*); ель колючая форма голубая (*Picea pungens* Engelm. f. *glauca*); ель сербская (*Picea omorika* (Pančić) Purk.); ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) H. Karst.); ель Энгельмана (*Picea engelmannii* Parry ex Engelm.); ель колючая (*Picea pungens* Engelm.); ель аянская (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière); ель корейская (*Picea koraiensis* Nakai); ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.). В схеме опыта они представлены от 1 до 4 деревьев в соответствии с их сохранностью и онтогенетической однотипностью.

Методологический подход к организации работы предусматривал соблюдение принципов единственного логического различия, надежности, пригодности и целесообразности опыта. Рандомизированное размещение образцов на участке позволило реализовать принципы случайности, равномерности и повторности учетных единиц для каждого вида. Исследования проведены полевым стационарным и лабораторными методами с привлечением широко используемых схем формирования выборок [6, 10]. Элиминация дифференцирующего влияния среды достигалась сравнением объектов и образцов только в пределах одного опытного участка с едиными схемами размещения, одинаковой агротехникой создания и выращивания, однотипным посадочным материалом при прочих равных условиях произрастания. Это исключило целенаправленное предоставление какому-либо из потомств исследуемых видов преимуществ в обеспечении основными жизненными ресурсами. С каждого из них заготовлено по 5 нормально развитых однолетних побегов, которые равномерно размещались на периферии среднего яруса хорошо освещенного участка кроны. Всего отобрано 145 образцов. Исключение влияния фактора времени, вызывающего хронографическую изменчивость, обеспечивалось одновременным отбором образцов, одновременными наблюдениями и учетом показателей, сравнением только одновозрастных деревьев, их побегов и других частей.

При постановке задач проводимых исследований исходили из того, что на первом этапе необходимо выстроить методическую схему комплексной сравнительной оценки рассматриваемых видов в составе рода ель. В качестве тестируемого блока характеристик был выбран комплекс признаков биологического состояния растений, определяющих их адаптацию к сложившимся экологическим и резистентность к лимитирующим факторам внешней среды. В качестве средства изучения объектов применен гистохимический метод анализа, который достаточно активно привлекается для этих целей у нас в стране [1, 3, 4] и за рубежом [15, 18]. Используются как признаки непосредственного учета, так и производные от них показатели, наиболее информативно описывающие биологическое состояние изучаемых растений.

Первичной единицей выборки выступали временные препараты поперечных срезов из средней части годичного прироста, которые после окрашивания анализировали под микроскопом «Микмед-2». Контроль – срезы, не подвергавшиеся воздействию тестирующих реагентов [3, 4]. Содержание крахмала и жиров в клетках оценивали дифференцировано по следующим учетным зонам каждой ткани: сердцевина, сердцевинные лучи, перимедуллярная зона ксилемы, ранняя и поздняя ксилемы, смоляные ходы ранней, поздней ксилемы и флоэмы, прикамбиальная зона флоэмы, прифеллогенная зона флоэмы, средняя зона флоэмы, корковая зона (зона паренхимных клеток, лежащая на периферии побега между феллогеном и внешней границей побега). Оценку давали по каждой зоне тканей отдельно, в сумме баллов по всем зонам и в средних значениях балльных оценок для зоны, по каждому учетному дереву и виду вычисляли средние значения.

Присутствие крахмала в тканях побегов связывают с устойчивостью растений к неблагоприятным зимним условиям [14, 21]. Крахмал выявляли цветной реакцией на раствор Люголя [11]. Оценку его содержания давали в условных баллах по предложенной нами [3, 4] 6-балльной шкале: 0 – крахмал отсутствует полностью: не удастся обнаружить ни одного крахмального зерна ни в одной клетке учетной зоны ткани; 1 – крахмал в ограниченном количестве присутствует в единичных (до 10 %) клетках учитываемой ткани; 2 – крахмал присутствует в меньшем числе клеток: окрашенные крахмальные зерна удастся зафиксировать примерно в 20...30 % клеток; 3 – крахмал фиксируется примерно в половине всех учитываемых клеток ткани (40...60 %); 4 – крахмал отмечается в большей части клеток (70...90 %); 5 – крахмал в большом количестве присутствует во всех клетках (100 %) учитываемой ткани.

Присутствие жиров и жироподобных веществ в тканях растений во многом предопределяет их резистентность к воздействию низких температур, обеспечивает сбалансированность многих процессов жизнедеятельности растительных организмов. Жиры фиксировали реакцией на Судан-III [11]. Их содержание также учитывали в условных баллах [3]: 0 – окрашивание отсутствует на всей площади поперечного среза, различий в состоянии окрашенного и контрольного срезов не обнаруживается; 1 – бледно-розовое окрашивание незначительной части учетной ткани или учетной зоны на поперечном срезе, наблюдается фрагментарное окрашивание поперечного среза (реакция на Судан-III у отдельных тканей или у некоторой их части); 2 – бледно-розовое окрашивание учетной ткани или учетной зоны полностью (вся визируемая поверхность среза приобретает слабо выраженные признаки реакции на Судан-III); 3 – интенсивное красно-оранжевое окрашивание части учетной

ткани или учетной зоны (часть учетной зоны имеет интенсивное окрашивание); 4 – полное интенсивное окрашивание учетной ткани или учетной зоны (вся учетная зона имеет полное интенсивное окрашивание); 5 – на фоне интенсивного окрашивания учетной зоны наблюдается присутствие жира в капельно-жидком состоянии (ярко окрашенные капли жира отчетливо заметны в части или во всех учетных зонах).

Признаки содержания указанных веществ и соотношения между ними:

- 1 – содержание крахмала в учитываемых тканях;
- 2 – содержание жиров в учитываемых тканях;
- 3 – отношение содержания крахмала к содержанию жиров;
- 4 – суммарное содержание крахмала и жиров в учитываемых тканях;
- 5 – доля содержания крахмала;
- 6 – доля содержания жиров.

Состояние и темпы развития ксилемы древесных растений, процессы образования и лигнификации ее клеток, соотношение между формируемыми при этом ранней и поздней древесиной, а также их наследственная обусловленность выступают предметом разностороннего изучения [17, 19]. Одревеснение клеток ксилемы оценивали с помощью качественной реакции лигнина на флороглюцин [11].

Для интегральной оценки состояния ксилемы учитывали показатели, которым были присвоены следующие номера:

7 – общее количество рядов клеток ксилемы, сформировавшейся на момент учета;

8 – количество рядов полностью одревесневших клеток ранней ксилемы;

9 – количество рядов абсолютно не одревесневших клеток ксилемы;

10 – количество рядов частично одревесневших клеток ксилемы;

11 – общая глубина одревеснения ксилемы с учетом коэффициента балльной оценки уровня лигнификации, определяемая как сумма произведений числа рядов клеток учетной зоны на балл ее лигнификации (оценка 0–5 баллов), отнесенных к максимальной балльной оценке (5 баллов), выражалась в скорректированном на степень лигнификации числе рядов клеток ксилемы;

12 – абсолютный процент одревеснения клеток ксилемы, определяемый как процентная доля одревесневших в той или иной степени клеток относительно общего числа клеток ксилемы;

13 – относительный процент одревеснения клеток ксилемы, определяемый как процентная доля полностью одревесневших клеток и скорректированный на степень лигнификации числа рядов клеток ксилемы относительно общего числа клеток ксилемы;

14 – общая сумма рядов полностью одревесневших клеток ксилемы (оценка 5 баллов);

15 – отношение числа полностью одревесневших клеток к сумме не одревесневших и частично одревесневших клеток;

16 – отношение числа полностью одревесневших клеток ксилемы к числу частично одревесневших.

В качестве основного организационного принципа рассматривали комплексность сравнительных оценок исследуемых видов, в силу чего были привлечены методы многопараметрического анализа результатов первичной статистической обработки фактических данных. В соответствии с этим обязательным

условием было наличие у каждого из анализируемых объектов одинакового набора показателей. Образцы, не имевшие (по той или иной причине) хотя бы одного, исключали из схемы опыта. При этом принимали во внимание существующие представления о таксономической значимости каждого из признаков и то, что достаточные сведения об их относительном «весе» и идентификационной таксономической значимости отсутствуют. В соответствии с этим в основу расчетов положен принцип информативной равноценности всех используемых в анализе признаков. Все признаки, привлеченные для определения таксономической близости, рассматривали как идентификационные и имеющие равную значимость. При этом каждый многомерный объект (учетное дерево) описывали однозначными оценками учитываемых параметров, каждая из которых имела отношение только к данному учетному дереву. Весовые коэффициенты переменных не вводили исходя из представлений об идентификационной равноценности признаков. Поправки на неравномерность комплексов не применяли в силу одинаковой численности первоначальных учетов значений каждого параметра у всех многомерных объектов.

Обобщенное статистическое расстояние в евклидовом пространстве [10] позволяет выявить дивергенцию и генотипические различия растений по комплексу признаков, исключая фоновую изменчивость, индуцированную окружающей средой [20]. Наиболее эффективным средством решения подобных задач выступают факторный и кластерный анализы [2, 22].

Известно [10, 20], что результаты группировки в кластеры зависят от метода агломерации, выбора признаков и их количества. Признаки должны слабо коррелировать, а их число может быть достаточно большим [10, 20]. Для построения дендрограмм применяли центроидный парно-групповой метод, или восходящую иерархическую процедуру классификации, адекватную методу ближнего соседа [10]. Принципом формирования числовых массивов являлось то, что относительно каждого из признаков существовала возможность вычисления оценок корреляции и ковариации со всеми остальными признаками объектов в многомерном комплексе сравнения. Вычисление на этих условиях обобщенных расстояний между объектами в многомерном пространстве признаков позволяет дать для комплекса анализируемых объектов сопоставимые оценки того, насколько близко находятся объекты друг к другу или наоборот.

На первом этапе комплексных сравнений был применен метод главных компонент [10, 20]. Факторный анализ главных компонент позволил представить многочисленные характеристики анализируемых видов или редуцированным числом сформированных из них обобщающих показателей. В главную компоненту объединены признаки, корреляции между которыми выражены в наибольшей степени. При этом предусмотрено логическое обоснование их отнесения к той или иной компоненте. Между сформированными в таком порядке комплексными факторами корреляция минимальна. В реализованной схеме определено использование тех эффективных независимых факторов (главных компонент), начальные собственные значения которых превышают 1. Доля общей дисперсии, обусловленная их действием, должна быть не менее 70 %. Для нахождения однозначного решения применен метод ортогонального вращения, или метод варимакса. Полученные главные компоненты использованы в кластерном анализе и при построении дендрограмм [10].

Таблица 1

Матрица значений содержания крахмала, жиров и состояния клетчатки у различных видов ели

№ признака	<i>P. glehnii</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P. asperata</i>	<i>P. mariana</i>	<i>P. pungens f. argentea</i>	<i>P. pungens f. glauca</i>	<i>P. omorika</i>	<i>P. abies</i>	<i>P. engelmannii</i>	<i>P. pungens</i>	<i>P. jezoensis</i>	<i>P. koraiensis</i>	<i>P. obovata</i>
1	7,55	9,53	9,00	7,00	7,90	9,20	8,60	8,40	8,47	9,28	9,10	7,80	9,20
2	14,00	11,40	10,60	11,20	11,10	10,70	10,70	9,90	10,70	11,00	11,70	11,60	11,0
3	1,86	1,20	1,18	1,60	1,41	1,17	1,25	1,18	1,28	1,19	1,29	1,55	1,21
4	21,60	21,00	19,60	18,20	19,00	19,90	19,30	18,30	19,20	20,30	20,80	19,40	20,20
5	0,35	0,46	0,46	0,38	0,42	0,46	0,45	0,46	0,44	0,46	0,44	0,40	0,46
6	0,65	0,54	0,54	0,62	0,58	0,54	0,55	0,54	0,56	0,54	0,56	0,60	0,54
7	15,80	16,80	13,40	17,20	14,60	22,60	17,80	13,25	13,20	14,45	15,40	13,60	12,60
8	7,30	6,73	5,10	7,80	7,00	9,20	9,60	5,70	5,93	6,45	6,60	6,10	6,40
9	3,10	3,13	2,90	2,60	2,60	3,80	2,60	2,05	2,40	2,45	2,20	2,30	2,60
10	5,40	6,93	5,40	6,80	5,00	9,60	5,60	5,50	4,87	5,55	6,60	5,20	3,60
11	4,00	5,19	4,14	5,04	3,76	6,56	4,48	4,31	3,87	4,20	4,99	4,04	2,88
12	80,20	80,80	77,90	84,50	82,10	83,20	84,70	84,2	81,10	83,00	85,50	82,70	78,70
13	71,50	70,60	68,80	74,20	73,80	69,70	78,30	75,00	73,60	73,80	75,10	74,30	72,70
14	7,30	6,73	5,10	7,80	7,00	9,20	9,60	6,15	6,13	6,45	6,60	6,10	6,40
15	0,89	0,70	0,64	0,82	0,94	0,69	1,18	0,77	0,84	0,84	0,77	0,82	1,03
16	1,47	1,06	1,03	1,13	1,52	0,99	1,69	1,08	1,28	1,21	1,04	1,21	1,94

Примечание. Нумерация признаков дана по ранее принятой (см. стр. 26).

Статистический, дисперсионный, факторный и кластерный анализы вели в электронных таблицах Microsoft Excel, а также с помощью пакета прикладных программ SPSS по общепринятым методикам [6, 10]. Использовали собственные рабочие алгоритмы и схемы, апробированные на аналогичных объектах [1, 2]. Оценку уровней изменчивости показателей давали по шкале С.А. Мамаева [9].

#### Результаты исследования и их обсуждение

В процессе первичного статистического анализа была сформирована матрица исходных средних значений анализируемых признаков (табл. 1), в которую были внесены величины, сохранившие свою статистическую надежность (t-критерии Стьюдента превысили табличный уровень) и точность (величина относительной ошибки не превысила допустимые 5 %).

Дисперсионный анализ подтвердил наличие существенных различий между сравниваемыми видами и формами ели по всем анализируемым признакам (табл. 2).

В исследуемом комплексе сравниваемых объектов между ними установлены существенные различия по всем анализируемым характеристикам: опытные значения критерия Фишера превосходят допустимые табличные значения.

Таблица 2

## Существенность физиологических различий между различными видами ели

Признак	Критерий Фишера		Доля влияния фактора ( $h^2 \pm s_{h^2}$ )				Критерий различия	
			по Плохинскому		по Снедекору			
	$F_{оп}$	$F_{05}$	$h^2$	$\pm s_{h^2}$	$h^2$	$\pm s_{h^2}$	$HCP_{05}$	$D_{05}$
1	8,05	1,83	0,4225	0,0525	0,3929	0,0552	0,697	1,195
2	14,40	1,83	0,5669	0,0394	0,5516	0,0408	0,741	1,270
3	15,03	1,83	0,5774	0,0384	0,5630	0,0397	0,145	0,249
4	8,27	1,83	0,4293	0,0519	0,4004	0,0545	1,033	1,771
5	13,23	1,83	0,5459	0,0413	0,5289	0,0428	0,025	0,043
6	13,23	1,83	0,5459	0,0413	0,5289	0,0428	0,025	0,043
7	7,12	1,83	0,3928	0,0552	0,3596	0,0582	2,250	3,856
8	3,86	1,83	0,2596	0,0673	0,2078	0,0720	1,477	2,531
9	6,18	1,83	0,3598	0,0582	0,3224	0,0616	0,501	0,858
10	5,23	1,83	0,3221	0,0616	0,2796	0,0655	1,354	2,321
11	3,99	1,83	0,2662	0,0667	0,2155	0,0713	0,981	1,681
12	3,01	1,83	0,2150	0,0714	0,1560	0,0767	3,739	6,409
13	2,73	1,83	0,1987	0,0728	0,1369	0,0785	3,866	6,627
14	3,03	1,83	0,2160	0,0713	0,1571	0,0766	1,572	2,694
15	2,44	1,83	0,1814	0,0744	0,1166	0,0803	0,205	0,352
16	3,52	1,83	0,2422	0,0689	0,1876	0,0739	0,344	0,589

Примечание.  $F_{оп}$  – опытное значение критерия Фишера;  $F_{05}$  – табличное значение критерия Фишера на 5-процентном уровне значимости;  $h^2$  – доля влияния организованного фактора;  $\pm s_{h^2}$  – ошибка доли влияния организованного фактора;  $HCP_{05}$  – наименьшая существенная разность на 5-процентном уровне значимости;  $D_{05}$  – критерий Тьюки на 5-процентном уровне значимости.

Однако эффективность влияния межвидовых различий оказалась неодинаковой по разным признакам. В оценках по алгоритму Плохинского наибольшая величина ( $57,74 \pm 3,84$  %) зафиксирована по суммарному содержанию крахмала и жиров в тканях побегов (табл. 2). Достаточно сильно влияние различий по содержанию жиров ( $56,69 \pm 3,94$  %), доле крахмала и доле жиров (по  $54,59 \pm 4,13$  %), содержанию крахмала ( $42,25 \pm 5,25$  %). Оценки состояния ксилемы оказались заметно меньше: от  $18,14 \pm 7,44$  % (отношение числа слоев полностью одревесневших клеток ксилемы к числу ее частично одревесневших и не одревесневших клеток) до  $39,28 \pm 5,52$  % (общее число клеток ксилемы). Реализация расчетного алгоритма Снедекора дала весьма близкие значения при некотором снижении результатов. Критерии существенности различий (наименьшая существенная разность и D-критерий Тьюки) позволяют установить, между какими именно объектами (см. табл. 1) различия достигают уровня существенных. Статистическая достоверность полученных значений и подтвержденная существенность различий между сравниваемыми видами и их формами дали возможность использовать многомерный анализ. Группировка общего комплекса характеристик физиологического статуса сравниваемых видов ели привела к извлечению 4 главных компонент.

На рис. 1 отражен порядок графического выделения наиболее значимых комплексных факторов. Критерием служила величина их начальных собственных значений: у главных компонент она превышает «единичный порог». В соответствии с этим условием надежное распределение всех исходных признаков по ним ограничено 4 главными компонентами. Отчетливо заметно, что

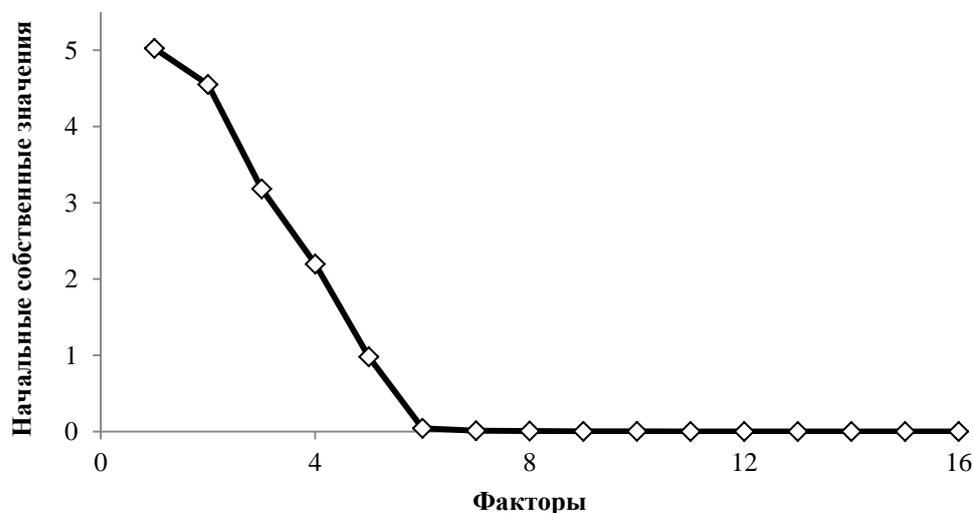


Рис. 1. Выделение главных компонент в комплексе 16 признаков физиологического состояния деревьев различных видов ели

Fig. 1. Selection of the principal components in the complex of 16 physiological state parameters of various spruce species trees

отсечение так называемого «гравия», или компонент, которые признаются малозначимыми, произошло вполне удовлетворительно. Все они (за исключением 5-й компоненты) характеризуются приблизительно одинаковыми величинами начальных собственных значений, близкими к нулю. Распределение анализируемых признаков по 4 главным компонентам представлено в табл. 3.

Таблица 3

Матрица главных компонент комплекса различных видов ели

Признак	Компонента			
	1	2	3	4
1	–	–0,851	–	–
2	–	0,785	–	–
3	–	0,995	–	–
4	–	–	–	0,793
5	–	–0,996	–	–
6	–	0,996	–	–
7	0,969	–	–	–
8	0,941	–	–	–
9	–	–	–	0,687
10	0,787	–	–	–
11	0,781	–	–	–
12	–	–	–	–0,760
13	–	–	–	–0,773
14	0,939	–	–	–
15	–	–	0,962	–
16	–	–	0,964	–
Начальные собственные значения компонент	5,025	4,551	3,181	2,195
Доля дисперсии главных компонент, %	31,408	28,441	19,883	13,722
Общая доля дисперсии главных компонент, %			93,454	

К первой компоненте причислены основные оценки интенсивности развития и степени лигнификации ксилемы. Вторая компонента объединила оценки содержания крахмала, жиров, их отношение и доли содержания, но не включает в себя характеристики состояния ксилемы. Третья компонента представлена двумя косвенными признаками одревеснения (отношением числа полностью одревесневших клеток к сумме не одревесневших и частично одревесневших клеток (признак 15) и отношением числа полностью одревесневших клеток к числу частично одревесневших (признак 16)) и двумя отношениями числа полностью одревесневших клеток к сумме не одревесневших и частично одревесневших клеток и к числу частично одревесневших клеток. В состав четвертой компоненты вошло суммарное содержание крахмала и жиров, количество абсолютно не одревесневших клеток, абсолютный и относительный процент одревеснения.

Заметно, что нагрузки фактора по каждой из полученных в таком порядке группировок уверенно превышают принятый минимум начальных собственных значений, равный 1. Обоснованность достигнутой редукции числа действующих факторов подтверждена большой долей общей дисперсии, приходящейся на полученные в ходе факторного анализа 4 главные компоненты (93,454 %), которая заметно больше критического 70-процентного порога. Они сформировали отдельный блок многомерных характеристик сравниваемых объектов, представленных нормированными величинами, и послужили основой проведения кластерного анализа, последовательные шаги реализации которого представлены в табл. 4.

Таблица 4

**Схема кластеризации 13 видов ели по нормированным значениям  
16 физиологических признаков с использованием квадрата евклидова расстояния**

Этап	Шаги агломерации		Коэффициенты		Этапы появления первого кластера		Следующий этап
	Кластеры		Дистанция примыкания	Единицы масштаба	1	2	
	1	2					
1	9	10	4,450	1,92	0	0	3
2	5	12	4,941	2,13	0	0	5
3	8	9	7,392	3,19	0	1	4
4	8	11	10,915	4,70	3	0	5
5	5	8	12,339	5,32	2	4	7
6	2	3	13,107	5,65	0	0	7
7	2	5	20,876	9,00	6	5	8
8	2	13	24,629	10,61	7	0	9
9	2	4	30,687	13,22	8	0	10
10	2	7	36,955	15,92	9	0	11
11	1	2	48,889	21,07	0	10	12
12	1	6	58,018	25,00	11	0	0

В табл. 4 отражена последовательность этапов объединения плюсовых деревьев в кластеры, соответствующая этому величина квадрата евклидовой дистанции и адекватное ей значение расстояния, выраженное в масштабных единицах 25-разрядной шкалы, принятой для графического представления дендрограмм (рис. 2).

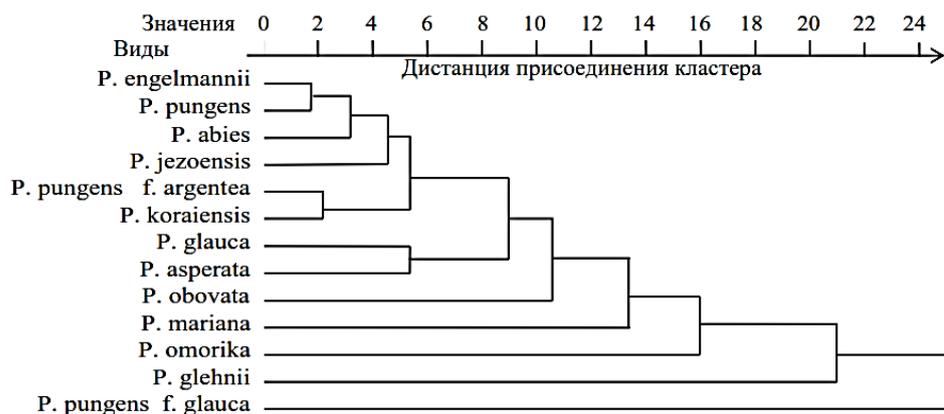


Рис. 2. Дендрограмма сходства 13 видов ели по нормированным значениям 16 исходных признаков физиологического состояния

Fig. 2. Dendrogram of similarities of 13 spruce species according to reated values of 16 initial characteristics of physiological state

Дендрограмма сходства по нормированным значениям 16 исходных признаков объединила исследуемые виды ели в кластеры в соответствии с проявлениями их сезонного физиологического состояния. Наиболее близкими между собой по указанному комплексу характеристик с минимальным расстоянием 1,92 ед. на 25-разрядной шкале оказались виды североамериканского происхождения: *P. engelmannii* и *P. pungens*. В наибольшей мере отличаются от остальных *P. glehnii* и *P. pungens f. glauca*: дистанции их вхождения в единую иерархическую систему соответственно составили 21,07 и 25,00 ед. Ее ядром можно признать хорошо оформленный кластер из 6 видов ели: *P. engelmannii*, *P. pungens*, *P. abies*, *P. jezoensis*, *P. pungens f. argentea*, *P. koraiensis*. Остальные последовательно присоединяются к нему, либо образовав пару как *P. glauca* и *P. asperata*, либо – в индивидуальном порядке.

Проведение кластеризации с построением дендрограмм на основе главных компонент (см. табл. 3) дало сопоставимый в основных чертах результат при некоторых вполне понятных в такой ситуации различиях (табл. 5, рис. 3).

Таблица 5

Схема кластеризации 13 видов ели по 4 главным компонентам 16 физиологических признаков с использованием квадрата евклидова расстояния

Этап	Шаги агломерации		Коэффициенты		Этапы появления первого кластера		Следующий этап
	Кластеры		Дистанция примыкания	Единицы масштаба	1	2	
1	9	10	0,555	1,07	0	0	2
2	9	11	1,103	2,13	1	0	4
3	5	12	1,447	2,80	0	0	4
4	5	9	1,877	3,63	3	2	6
5	2	3	2,380	4,60	0	0	8
6	5	8	3,057	5,91	4	0	7
7	4	5	4,809	9,30	0	6	8
8	2	4	5,942	11,49	5	7	9
9	2	13	9,154	17,70	8	0	10
10	2	7	11,060	21,39	9	0	11
11	2	6	11,881	22,97	10	0	12
12	1	2	12,929	25,00	0	11	0

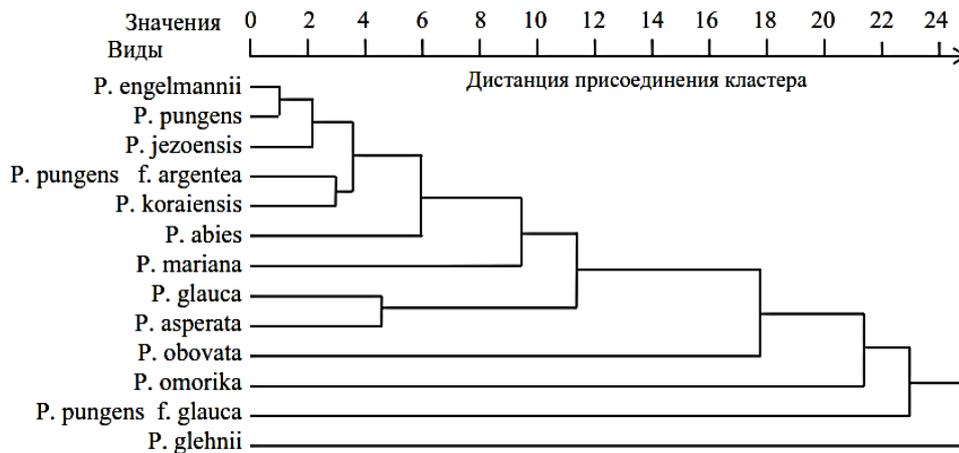


Рис. 3. Дендрограмма сходства 13 видов ели по 4 главным компонентам признаков физиологического состояния

Fig. 3. Dendrogram of similarities of 13 spruce species according to 4 principal components of physiological state characteristics

Как и в первом случае (см. рис. 2), удается обнаружить инициальную группу, к которой поэтапно присоединяются оставшиеся объекты (рис. 3).

Однако в данном варианте решения основная группа представлена 9 видами: *P. engelmannii*, *P. pungens*, *P. jezoensis*, *P. pungens f. argentea*, *P. koraiensis*, *P. abies*, *P. mariana*, *P. glauca*, *P. asperata*.

При некоторых расхождениях в порядке группировки на дендрограммах (см. рис. 2, 3) удается заметить устойчиво сохранившиеся агломерации. Не изменила свои позиции при некотором повышении плотности строения (дистанция равна 1,07 ед.) ранее указанная пара: *P. engelmannii* и *P. pungens*. Наиболее специфичные виды *P. glehnii* и *P. pungens f. glauca* остались такими и в варианте с использованием для группировки полученных оценок главных компонент.

Уровень отдаленности анализируемых характеристик экзотов от показателей аборигенного вида *P. abies* определяет степень их соответствия экологическому фону района интродукции и обеспечивает успешность адаптации в новых условиях произрастания. Использование профиля обобщенных расстояний ели европейской для ранжирования рассматриваемых видов по степени их отдаленности от нее в многомерном пространстве признаков позволило присвоить каждому из интродуцентов ранг соответствия аборигенным видам (табл. 6).

При наблюдаемой принципиальной стабильности полученных разным способом результатов заметно, что отдельные виды (*P. pungens* и *P. jezoensis*; *P. obovata* и *P. omorika* и др.) незначительно изменили свой ранг при переходе от кластеризации на основе исходных признаков к выполнению группировки по главным компонентам.

Таблица 6

## Ранжирование интродуцентов относительно ели европейской

Нормированные значения 16 признаков			Главные компоненты		
Вид	Дистанция	Ранг	Вид	Дистанция	Ранг
<i>P. abies</i>	0,000	0	<i>P. abies</i>	0,000	0
<i>P. engelmannii</i>	5,986	1	<i>P. engelmannii</i>	2,071	1
<i>P. pungens</i>	8,798	2	<i>P. jezoensis</i>	2,223	2
<i>P. jezoensis</i> ;	14,277	3	<i>P. pungens</i>	3,002	3
<i>P. pungens f. argentea</i>	15,119	4	<i>P. koraiensis</i>	3,704	4
<i>P. koraiensis</i>	15,340	5	<i>P. pungens f. argentea</i>	4,286	5
<i>P. asperata</i>	21,054	6	<i>P. mariana</i>	5,940	6
<i>P. glauca</i>	27,287	7	<i>P. asperata</i>	6,594	7
<i>P. mariana</i>	27,849	8	<i>P. glauca</i>	8,615	8
<i>P. obovata</i>	30,419	9	<i>P. omorika</i>	12,077	9
<i>P. omorika</i>	36,619	10	<i>P. obovata</i>	12,538	10
<i>P. pungens f. glauca</i>	62,895	11	<i>P. pungens f. glauca</i>	14,882	11
<i>P. glehnii</i>	74,978	12	<i>P. glehnii</i>	20,594	12

## Заключение

Виды рода ель, введенные в состав интродукционного участка, существенно различаются между собой по наличию крахмала и жиров в тканях однолетних побегов и синхронно учитываемым показателям сезонного состояния их ксилемы. Сведенное к минимуму влияние факторов среды на проявление различий по анализируемым признакам позволило объяснять их наличие только влиянием видовой специфики изучаемых объектов, что подтвердили результаты дисперсионного анализа. Статистическая достоверность полученных характеристик физиологического статуса исследуемых деревьев и существенность различий между ними по всем тестируемым признакам привела к формированию многомерного комплекса характеристик каждого вида. Это обусловило возможность определения степени их близости в многомерном пространстве признаков, адекватно отражающей сходство их биологии. Выявленное сходство экзотов с аборигенными видами того же рода определяет успешность их интродукции.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бессчетнов В.П., Бессчетнова Н.Н. Образование и лигнификация ксилемы плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Лесн. журн. 2013. № 2. С. 45–52. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2013.2.45
2. Бессчетнова Н.Н. Генотипическая неидентичность плюсовых деревьев сосны обыкновенной по содержанию крахмала // Изв. Оренбург. ГАУ. 2013. № 4(42). С. 20–23.
3. Бессчетнова Н.Н. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Эффективность отбора плюсовых деревьев: моногр. Н. Новгород: Нижегород. ГСХА, 2016. 464 с.
4. Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Кулькова А.В., Мишукова И.В. Содержание крахмала в тканях побегов разных видов ели (*Picea* A. Dietr.) в условиях интродукции // Лесн. журн. 2017. № 4. С. 57–68. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57

5. Бобринев В.П., Пак Л.Н., Банищикова Е.А. Агротехника выращивания сеянцев ели сибирской в Забайкальском крае // Лесн. журн. 2017. № 3. С. 70–77. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.3.70

6. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований): учеб. Изд. 5-е, доп. и перераб. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.

7. Зарубина Л.В. Состояние естественного возобновления ели в мелколиственных лесах на севере России // Лесн. журн. 2016. № 3. С. 52–65. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.3.52

8. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Оценка жизнеспособности ели в березняке черничном в процессе его возрастного развития // Лесн. журн. 2016. № 5. С. 44–60. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.5.44

9. Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений: тр. Ин-та экологии растений и животных. Вып. 64. Свердловск: РИСО УФАН СССР, 1969. С. 3–38.

10. Никитин К.Е., Швиденко А.З. Методы и техника обработки лесоводственной информации. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 272 с.

11. Прозина Н.М. Ботаническая микротехника: учеб. пособие. М.: Высш. шк., 1960. 205 с.

12. Сунгурова Н.Р., Бабич Н.А., Сунгуров Р.В., Любов В.К., Попов А.Н. Энергетический потенциал культур сосны и ели // Лесн. журн. 2017. № 3. С. 78–84. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.3.78

13. Сунгурова Н.Р., Коновалов В.Н. Ассимиляционный аппарат ели в культурах на долгомошной вырубке // Лесн. журн. 2016. № 2. С. 31–40. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.2.31

14. Brahim M.B., Loustau D., Gaudillère J.P., Saur E. Effects of Phosphate Deficiency on Photosynthesis and Accumulation of Starch and Soluble Sugars in 1-Year-Old Seedlings of Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait) // Annals of Forest Science. 1996. Vol. 53, no. 4. Pp. 801–810. Режим доступа: [https://www.afs-journal.org/articles/forest/pdf/1996/04/AFS\\_0003-4312\\_1996\\_53\\_4\\_ART0001.pdf](https://www.afs-journal.org/articles/forest/pdf/1996/04/AFS_0003-4312_1996_53_4_ART0001.pdf) (дата обращения: 02.02.2018). DOI: 10.1051/forest:19960401

15. Kramer P.J. The Role of Physiology in Forestry // The Forestry Chronicle. 1956. Vol. 32, iss. 3. Pp. 297–308. DOI: 10.5558/tfc32297-3

16. Larsson E., Sundström J.F., Sibon F., von Arnold S. Expression of *PaNAC01*, a *Picea abies* CUP-SHAPED COTYLEDON Orthologue, Is Regulated by Polar Auxin Transport and Associated with Differentiation of the Shoot Apical Meristem and Formation of Separated Cotyledons // Annals of Botany. 2012. Vol. 110, iss. 4. Pp. 923–934. DOI: 10.1093/aob/mcs151

17. Mayr S., Bertel C., Dämon B., Beikircher B. Static and Dynamic Bending Has Minor Effects on Xylem Hydraulics of Conifer Branches (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*) // Plant, Cell & Environment. 2014. Vol. 37, iss. 9. Pp. 2151–2157. Режим доступа: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/pce.12307> (дата обращения: 25.07.2014). DOI: 10.1111/pce.12307

18. Myking T., Vakkari P., Skrøppa T. Genetic Variation in Northern Marginal *Taxus baccata* L. Populations. Implications for Conservation // Forestry. 2009. Vol. 82, iss. 5. Pp. 529–539. Режим доступа: <https://academic.oup.com/forestry/article/82/5/529/615826> (дата обращения: 01.12.2009). DOI: 10.1093/forestry/cpp022

19. Scoffoni C. Modelling the Outside-Xylem Hydraulic Conductance: Towards a New Understanding of Leaf Water Relations // Plant, Cell & Environment. 2015. Vol. 38, iss. 1. Pp. 4–6. Режим доступа: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/pce.12433> (дата обращения: 22.08.2014). DOI: 10.1111/pce.12433

20. Tausz M., Bytnerowicz A., Arbaugh M.J., Wonisch A., Grill D. Multivariate Patterns of Biochemical Responses of *Pinus ponderosa* Trees at Field Plots in the San Bernardino Mountains, Southern California // Tree Physiology. 2001. Vol. 21, iss. 5. Pp. 329–336.

Режим доступа: <https://academic.oup.com/treephys/article/21/5/329/1650238> (дата обращения: 01.03.2001). DOI: 10.1093/treephys/21.5.329

21. Woodruff D.R., Meinzer F.C. Water Stress, Shoot Growth and Storage of Non-Structural Carbohydrates Along a Tree Height Gradient in a Tall Conifer // *Plant., Cell & Environment*. 2011. Vol. 34, iss. 11. Pp. 1920–1930. Режим доступа: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3040.2011.02388.x> (дата обращения: 01.07.2011). DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02388.x

22. Zou J., Sun Y., Li L., Wang G., Yue W., Lu Z., Wang Q., Liu J. Population Genetic Evidence for Speciation Pattern and Gene Flow Between *Picea wilsonii*, *P. morrisonicola* and *P. neoveitchii* // *Annals of Botany*. 2013. Vol. 112, iss. 9. Pp. 1829–1844. Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3838563/> (дата обращения: 11.11.2013). DOI: 10.1093/aob/mct241

Поступила 01.02.18

UDC 582.475

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.23

### Multivariable Analysis in the Assessment of Spruce Species Specificity (*Picea*)

A.V. Kul'kova, Postgraduate Student

N.N. Besschetnova, Doctor of Agricultural Sciences, Associate Professor

V.P. Besschetnov, Doctor of Biological Sciences, Professor

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, pr. Gagarina, 97, Nizhny Novgorod, 603107, Russian Federation; e-mail: kulkova12@gmail.com

Trees of the genus *Picea abies* Dietr. are widely used in urban greening and landscaping. Spruce is one of the main forest-forming species in Russia and the whole world. Successful adaptive selection of trees requires scientific knowledge about each species ecological and physiological states. In the study we had investigated 13 species and forms of spruce introduced to the conditions of Nizhny Novgorod region. All the plants are placed within piceum of Botanical garden of Lobachevsky State University in Nizhny Novgorod. Spasticity of the species in starch and fats content, level of xylem development and its degree of delignification was studied with the use of traditional methods of histochemical analysis. Statistical, variance, factor and cluster analysis were performed. Visible heterogeneity of the studied composition of spruce species according to parameters of their physiological state was found. Significance and statistical validity of the recorded differences were confirmed. Factor analysis allowed presentation of 16 test parameters of plants physiological state by 4 principal components performed as independent comprehensive factors of their differentiation. Cluster analysis based on rated values of initial characteristics and with the use of principal components allowed grouping of the studied species according to their statistical proximity in Euclidean space. Dendrograms constructed for each of these algorithmic schemes had fundamental similarities. Proximity of the exotic species characteristics to the native species *P. abies* characteristics determined the degree of their compliance with environmental background of the introduction area. Ranking of the considered species according to their remoteness from European spruce allowed assigning to each of the exotic species a rank of compliance of the native species.

**Keywords:** spruce, introduction, adaptation, histochemistry, fats, starch, xylem, lignification, physiological status.

*For citation:* Kul'kova A.V., Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Multivariable Analysis in the Assessment of Spruce Species Specificity (*Picea*). *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2018, no. 6, pp. 23–38. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.23

## REFERENCES

1. Besschetnov V.P., Besschetnova N.N. Obrazovaniye i lignifikatsiya ksilemy plyusovykh derev'yev sosny obyknovennoy [Formation and Lignification of Xylem of Pine Plus Trees]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2013, no. 2, pp. 45–52.
2. Besschetnova N.N. Genotipicheskaya neidentichnost' plyusovykh derev'yev sosny obyknovennoy po sodержaniyu krakhmala [Genotypic Nonidentity of Starch Content in Plus Trees of Scots Pine]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Izvestia Orenburg State Agrarian University], 2013, no. 4(42), pp. 20–23.
3. Besschetnova N.N. *Sosna obyknovennaya (Pinus sylvestris L.). Effektivnost' otbora plyusovykh derev'yev*: monogr. [Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). Efficiency of Plus Trees Selection: Monography]. Nizhny Novgorod, NGSKHA Publ., 2016. 464 p. (In Russ.)
4. Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Kul'kova A.V., Mishukova I.V. Soderzhaniye krakhmala v tkanyakh pobegov raznykh vidov eli (*Picea* A. Dietr.) v usloviyakh introduktsii [Starch Content in Tissues of Shoots of Different Spruce Species (*Picea* A. Dietr.) under Introduction Conditions]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2017, no. 4, pp. 57–68. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57
5. Bobrinev V.P., Pak L.N., Banshchikova E.A. Agrotekhnika vyrashchivaniya seyantsev eli sibirskoy v Zabaykal'skom kraye [Agricultural Cultivation of Siberian Spruce Seedlings in Zabaykalsky Krai]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2017, no. 3, pp. 70–77. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.3.70
6. Dospikhov B.A. *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy)*: ucheb. [Methodology of Field Experiment (with the Basics of Statistical Analysis of Research Results): Textbook]. Moscow, Agropromizdat, 1985. 351 p. (In Russ.)
7. Zarubina L.V. Sostoyaniye estestvennogo vozobnovleniya eli v melkolistvennykh lesakh na severe Rossii [State of Spruce Natural Regeneration in Small-Leaved Forests in the North of Russia]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2016, no. 3, pp. 52–65. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.3.52
8. Konovalov V.N., Zarubina L.V. Otsenka zhiznesposobnosti eli v bereznyake chernichnom v protsesse ego vozrastnogo razvitiya [Assessment of Viability of Spruce in Bilberry Birch Forest in Its Age Development]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2016, no. 5, pp. 44–60. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.5.44
9. Mamayev S.A. O problemakh i metodakh vnutrividovoy sistematiki drevesnykh rasteniy. II. Amplituda izmenchivosti [The Problems and Methods of Intraspecific Taxonomy of Wood Plants. II. Amplitude of Variability]. *Zakonomernosti formoobrazovaniya i differentsiatsii vida u drevesnykh rasteniy: trudy In-ta ekologii rasteniy i zhivotnykh. Vyp. 64* [Patterns of Morphogenesis and Differentiation of Wood Plants Species. Proceedings of the Institute of Plants and Animals Ecology. Iss. 64]. Sverdlovsk, RISO UFAN SSSR Publ., 1969, pp. 3–38.
10. Nikitin K.E., Shvidenko A.Z. *Metody i tekhnika obrabotki lesovodstvennoy informatsii* [Methods and Technology of Forestry Information Processing]. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1978. 272 p. (In Russ.)
11. Prozina N.M. *Botanicheskaya mikrotekhnika*: ucheb. posobiye [Botanical Microtechnics: Educational Textbook]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1960. 205 p. (In Russ.)
12. Sungurova N.R., Babich N.A., Sungurov R.V., Lyubov V.K., Popov A.N. Energeticheskiy potentsial kul'tur sosny i eli [Energy Potential of Pine and Spruce Crops]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2017, no. 3, pp. 78–84. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.3.78
13. Sungurova N.R., Konovalov V.N. Assimilyatsionnyy apparat eli v kul'turakh na dolgomoshnoy vyrubke [Spruce Assimilation Apparatus in Plantations at the Polytric Cutting]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2016, no. 2, pp. 31–40. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.2.31

14. Brahim M.B., Loustau D., Gaudillère J.P., Saur E. Effects of Phosphate Deficiency on Photosynthesis and Accumulation of Starch and Soluble Sugars in 1-Year-Old Seedlings of Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait). *Annals of Forest Science*, 1996, vol. 53, no. 4, pp. 801–810. Available at: [https://www.afs-journal.org/articles/forest/pdf/1996/04/AFS\\_0003-4312\\_1996\\_53\\_4\\_ART0001.pdf](https://www.afs-journal.org/articles/forest/pdf/1996/04/AFS_0003-4312_1996_53_4_ART0001.pdf) (accessed 02.02.2018). DOI: 10.1051/forest:19960401
15. Kramer P.J. The Role of Physiology in Forestry. *The Forestry Chronicle*, 1956, vol. 32, iss. 3, pp. 297–308. DOI: 10.5558/tfc32297-3
16. Larsson E., Sundström J.F., Sitbon F., von Arnold S. Expression of *PaNAC01*, a *Picea abies* CUP-SHAPED COTYLEDON Orthologue, Is Regulated by Polar Auxin Transport and Associated with Differentiation of the Shoot Apical Meristem and Formation of Separated Cotyledons. *Annals of Botany*, 2012, vol. 110, iss. 4, pp. 923–934. DOI: 10.1093/aob/mcs151
17. Mayr S., Bertel C., Dämon B., Beikircher B. Static and Dynamic Bending Has Minor Effects on Xylem Hydraulics of Conifer Branches (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*). *Plant, Cell & Environment*, 2014, vol. 37, iss. 9, pp. 2151–2157. Available at: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/pce.12307> (accessed 25.07.2014). DOI: 10.1111/pce.12307
18. Myking T., Vakkari P., Skrøppa T. Genetic Variation in Northern Marginal *Taxus baccata* L. Populations. Implications for Conservation. *Forestry*, 2009, vol. 82, iss. 5, pp. 529–539. Available at: <https://academic.oup.com/forestry/article/82/5/529/615826> (accessed 01.12.2009). DOI: 10.1093/forestry/cpp022
19. Scoffoni C. Modelling the Outside-Xylem Hydraulic Conductance: Towards a New Understanding of Leaf Water Relations. *Plant, Cell & Environment*, 2015, vol. 38, iss. 1, pp. 4–6. Available at: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/pce.12433> (accessed 22.08.2014). DOI: 10.1111/pce.12433
20. Tausz M., Bytnerowicz A., Arbaugh M.J., Wonisch A., Grill D. Multivariate Patterns of Biochemical Responses of *Pinus ponderosa* Trees at Field Plots in the San Bernardino Mountains, Southern California. *Tree Physiology*, 2001, vol. 21, iss. 5, pp. 329–336. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article/21/5/329/1650238> (accessed 01.03.2001). DOI: 10.1093/treephys/21.5.329
21. Woodruff D.R., Meinzer F.C. Water Stress, Shoot Growth and Storage of Non-Structural Carbohydrates Along a Tree Height Gradient in a Tall Conifer. *Plant, Cell & Environment*, 2011, vol. 34, iss. 11, pp. 1920–1930. Available at: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3040.2011.02388.x> (accessed 01.07.2011). DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02388.x
22. Zou J., Sun Y., Li L., Wang G., Yue W., Lu Z., Wang Q., Liu J. Population Genetic Evidence for Speciation Pattern and Gene Flow Between *Picea wilsonii*, *P. morrisonicola* and *P. neoveitchii*. *Annals of Botany*, 2013, vol. 112, iss. 9, pp. 1829–1844. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3838563/> (11.11.2013). DOI: 10.1093/aob/mct241

Received on February 01, 2018

---