

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВА СЕМЯДОЛЕЙ ЕЛИ В КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А.И. ВИДЯКИН,

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, лаборатория биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Киров

Ключевые слова: ель, семядоли, географическая изменчивость, группы популяций, пути миграции в голоцене.

Одной из кардинальных проблем современной популяционной биологии древесных растений является изучение популяционной структуры видов. От успешности ее решения во многом зависит дальнейший прогресс эволюционной систематики, микроэволюционного учения, охраны и рационального использования лесных генетических ресурсов [1, 2].

В большинстве исследований популяционно-хорологической структуры

вида доминировал фенотипический подход, связанный с использованием классического сравнительно-морфологического метода изучения географической изменчивости отдельного признака [3-9] или применением многомерного статистического анализа [10-13]. В результате широкомасштабных фенотипических исследований показана клинальная географическая изменчивость фенофона популяций главных лесообразующих видов. Но в

большинстве случаев не удалось выявить достоверные градиенты и границы между их смежными поселениями в непрерывном ареале.

Однако как показали наши исследования [14-16], при соблюдении определенных принципов и методов предварительного выбора в качестве маркеров популяционной структуры вида генетически детерминированных альтернативных признаков (фенов), индексов и достаточно высокой плотности выборок в исследуемой части ареала фенотипический анализ может быть вполне информативным при изучении внутривидовой хорологической структуры древесных растений. На этой методологической основе нами выделены признаки-маркеры популяционной структуры сосны обыкновенной, изучена их географическая изменчивость, выделены популяции и группы популяций на востоке европейской части России [15-17]. Было также показано, что среднее количество семядолей выборок в пределах определенных географических районов отличается относительно высокой стабильностью и специфичностью. Это позволило объединить выборки с идентичным числом семядолей в несколько смежных ареальных подразделений вида, каждое из которых включало то или иное количество групп популяций.

Согласно нашей гипотезе [18], данные подразделения, названные миграционными комплексами, могут отражать пути расселения вида в голоцене из ледниковых плейстоценовых рефугиумов. Если эта гипотеза верна, то и другие виды древесных растений, включая ель, должны иметь аналогичные миграционные комплексы, пространственное положение которых можно определить по специфичности географической изменчивости количества семядолей в выборках.

Цель и методика исследований

На основании изложенного целью наших исследований является изуче-

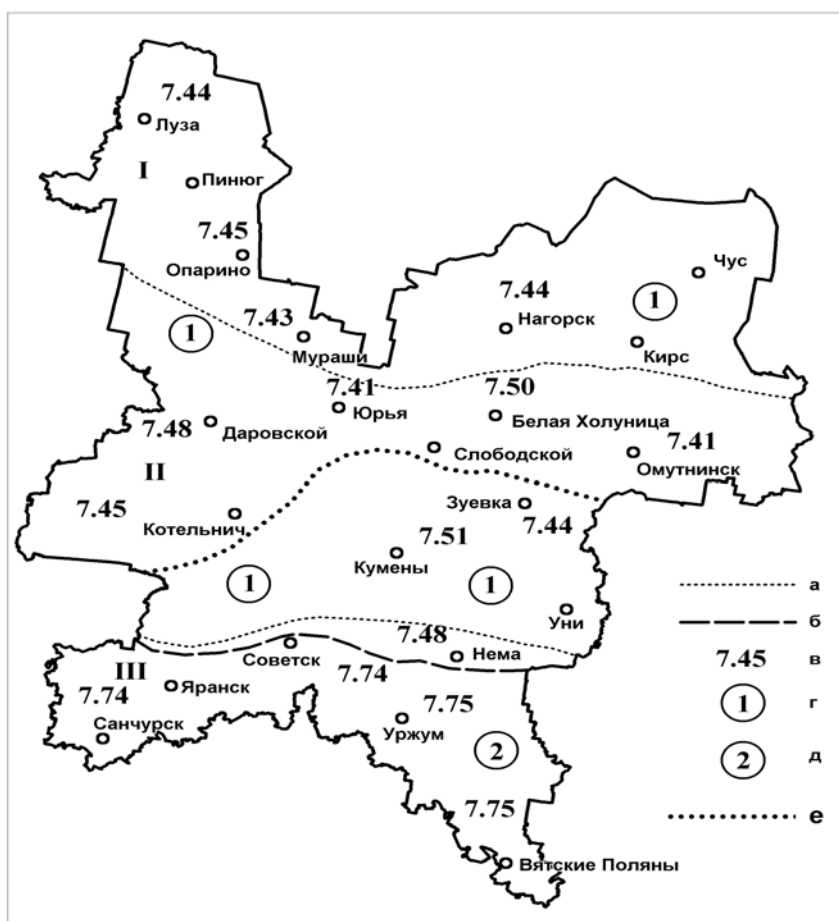


Рисунок. Карта-схема изменчивости количества семядолей ели в Кировской области: а – границы природных подзон, б – граница между группами популяций, в – среднее количество семядолей в выборке, г – северная группа популяций, д – южная группа популяций, е – южная граница распространения сплошного ледникового покрова в Днепровское оледенение, I – подзона средней тайги, II – подзона южной тайги, III – подзона широколиственных лесов

Fir, seed lobes, geographic variation, groups of populations, migration routs in the Holocene.

Таблица
Распределение всходов ели финской по количеству семян долей в выборках северной и южной групп популяций Кировской области

Место сбора семян (лесхоз, лесничество)	Количество всходов, шт. с числом семян долей							Среднее количество семян долей (M±m)
	5	6	7	8	9	10	всего	
Северная группа популяций								
Лузский, Лузское	1	43	112	115	31	0	302	7,44±0,050
Опаринский, Шадринское	1	48	105	133	28	1	316	7,45±0,050
Мурашинский, Мурашинское	1	25	103	76	18	4	227	7,43±0,058
Нагорский, Мулинское	0	27	88	71	23	1	210	7,44±0,060
Юрьянский, Великоорецкое	1	38	110	95	21	4	269	7,41±0,054
Белохолуницкий, Б. Холуницкое	0	37	78	79	27	6	227	7,50±0,066
Даровской, Даровское	1	23	86	91	15	3	219	7,48±0,061
Слободской, Шестаковское	2	30	118	102	31	2	285	7,48±0,052
Омутнинский, Струговское	1	47	145	108	32	5	338	7,41±0,049
Шабалинский, Раменское	3	41	100	95	25	8	272	7,45±0,060
Оричевский, Зоновское	3	35	145	120	30	5	338	7,46±0,047
Зуевский, Мухинское	3	41	94	84	23	10	255	7,44±0,053
Кумёнский, Возгалское	3	26	97	75	31	5	237	7,51±0,063
Нолинский, Кырчанское	2	31	81	86	24	3	227	7,48±0,062
Общее кол-во всходов, шт.	22	492	1462	1330	359	57	3722	7,45±0,056
Общее кол-во всходов, %	0,6	13,2	39,3	35,7	9,7	1,5	100	
Южная группа популяций								
Суводский, Первомайское	0	23	76	98	32	13	242	7,74±0,063
Уржумский, Буйское	3	13	94	92	46	9	257	7,75±0,061
Вятскополянский, В. Полянское	3	15	111	109	54	11	303	7,75±0,059
Санчурский, Санчурское	3	20	108	107	42	15	295	7,74±0,058
Общее кол-во всходов, шт.	9	71	389	406	174	48	1097	7,75±0,060
Общее кол-во всходов, %	0,8	6,5	35,5	37,0	15,8	4,4	100	

ние географической изменчивости количества семян долей ели, выявление районов специфичности и стабильности значений этого признака (градиентов), оценка возможности использования данного показателя в качестве маркера путей миграции вида в послеледниковый период.

Объектом исследований являются всходы ели, произрастающей в Кировской области. Данная территория, как известно, является зоной интродуктивной гибридной ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) [4, 19]. В связи с этим здесь произрастает гибридная так называемая ель финская (*Picea ? fennica* (Req.) Kom.) [9, 20, 21].

Шишки ели собирали на лесосеках (пробных площадях) со срубленных деревьев. Пробные площади размещались по территории Кировской области более или менее равномерно с учетом достижения максимально возможной пространственной плотности популяционных выборок. На каждой пробной площади собирали по 5 шишек с 70-90 деревьев. Шишки данной пробной площади объединяли и таким образом получали популяционный образец. Возраст деревьев ели составлял 100-120 лет. Долевое участие вида в составе древостоя было не менее 60%. Шишки каждого образца высушивали в термостате при температуре 40°C, затем из них извлекали семена, которые проращивали в специальном аппарате до появления и нормального развития семян долей. После этого у каждого всхода подсчитывали количество се-

мян долей и вычисляли средние значения признака в выборках, которые наносили на карту-схему Кировской области (рис.).

Результаты исследований

Среднее количество семян долей ели в районе исследований изменяется от 7,41 до 7,75 (рис.). При этом в большей части территории области, относящейся к подзонам средней и южной тайги, данный признак относительно стабилен. Он варьируется здесь в пределах 7,41-7,51, а среднее значение его составляет 7,45. Несмотря на значительное улучшение природно-климатических условий, наблюдающееся при продвижении с севера на юг от подзоны средней тайги к южной, климатической географической изменчивости признака в широтно-зональном направлении на данной части ареала вида не существует. Нет ее и в меридиональном направлении (рис.).

Резкое увеличение количества семян долей (до 7,74-7,75) наблюдается на границе южной тайги и подзоны хвойно-широколиственных лесов. Данное значение признака характерно для всех выборок, находящихся южнее этой границы (рис.). Таким образом, среднее количество семян долей в пределах определенных географических районов отличается сравнительно высокой стабильностью. Это позволило провести границу между районами со специфичными значениями признака (рис.) и объединить все выборки в две группы популяций: северную и южную (табл.).

Из таблицы видно, что количество

семян долей в районе исследования изменяется от 5 до 10. Во всех рядах распределения признака наиболее часто встречаются всходы с 7 и 8 семян долями. Долевое участие их в выборках северной и южной групп популяций примерно одинаковое и составляет соответственно 75,0 и 72,5%. По другим классам частоты выборок из северной и южной групп популяций значительно различаются. Так, в северной группе популяций количество всходов с 6 семян долями составляет 13,2%, в южной - 6,5%, а с 9 и 10 семян долями соответственно 11,2 и 20,1%.

Однако объективность проведенной группировки выборок в ареальные совокупности особей необходимо проверить с помощью соответствующего статистического анализа. Для этого на основании данных таблицы проведена оценка однородности частот выборок в каждой группе популяций и сравнение достоверности различия их по

[22]. Анализ показал, что они од-

нородны, так как в северной группе популяций $\chi^2_{экс.} = 73,85$; $\chi^2_{0,05} = 84,80$; в

южной - $\chi^2_{экс.} = 15,24$; $\chi^2_{0,05} = 25,00$.

Это является основанием для сравнения групп популяций между собой. С этой целью использованы суммарные классовые частоты рядов распределения (см. графы табл. "Общее количество семян долей"). Расчеты показали, что северная и южная группы популяций статистически значимо различаются между собой ($\chi^2_{экс.} = 98,53$; $\chi^2_{0,001} = 20,50$).

Таким образом, в отличие от существующего мнения о наличии климатической широтной и меридиональной изменчивости количества семян долей у ели [4, 23-25], наши исследования показали, что данный признак варьируется дискретно и поэтому может являться маркером популяционно-хорологической структуры вида.

Если исходить из ранее высказанной гипотезы [18] о географической специфичности и стабильности количества семян долей у сосны обыкновенной как показателя путей миграции вида в голоцене из ледниковых плейстоценовых рефугиумов и его универсальности по отношению к другим древесным растениям, то каждая из двух групп популяций может представлять собой миграционные комплексы, сформировавшиеся в процессе послеледникового расселения вида. Такое предположение представляется вполне логичным по следующим причинам.

В период максимального (Днепровского) оледенения большая часть района исследования была покрыта сплошным ледником (рис.), а к юго-востоку от его окраины находилась пе-

ригляциальная зона [26], в связи с чем в это время в регионе исследованных древесных растений не было, в том числе и ели. Сюда они могли мигрировать в межледниковые эпохи и в голоцене из близлежащих рефугиумов. С учетом границы максимального оледенения (рис.) к западу и юго-западу от района исследования по причине наличия мощного ледового покрова, распространившегося далеко на юг, ель сохраниться не могла. Не было ее и к югу, так как здесь располагалась перигляциальная зона, примыкавшая к окраине ледника.

Следовательно, в район исследований ель могла мигрировать только с юго-востока, то есть со стороны Среднего и Южного Урала. Известно, что этот район сплошному оледенению не

подвергался [27]. О произрастании здесь древесных растений в плейстоцене и начале голоцена свидетельствуют литературные данные [28-30]. Таким образом, выделенные нами группы популяций могут представлять пути расселения ели в послеледниковый период из рефугиумов Южного и Среднего Урала.

Выводы

На основании проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1. Количество семян ели на территории Кировской области изменяется дискретно.

2. В пределах определенных географических районов средние значения количества семян специфичны и

относительно стабильны.

3. В Кировской области произрастают две смежные группы популяций ели, статистически значимо различающиеся по количеству семян и, вероятно, представляющие собой части миграционных комплексов, отражающих пути миграции вида в голоцене из ледниковых плейстоценовых рефугиумов Среднего и Южного Урала.

Результаты исследований, полученные для ограниченной части ареала ели, свидетельствуют о целесообразности проведения широкомасштабного изучения географической изменчивости количества семян в пределах всей территории европейской части России и Урала с целью выявления плейстоценовых рефугиумов и путей миграции вида.

Литература

- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург : УрО РАН, 2003. 248 с.
- Путенихин В. П., Шигапов З. Х., Фарушкина Г. Г. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье. М. : Наука, 2005. 180 с.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость. Внутривидовая систематика и селекция. М. : Наука, 1964. 190 с.
- Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М. : Наука, 1975. 200 с.
- Мамаев С. А. Некоторые вопросы формирования популяционной структуры вида древесных растений // Экология. 1970. № 1. С. 39-49.
- Морозов Г. П. Фенотипическая структура популяций ели в подзоне южной тайги : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 18 с.
- Мамаев С. А., Попов П. П. Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). М. : Наука, 1989. 104 с.
- Попов П. П. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири // Лесоведение. 1999. № 1. С. 68-73.
- Попов П. П. Ель европейская и сибирская. М. : Наука, 2005. 231 с.
- Кравцов Б. А., Милютин Л. И. Анализ популяций с помощью многомерных методов // Журнал общей биологии. 1985. № 4. С. 557-564.
- Чернодубов А. И. Изменчивость морфолого-анатомических признаков сосны обыкновенной в островных борах юга Русской равнины // Лесоведение. 1994. № 2. С. 28-36.
- Путенихин В. П. Фенотипический анализ ели сибирской на Южном Урале: популяционная структура // Лесоведение. 1997. № 6. С. 37-49.
- Путенихин В. П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2000. 48 с.
- Видякин А. И. Индексная оценка признаков популяционной структуры сосны обыкновенной // Лесоведение. 1991. № 1. С. 57-62.
- Видякин А. И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части России // Экология. 1995. № 5. С. 356-362.
- Видякин А. И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. 2001. № 3. С. 197-202.
- Видякин А. И. Популяционная структура сосны обыкновенной – основа генетико-селекционного улучшения вида // Генетико-селекционные основы улучшения лесов : сб. науч. трудов НИИЛГиС, 1999. С. 6-21.
- Видякин А. И., Глотов Н. В. Изменчивость количества семян ели у сосны обыкновенной на востоке Европейской части России // Экология. 1999. № 3. С. 170-176.
- Овечкин С. М. Формовое разнообразие ели и его лесокультурная оценка в условиях Кировской области : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Ленинград, 1986. 20 с.
- Комаров В. Л. Класс хвойные (Coniferales) // Флора СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 130-195.
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л. : Наука, 1978. 187 с.
- Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л. : Изд-во ЛГУ, 1982. 263 с.
- Сукачев В. Н. Лесные породы, систематика, география и фитосоциология их, ч. 1 : Хвойные, вып. 1. М. : Новая деревня, 1928. 80 с.
- Чжан Ши-Цзюй. Варьирование числа семян ели в связи с ее географическим происхождением и формовым разнообразием // Лесоведение. 1969. № 2. С. 79-81.
- Шутяев А. М. Изменчивость числа семян ели у всходов сосны и ели // Лесоведение. 1979. № 3. С. 56-62.
- Природа Кировской области. Киров, 1967. 400 с.
- Вульф Е. В. Историческая география растений. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1944. 546 с.
- Горчаковский П. Л. История развития растительности Урала. Свердловск : Свердловское кн. изд-во, 1953. 144 с.
- Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Труды Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР. 1969. Вып. 66. 286 с.
- Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М. : АН СССР, 1957. 404 с.