

УДК 574:574.3:582.475.4

А.И. Видякин¹, С.Н. Санников², И.В. Петрова²¹Институт биологии КомиНЦ УрО РАН²Ботанический сад УрО РАН

Видякин Анатолий Иванович родился в 1948 г., окончил в 1973 г. Уральский лесотехнический институт, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Имеет более 100 научных работ по проблемам популяционной экологии, фенетики, феногеографии, селекции и семеноводства лесных древесных растений.
E-mail: les@aiv.kirov.ru



Санников Станислав Николаевич родился в 1929 г., окончил в 1952 г. Уральский лесотехнический институт, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН. Имеет более 200 научных работ в области популяционной генетики, экологии и географии древесных растений, лесной пирозологии и биогеоценологии.
E-mail: stanislav.sannikov@botgard.uran.ru



Петрова Ирина Владимировна родилась в 1954 г., окончила в 1979 г. Тюменский государственный университет, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, заместитель директора Ботанического сада УрО РАН. Имеет 149 научных публикаций в области популяционной генетики, экологии и географии лесных древесных растений.
E-mail: irina.petrova@botgard.uran.ru



МОРФОФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В БАССЕЙНАХ РЕК ЮГ И СЕВЕРНАЯ ДВИНА*

Изучена изменчивость фенотипических индексов шишек сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории водосборных бассейнов р. Юг и верхнего течения р. Северной Двины, а также на смежных водораздельных территориях. Установлено, что классовые частоты индексов шишек в пределах водосборного бассейна однородны, но статистически значимо отличаются от аналогичных рядов распределений на водоразделах.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, фенотипический индекс, географическая изменчивость.

Изучение структуры, дифференциации и границ природных популяций на различных уровнях их внутривидовой биохорологической интеграции – одна из основных проблем современной популяционной биологии [1, 17, 20]. Для древесных растений, в частности сосны обыкновенной, решение ее возможно на основе применения системы количественных феногеографических методов, позволяющих оценить хорологическую однородность и специфичность определенных признаков-маркеров и на этой основе выявить популяционную структуру вида [13]. При этом на первых этапах исследования, при использовании в качестве маркеров тщательно отобранных генетически детерминированных морфологических признаков, могут быть достаточно информативными методы фенотипического (особенно фенетического) анализа.

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (проект № 09-04-00177-а) и Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект №-П-4-1039).

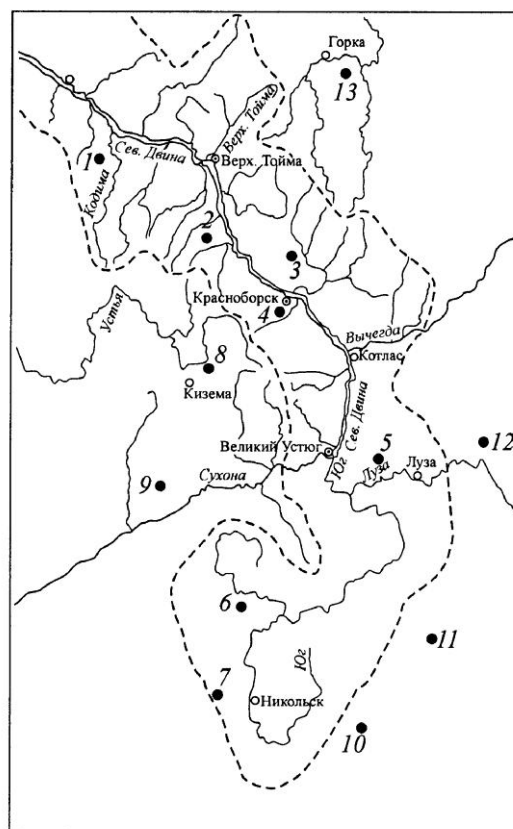
Ранее проведенные нами феногеографические исследования сосны обыкновенной на северо-востоке Русской равнины показали, что популяционно-хорологическая структура вида на этой территории представляет собой трехуровневую иерархическую систему, включающую локальные популяции, группы популяций, «миграционные комплексы групп популяций» [7–9]. Основными морфофенотипическими признаками-маркерами, дифференцирующими вид на группы популяций, являются аллометрические индексы формы шишек и формы апофизов семенных чешуй [4, 5]. Выявлено, что в подзонах южной и средней тайги, хвойношироколиственных лесов группы популяций формируются в пределах крупных возвышенностей и низменностей [7].

Возможно, существует взаимосвязь данного уровня интеграции представителей вида и с другими формами физико-географической структуры ареала, в частности с водосборными бассейнами крупных восточно-европейских рек, текущих в северном и северо-западном направлении, по которым происходит гидрохорная миграция семян хвойных древесных растений [14, 15].

Целью настоящей работы является изучение изменчивости, однородности и специфичности индексов шишек сосны обыкновенной в долинах водосборных бассейнов р. Юг, верхнего течения р. Северной Двины и на сопредельной с ними водораздельной территории.

Объекты и методы. Район исследований (см. рисунок) включает два геоморфологических региона: 1) водосборные бассейны р. Юг от ее истока до устья и р. Северная Двина от места слияния р. Сухона и Юг до пос. Верхняя Тойма; 2) прилегающие к ним заводораздельные сопредельные территории. В водосборные бассейны входит левобережная и правобережная часть суши вдоль этих рек, включающая все притоки, а также нижнее течение р. Сухона, Вычегда, Луза, имеющих большую протяженность и обширную гидрографическую сеть. Граница водосборного бассейна

Карта-схема расположения мест заготовки шишек сосны обыкновенной в водосборном бассейне р. Юг, верхнего течения р. Северная Двина и на сопредельной территории: ---- граница водосборного бассейна • – номер выборки и место ее заготовки (лесничество, участковое лесничество): 1 – Верхнетоемское, Кодимское; 2 – Красноборское, Черевковское; 3 – то же, Праводвинское; 4 – то же, Красноборское; 5 – Великоустюгское, Палемское; 6 – Кичгородецкое, Кичгородецкое; 7 – Никольское, Кемское; 8 – Устьянское, Киземское; 9 – Нюксеницкое, Бобровское; 10 – Вохомское, Пенемское; 11 – Опаринское, Паломницкое; 12 – Лальское, Аникинское; 13 – Выйское, Илешское



проведена по водоразделам, с которых берут начало все притоки р. Юг и р. Северная Двина, кроме Сухоны, Вычегды и Лузы. По лесорастительному районированию район исследований относится к средней подзоне тайги [11]. Объектом исследований являются коренные насаждения сосны 80–120-летнего возраста с полнотой не менее 0,5 и участием сосны в видовом составе не менее 60 %. В районе исследований заложено 13 пробных площадей, в том числе 7 на территории водосборных бассейнов и 6 – на сопредельной с ним территории (см. рисунок). На них собрано по 10 шишек с каждого из 70...80 деревьев.

У всех шишек измеряли длину (L) и максимальный диаметр (D); после этого их высушивали при температуре +50 °С [18] и готовили коллекцию семенных чешуй каждого дерева. В нее включали по две наиболее крупные семенные чешуи каждой из пяти шишек, вырезанные из их средней части с освещенной стороны. У каждой семенной чешуи с помощью окулярмикрометра измеряли длину передней (A_1) и задней (A_2) частей апофиза, ширину апофиза (B), а также высоту апофиза (H) штангенциркулем. На основании полученных данных для всех шишек каждого дерева вычисляли относительные индексы формы шишек (D/L), индекс формы апофиза семенной чешуи (H/B), индекс формы основания апофиза (B/A), индекс формы передней части апофиза (A_1/B), индекс расположения центра апофиза (A_1/A_2). Подробная методика измерения признаков и вычисления индексов изложена ранее [3].

Результаты и обсуждение. Анализ полученных данных показывает, что на территории водосборного бассейна пределы изменчивости средних значений аллометрических индексов выборок небольшие и составляют: по форме шишек 0,49...0,50, форме апофиза 0,39...0,44, форме основания апофиза 0,90...0,95, форме передней части апофиза 0,48...0,50, по расположению центра апофиза 0,77...0,82 (табл. 1).

Таблица 1

Средние значения и пределы изменчивости индексов шишек

№ вы-борки	Индекс формы				
	шишек	апофиза	основания апофиза	передней части апофиза	расположения центра апофиза
Водосборный бассейн					
1	0,50(0,40...0,58)	0,40(0,26...0,66)	0,93(0,73...1,19)	0,49(0,34...0,65)	0,82(0,57...1,26)
2	0,49(0,40...0,57)	0,41(0,24...0,63)	0,92(0,72...1,20)	0,49(0,33...0,69)	0,80(0,54...1,17)
3	0,49(0,45...0,58)	0,40(0,23...0,59)	0,91(0,72...1,26)	0,50(0,34...0,71)	0,80(0,51...1,16)
4	0,50(0,42...0,56)	0,42(0,25...0,65)	0,92(0,70...1,22)	0,49(0,33...0,69)	0,79(0,54...1,11)
5	0,49(0,41...0,57)	0,39(0,23...0,60)	0,95(0,75...1,25)	0,48(0,34...0,74)	0,80(0,57...1,22)
6	0,50(0,40...0,58)	0,41(0,25...0,64)	0,93(0,71...1,23)	0,48(0,34...0,72)	0,79(0,55...1,14)
7	0,49(0,40...0,54)	0,44(0,26...0,66)	0,90(0,66...1,19)	0,49(0,31...0,66)	0,77(0,54...1,07)
Сопредельная территория					
8	0,48(0,41...0,56)	0,39(0,23...0,69)	0,94(0,70...1,36)	0,47(0,33...0,69)	0,78(0,57...1,27)
9	0,46(0,37...0,52)	0,39(0,22...0,67)	0,95(0,75...1,22)	0,46(0,34...0,70)	0,77(0,56...1,26)
10	0,47(0,39...0,55)	0,35(0,22...0,55)	1,01(0,84...1,28)	0,42(0,27...0,58)	0,74(0,50...1,18)
11	0,47(0,39...0,55)	0,40(0,22...0,66)	0,90(0,72...1,20)	0,47(0,34...0,69)	0,72(0,57...0,98)
12	0,47(0,38...0,52)	0,42(0,25...0,71)	0,85(0,70...1,11)	0,53(0,36...0,68)	0,81(0,61...1,05)
13	0,50(0,43...0,59)	0,37(0,24...0,56)	0,96(0,76...1,18)	0,45(0,34...0,63)	0,74(0,52...1,08)

Пределы индивидуальной изменчивости средних значений индексов каждой выборки как в водосборном бассейне, так и на сопредельной с ним территории почти одинаковые. Аналогичные параметры изменчивости изучаемых индексов характерны для всей территории северо-востока Русской равнины.

Ранее установлено, что средние значения индексов варьируют в пространстве хаотично и не отражают популяционно-хорологическую дифференциацию вида [3–5]. Однако при одинаковых или очень близких средних значениях этих индексов выборки могут статистически значимо различаться по классовым частотам рядов распределений и характеризовать генетическую гетерогенность *Pinus sylvestris* на различных уровнях структурной биохорологической организации вида [6].

Для проведения такой оценки значения каждого изучаемого индекса каждого дерева той или иной выборки группировали по классам частот в соответствии с общепринятыми классовыми интервалами [10,12]. В итоге получены эмпирические распределения частот по индексам формы шишек (табл. 2) и другим изучаемым индексам.

Сравнительный анализ рядов распределений частот показал, что вся совокупность выборок в пределах водосборного бассейна по каждому индексу статистически однородна, так как вычисленные значения χ^2 [2] по индексу формы шишек равны 12,4, апофиза – 13,6, основания апофиза – 22,1, передней части апофиза – 21,8, индексу расположения центра апофиза семенной чешуи – 15,4 при $\chi^2_{05} = 28,9$.

Поэтому с помощью критерия χ^2 можно провести статистическую оценку достоверности различий данной совокупности с выборками № 8–13 сопредельных территорий. С этой целью для выборок с водосборного бассейна (№ 1–7) вычислены средние значения классовых частот по индексу формы шишек (табл. 2) и индексу расположения центра апофиза. Затем каждый полученный вариационный ряд с помощью критерия χ^2 [12] сравнивался с аналогичными данными каждой выборки сопредельной территории. Установлено, что различия между сравниваемыми вариантами статистически значимы (табл. 3).

Таблица 2

Частоты классов рядов распределений деревьев, шт.

№ выборки	Классы индекса формы шишек								Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Водосборный бассейн									
1	0	1	1	10	21	20	12	1	66
2	0	1	1	10	24	22	10	0	68
3	0	0	0	12	27	23	7	1	70
4	0	0	1	10	25	24	8	1	69
5	0	0	2	11	32	15	5	3	68
6	0	0	2	9	26	24	6	0	67
7	0	1	3	14	24	21	6	0	69
Всего	0	3	10	76	179	149	54	6	477
Среднее	0	0	2	11	26	21	8	1	69
Сопредельная территория									
8	0	0	10	20	21	14	5	0	70
9	2	3	15	18	25	7	0	0	70
10	0	1	10	22	28	8	2	0	71
11	0	3	6	25	19	15	1	0	69
12	0	1	7	19	27	15	1	0	70
13	0	0	1	5	17	25	14	5	67

Достоверность различий между выборками

Сравниваемые выборки	$\chi^2_{\text{факт}}$ по индексу	
	формы шишек	расположения центра апофиза
Вс – № 8	11,0	13,8
Вс – № 9	31,2	18,1
Вс – № 10	20,8	14,5
Вс – № 11	18,4	15,0
Вс – № 12	13,9	14,4
Вс – № 13	9,4	16,3

Примечания: 1. Вс – средняя выборка с водосборного бассейна. 2. Для числа степеней свободы $k = 2$ $\chi^2_{0,05} = 6,0$; $\chi^2_{0,01} = 9,2$; $\chi^2_{0,001} = 13,8$.

Так как оба индекса являются признаками-маркерами группового уровня структурной биохорологической организации сосны обыкновенной [7], можно предположить, что сравниваемые поселения вида в водосборном бассейне и на сопредельной с ним территории относятся к феногенетически различным группам популяций.

К факторам генетической общности популяций *P. sylvestris* в водосборных бассейнах можно отнести гидрохорную миграцию семян по течению рек. В настоящее время экспериментально доказана высокая плавательная способность семян многих хвойных [21]. На примере рек Карпат, юга Русской равнины, Урала и Сибири установлено быстрое гидрохорное распространение семян и расселение самосева сосны обыкновенной [14, 22]. Показано значительное сходство аллозимной структуры популяций вдоль русел рек и ее достоверные различия с водораздельными поселениями этого вида [16]. В целом на основе результатов настоящего фенотипического исследования, аллозимных исследований на Урале и в Предуралье, гипотезы гидрохории семян хвойных [15] можно предположить приоритетную роль рек в позднеплейстоценовой миграции популяций *P. sylvestris* и на северо-востоке Русской равнины. Вполне вероятно, что расселение могло происходить из южно- и среднеуральских рефугиумов на северо-запад в направлении Уфа – Ижевск – Киров [19].

На основании проведенных исследований можно сделать следующее заключение. По комплексу наиболее информативных фенотипических индексов-маркеров шишек, характеризующих групповой уровень хорологической дифференциации поселений *P. sylvestris*, популяции, произрастающие в пределах водосборных бассейнов р. Юг и Северная Двина, статистически однородны. Однако они достоверно отличаются от хорологически смежных поселений этого вида, расположенных за пределами водоразделов рек по индексам формы шишек и расположения центра апофиза семенной чешуи. Поэтому можно предположить, что массивы сосны обыкновенной, произрастающие на территории водосборных бассейнов изучавшихся рек, относятся к одной феногенетически однородной группе популяций, а непосредственно за водоразделами этих рек – к другой. Одним из наиболее вероятных ведущих факторов феногенетической интеграции популяций сосны на значительном протяжении бассейнов рек региона является гидрохорная миграция семян в позднем плейстоцене из рефугиумов Южного Урала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.:ИКЦ Академкнига, 2003. 431с.
2. Биометрия / Н.В. Глотов [и др.] Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 263 с.
3. Видякин А.И. Индексная оценка признаков популяционной структуры сосны обыкновенной // Лесоведение. 1991. № 1. С. 57–62.
4. Видякин А.И. Изменчивость формы шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части СССР // Лесоведение. 1991. № 3. С.45–52.
5. Видякин А.И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части России // Экология. 1995. № 5. С. 356–362.
6. Видякин А.И. Изучение популяционной структуры сосны обыкновенной на основе индексной оценки признаков генеративных органов // Методы популяционной биологии: материалы VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар 2004. Ч. 1. С. 35–37.
7. Видякин А.И. Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Хвойные бореальной зоны. 2007. Вып. 24, № 2–3. С.159–166.
8. Видякин А.И. Изменчивость формы семян в популяциях сосны обыкновенной на востоке Русской равнины // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н.И. Вавилова. 2009. № 11. С. 9–12.
9. Видякин А.И. Феногеография сосны обыкновенной на северо-востоке Русской равнины // Генетическая типология, динамика и география лесов России: докл. Всерос. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Б.К. Колесникова. Екатеринбург, 2009. С. 194–198.
10. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1979. 416 с.
11. Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.
12. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Наука, 1990. 352 с.
13. Санников С.Н., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 248 с.
14. Санников С.Н., Санникова Н.С. Гипотеза гидрохорного расселения популяций хвойных древесных растений // Экология, 2007. № 2. С. 83–87.
15. Санников С.Н., Санникова Н.С. Эскиз теории гидрохории некоторых видов хвойных // Докл. АН. 2007. Т. 418, № 2. С. 1–3.
16. Санникова Н.С., Санников С.Н. Гидрохория как фактор генетической интеграции и дифференциации популяций хвойных древесных растений // Хвойные бореальной зоны. 2007. Вып. 24, № 2-3. С. 297–302.
17. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
18. Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации: утв. Федер. службой лесн. хоз-ва России 11.01.2000. М., 2000. 197 с.
19. Феногенеогеография популяций сосны обыкновенной на Урале / Филиппова Т.В. [и др.]. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 123 с.
20. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.:Наука, 1980. 277 с.
21. Экспериментальное изучение плавательной способности семян хвойных / Егоров Е.В. [и др.] // Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. С. 33–37.
22. Экспериментальное изучение гидрохории семян *Pinus sylvestris* L. по течению реки / Санников С.Н. [и др.] // Там же. С. 38–42.

Поступила 25.04.11

A.I. Vidyakin¹, S.N. Sannikov², I.V. Petrova²

¹Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural division, Russian Academy of Science

²Botanical Garden, Ural division, Russian Academy of Science

Morphological Variability of Common Pine Populations in the Basins of the Yug and Northern Dvina Rivers

Phenotypic indices variability of the common pine cones in the basins of the Yug and Northern Dvina rivers and also on the adjacent watersheds has been studied. It has been established that class frequencies of cones indices inside the boundaries of the basins are homogenous but statistically they considerably differ from the analogous series of distribution on the watersheds.

Keywords: common pine, phenotypic index, geographic variability.
