

С.Н. Велисевич, Е.А. Петрова, О.Г. Бендер, А.П. Зотикова

**ФОРМИРОВАНИЕ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ
СОСНЫ КЕДРОВОЙ СИБИРСКОЙ
(*PINUS SIBIRICA* DU TOUR)
В ЗАБОЛОЧЕННЫХ ЭКОТОПАХ
ЮГА ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ**

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 06-04-49065а.

Аннотация. В экотопах, интегрированных в единый лесоболотный экологический профиль, исследовалась структура ценопопуляций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) по комплексу морфологических, молекулярно-генетических и физиологических признаков. Результаты свидетельствуют о связи генетической структуры ценопопуляций с влажностью и трофностью почвы – основных факторов, формирующих лесорастительные условия в зоне контакта леса и болота.

Ключевые слова: структура популяций, ценопопуляция, экологическая амплитуда, экотоп.

Одной из ключевых проблем популяционной биологии древесных растений является вопрос о фенотипической и генотипической дифференциации природных популяций на различных биохорологических уровнях – от ценопопуляционного до макрорландшафтного. В большинстве предшествующих исследований преобладал односторонний подход – либо фенотипический [1–4], либо популяционно-генетический [5–8], как правило, без связи с гетерогенностью факторов среды. Объединяющие эти два подхода комплексные исследования, проведенные на примере сосны обыкновенной в южной части лесной зоны Западной Сибири [9], показали, что между смежными суходольными и болотными субпопуляциями этого вида наблюдается выраженная фенотипическая и генотипическая дифференциация.

Характер влияния формирующих экологических факторов на структуру протяженных популяций в данной работе специально не рассматривался, однако было показано, что в пределах ареала *Pinus sylvestris* на фоне общей относительно слабой генетической подразделенности суходольных «фоновых» популяций существует выраженная феногенетическая дивергенция в региональных экстремальных болотных местообитаниях, что свидетельствует об актуальности исследований популяционных процессов в лесоболотных экотонах.

В отличие от сосны обыкновенной, характеризующейся максимальной для хвойных бореальной зоны Евразии экологической амплитудой и способностью поселяться в экстремально сухих или переувлажненных местообитаниях, сосна кедровая сибирская не образует столь протяженного экологического ряда по фактору влажности почвы. Тем не менее в таежной зоне Западной Сибири этот вид играет эдификаторную роль при формировании ценопопуляций в разнообразных по влажности экотопах и является типичным представителем заболоченных экосистем.

Исследования механизмов формирования популяций в зоне контакта леса и болота особую значимость приобретают с эволюционной точки зрения, поскольку именно здесь наиболее отчетливо выражена непрерывная динамика границ фрагментов популяций, обусловленная цикличностью болотообразовательного процесса и климата в целом.

Целью исследования был сравнительный комплексный анализ ценопопуляций сосны кедровой сибирской вдоль лесоболотного экологического профиля для выявления закономерностей формирования фенотипической и генотипической структуры насаждений этого вида, обусловленной клинальным изменением влажности почвы. Основным подходом при проведении данных исследований было сочетание морфологических, физиологических и генетических методов.

Объекты и методы

Лесоболотный экологический профиль был заложен в северной части междуречья Оби и Томи, на правом берегу болота Таган (южная подзона тайги Западной Сибири). Перепад высот между верхней и нижней точками профиля составляет около 40 м, расстояние – 2,2 км. Выделены 8 местообитаний, характеризующих последовательную смену экологических ступеней по градиенту влажности почвы.

В верхней точке профиля (ПП 1; кедровник мелкотравный, 5КЗП1Е1Б+С, III бонитет), располагающейся на легких суглинистых почвах водораздельного плато, в горизонте концентрации основной массы корней в засушливые периоды лета формируется слой иссушения, вследствие чего деревья испытывают сезонную нехватку влаги.

Оптимальный режим увлажнения и довольно высокая трофность почвы в средней части склона (ПП 2; пихтач папоротниковый, 6ПЗК1, III бонитет) создают благоприятные условия для роста всех хвойных видов и сосны кедровой в том числе. Однако повышенная возобновительная способность пихты в этих условиях приводит к ее доминированию в первом ярусе древостоя, на долю сосны кедровой приходится не более 30%.

Пробная площадь № 3 в нижней части склона (кедровник кустарничково-зеленомошный; 7К1Е1Б1П+Ос, III бонитет) занимает центральное место на профиле. Здесь наиболее ярко выражены позиции кедра как эдификатора. Кедровники зеленомошные являются наиболее устойчивыми в кедровой формации, поскольку успешно возобновляются главной породой и длительное время прочно удерживают занимаемые территории. Возобновление кедра и образование новых поколений происходит непрерывными волнами, а количество подраста значительно превышает необходимую долю среди других темнохвойных пород для сохранения эдификаторной роли сосны кедровой [10].

В кедровой согре (ПП 4; кедровник травяно-болотный, 7К2Е1Б+П, III бонитет) почвы большую часть года избыточно увлажнены вследствие выхода на поверхность грунтовых вод, однако при этом очень богаты, т.к. состоят из хорошо разложившегося торфа. Специфика согры – кочковато-бугристый микрорельеф и хорошо развитый богатый по видовому составу травяно-кустарничковый покров, состоящий из смеси болотных и лесных растений.

Возобновление в лесах этого типа удовлетворительное, однако развитие подраста сосны кедровой во многом зависит от микроусловий экотопа и климатических циклов, определяющих уровень грунтовых вод.

Сосново-кедровая грива на береговом валу (ПП 5; сосняк брусничный, 6С4К, IV бонитет) располагается на бедных подзолисто-глеевых почвах с признаками сезонного подтопления. В южно-таежных лесах этого типа количество подраста кедров может достигать максимальных значений, однако из-за бедности экотопа он развивается плохо и уступает в конкуренции подросту сосны обыкновенной [11].

Микрорельеф сосняка осоково-сфагнового в краевой части русла болота Таган (ПП 6; 4СЗКЗБ, Va бонитет) представлен сочетанием высоких осоковых кочек и валежника. Корневые системы деревьев расположены преимущественно в этих микроповышениях и лишь частично проникают в минеральный грунт. Грунтово-болотные воды выходят на поверхность, так что в целом условия для роста деревьев здесь весьма неблагоприятны. Кроме того, развитие деревьев в значительной мере зависит от объема микроповышений и колебания сухих и влажных климатических циклов [10, 12].

Болотные острова (ПП 7; кедровник кустарничково-травяно-сфагновый, V бонитет) представляют собой сочетание микроповышений неопределенной формы и глубоких провалов, замаскированных переплетением корней. На микроповышениях под торфянистой подстилкой и слоем частично разложившегося сфагнома находится оглеенная супесь, ниже которой на глубине 40–70 см – оглеенный тиксотрофный песок. Корни деревьев ограничены в росте из-за близости воды и бедности почвенного субстрата.

Сосняк сфагновый (ПП 8; 9С1Б+К, Vб бонитет) с рямовой формой сосны кедровой и сосны обыкновенной расположен в центральной части верхового болота. Мощность торфяной залежи здесь составляет не менее 3,5 м [12].

В качестве почвенного субстрата деревья используют гниющие стволы упавших деревьев и сфагновый очес. Условия жизнедеятельности и воспроизводства сосны кедровой здесь наиболее экстремальные по профилю, хотя у большинства исследованных деревьев на побегах отмечено наличие женских и мужских генеративных органов.

Лесорастительные условия ценопопуляций охарактеризованы по напочвенному покрову в системе экологических шкал Л.Г. Раменского [13] (рис. 1). Пробные площади, представляющие последовательную смену местообитаний по фактору влажности почвы, логично располагаются по шкале «увлажнения». Максимальным почвенным богатством характеризуется согра (ПП 4), минимальным – рям (ПП 8).

Ход развития каждого дерева был восстановлен с помощью метода ретроспективного изучения органогенеза побегов по следам на коре от опавших органов – брахибластов, ауксибластов, женских и мужских стробилов [14]. Интенсивность транспирации определяли в хвое второго года жизни методом быстрого взвешивания [15] с уточнениями для хвойных [16]. Содержание воды в хвое определяли термовесовым методом, высушивая пробы до постоянной массы при температуре 100–105°C. Расчет оводненности производили на сырую массу листьев. Водный дефицит определяли как разность между

наибольшим содержанием воды в состоянии насыщения и содержанием воды в момент определения [17].

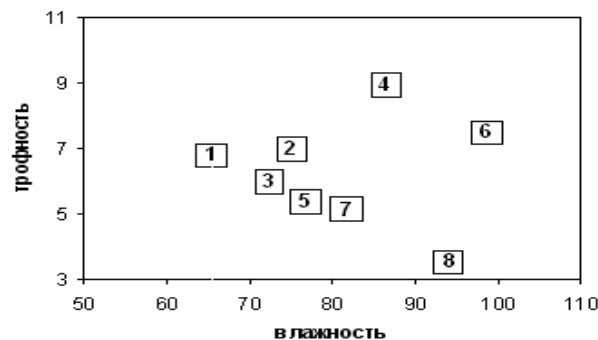


Рис. 1. Лесорастительные условия пробных площадей (номера в квадратах) в системе экологических координат «увлажнение – богатство» по шкале Л.Г. Раменского. По оси абсцисс – степени увлажнения, по оси ординат – степени богатства

Индивидуальные генотипы деревьев устанавливали по результатам электрофореза изоферментов вегетативных тканей (почек) в крахмальном геле. Экстракцию изоферментов, электрофоретический анализ, гистохимическое окрашивание и идентификацию полученных генотипов проводили согласно стандартным методикам с незначительными модификациями [18–20]. На основании многолокусных генотипов модельных деревьев с помощью компьютерной программы GenAlEx V.5 [21] определяли частоту встречаемости аллельных вариантов в различных ценопопуляциях, долю полиморфных локусов по критерию P_{99} , рассчитывали наблюдаемую (H_o) и ожидаемую в предположении равновесия Харди–Вайнберга (H_e) гетерозиготность и F-статистики [22], а также проводили многомерный анализ аллельных частот с помощью метода главных компонент. Для определения связи многомерных характеристик аллельного разнообразия (1-й и 2-й главных компонент) и показателей трофности и влажности почв ранговый коэффициент корреляции Спирмена был рассчитан в пакете Statistica 6.0 [23].

Результаты и обсуждение

Активность репродуктивных процессов у деревьев лесоболотного профиля оценивалась по результатам анализа структуры генеративных побегов. Как известно, годичный женский побег у исследуемого вида состоит из двух элементарных – весеннего и летнего, которые различаются не только по срокам заложения и роста, но и по функциональному назначению. Основная роль летнего побега состоит в формировании дополнительной мутовки ветвей, весеннего – фотосинтезирующей хвои и шишек. Само наличие летнего побега, доля его метамеров в структуре годичного побега, а также активность за-

ложения шишек и их сохранность в процессе созревания являются основными признаками, характеризующими успешность генеративного развития деревьев. Как показывает анализ полученных результатов, максимальных значений эти признаки достигают в оптимальных лесорастительных условиях – в разнотравных и зеленомошных типах леса (ПП 2, 3 и 4) (рис. 2). Минимальное заложение шишек наблюдается в наиболее заболоченных местообитаниях (ПП 6 и 8) и с недостаточным увлажнением в летние месяцы (ПП 1). В структуре мужских побегов, состоящих из одного элементарного весеннего побега, наблюдается та же закономерность: соотношение брахибластов и микростробилов, характеризующее активность генеративных процессов, существенно изменяется в зависимости от условий произрастания. Выраженный сдвиг в генеративную сторону мы наблюдаем у деревьев кедровника кустарничково-зеленомошного (ПП 3), у которых микростробилы составляют более половины от суммы всех органов. Минимальные значения этого признака зафиксированы у деревьев нижней части профиля (ПП 6 и 8).

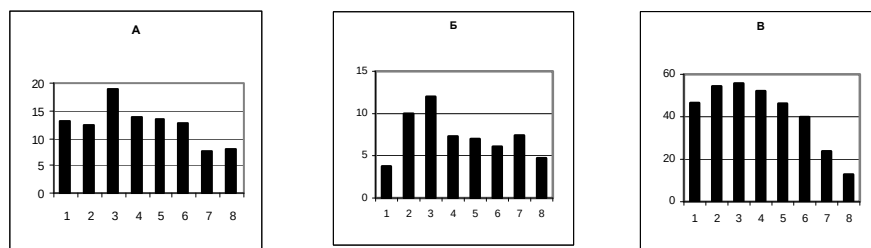


Рис. 2. Признаки генеративного развития побегов у деревьев лесоболотного экологического профиля: А – доля метамеров летнего побега; Б – доля шишек на женских побегах; В – доля микростробилов на мужских побегах.

По оси абсцисс – номера пробных площадей

Одной из важных физиологических характеристик состояния растений в условиях изменения влажности почвенного субстрата является их водный режим. Традиционными методами его оценки служат интенсивность транспирации и содержание различных форм воды. Транспирация характеризует активность поглощения воды, подъема ксилемного сока, регуляцию водного и температурного режимов растений. Результаты исследования показали, что максимальная транспирация наблюдается в сосняке сфагновом (ПП 8), а минимальные значения, напротив, зафиксированы у деревьев в верхней части профиля (рис. 3). Одними из вероятных объяснений этого могут быть погодные условия очень влажного 2007 г., вследствие чего на суходольных пробных площадях запас влаги в почве не лимитировал транспирацию. Этим же мы объясняем отсутствие зависимости транспирации от температуры и влажности воздуха во всех ценопопуляциях, но при этом ее тесную связь с освещенностью у деревьев разреженных древостоев нижней части профиля (ПП 6–8; $r = +0,77 - 0,80$).

Вода в растениях находится в двух формах – свободной и связанной. Свободная вода достаточно подвижна и отвечает за успешное протекание физиологических процессов. Связанная вода обладает большой плотностью, трудно замерзает, труднее испаряется, удерживается в клетках за счет осмоса и коллоидов протоплазмы и отвечает за устойчивость растений к неблагоприятным внешним факторам. Исследования ценопопуляций лесоболотного профиля (рис. 4) показали, что максимальный водный дефицит испытывала хвоя деревьев яряма (ПП 8).

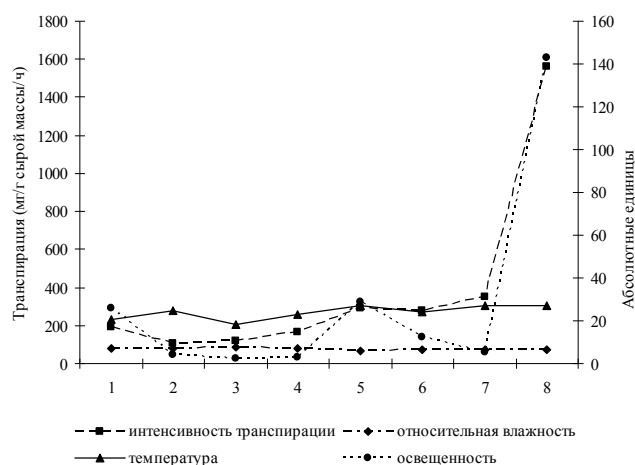


Рис. 3. Зависимость интенсивности транспирации от относительной влажности (%), температуры (°C) и освещенности (тыс. лк.). По оси абсцисс – номера пробных площадей

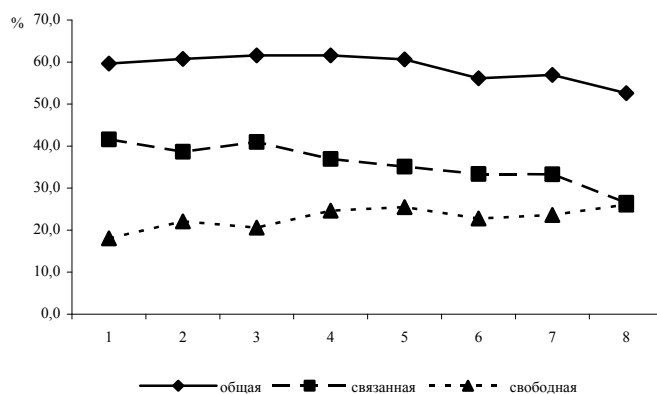


Рис. 4. Содержание различных форм воды в хвое деревьев лесоболотного экологического профиля, %. По оси абсцисс – номера пробных площадей

Поскольку всасывающая активность корней во многом зависит от температуры воды, окружающей корни (при этом температура в торфянике на глубине 25 см обычно не превышает $0,5^{\circ}$ [12]), можно предположить, что высокий водный дефицит в этом случае связан с усиленной транспирацией на фоне слабого поглощения воды в солнечные дни. Количество свободной воды в растениях растет параллельно с увеличением влажности почвы, при этом фракция связанной воды уменьшается. Изменяются также соотношения этих двух форм: в ценопопуляциях верхней части профиля (ПП 1–3) наблюдается двукратное превышение доли свободной воды, в самой нижней точке профиля (ПП 8) доли свободной и связанной воды уравновешены, что свидетельствует о большей лабильности физиологических реакций и адаптированности растений в условиях избыточной влажности почвы.

Установлены генотипы модельных деревьев лесоболотного профиля по 21 локусу, кодирующему 14 ферментных систем. Основные показатели генетического полиморфизма приведены в таблице. Доля полиморфных локусов была максимальна в выборках деревьев верхней части профиля (ПП 1–3), а также деревьев на береговом валу (ПП 5). Более низкая доля полиморфных локусов была отмечена в выборках кедровой согры (ПП 4), в более старшем по возрасту островном кедровнике (ПП 7) и в ценопопуляции верхового болота (ПП 8). Последняя оказалась генетически наиболее обедненной.

Генетический полиморфизм ценопопуляций

Ценопопуляция	1	2	3	4	5	7	6	8
$P_{99}, \%$	52,38	52,38	52,38	47,62	52,38	42,86	47,62	33,33
H_e	0,109	0,126	0,123	0,135	0,120	0,111	0,118	0,089
H_o	0,111	0,112	0,110	0,091	0,119	0,115	0,100	0,092

Более полное представление о генетическом полиморфизме выборок дает анализ аллельных частот. Например, ценопопуляции средней части профиля (ПП 2 и 3) выделяются наличием редких аллелей по локусам *Adh-1*, *Fdh*, *6Pgd-2* и *Pgi-2*. Деревья кедрового острова (ПП 7) и заболоченного сосняка осоково-сфагнового (ПП 6) были гомозиготны по локусу *Got-2*, поскольку в этих ценопопуляциях отсутствовал аллельный вариант, альтернативный наиболее часто встречающемуся по данному локусу. У деревьев ряма на верховом болоте (ПП 8) не обнаружено полиморфизма по локусам *Fdh* и *Sod-3*.

По нашим данным, минимальная наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготность была в выборке деревьев ряма (ПП 8). Это еще раз подтверждает сделанное выше заключение о генетической обедненности этой ценопопуляции. На смежных участках в краевой части русла болота (ПП 5 и 6) более высокие показатели H_o и H_e характерны для деревьев, произрастающих в более благоприятных условиях (на гриве, ПП 5), что также свидетельствует об относительно пониженном генетическом полиморфизме ценопопуляций сосны кедровой в заболоченных местообитаниях. Группа деревьев, растущих на острове (ПП 7), характеризуется сложной возрастной структурой.

рой благодаря участию в ее составе «деревьев-долгожителей»; наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность была здесь выше среднего значения по профилю. Это позволяет предположить, что относительно высокая гетерозиготность по аллозимным локусам способствовала увеличению продолжительности онтогенеза этих деревьев благодаря адаптации к условиям периодического затопления болотных островов и повышенного увлажнения почвы в целом.

Следует отметить также, что максимальным генным разнообразием (H_e) характеризовалась ценопопуляция кедровой согры (ПП 4). Вероятно, специфические условия произрастания – сочетание повышенной влажности и максимального, относительно других выборок лесоболотного профиля, почвенного богатства – способствовали поддержанию высокого уровня генетического разнообразия сосны кедровой сибирской.

Генетическая подразделенность ценопопуляций лесоболотного экологического профиля, т.е. доля генетической изменчивости между выборками, согласно рассчитанному показателю F_{ST} , составляет 2,1% общей генетической изменчивости.

Результаты многомерного анализа аллельных частот по изоферментным локусам с помощью метода главных компонент представлены на рис. 5. Наблюдаемое распределение ценопопуляций в плоскости первых двух компонент можно связать с особенностями их лесорастительных условий, охарактеризованных по шкале Л.Г. Раменского в системе экологических координат «увлажнение – богатство» (см. рис. 1). Первая главная компонента, объясняющая около 43% общей генотипической изменчивости, максимально дифференцирует выборки сосны кедровой сибирской из кедровника зеленомошного (ПП 3) и кедровой согры (ПП 4); именно эти ценопопуляции наиболее различаются по почвенному богатству.

Для оценки связи генетической изменчивости и трофности почв использовали координаты ценопопуляций на первой компоненте (как аспекта комплексной характеристики аллельного разнообразия) и показатели содержания гумуса в исследованных почвенных образцах. По нашим данным, эти показатели связаны между собой (коэффициент ранговой корреляции Спирмена 0,83, $p \leq 0,05$), следовательно, распределение выборок по первой компоненте может быть обусловлено почвенным богатством экотопов.

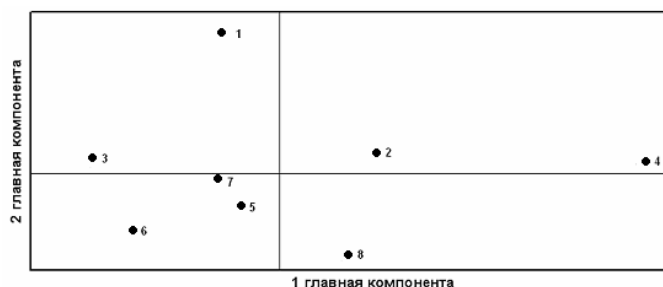


Рис. 5. Распределение ценопопуляций лесоболотного экологического профиля в плоскости главных компонент. Цифрами обозначены номера пробных площадей

Вторая главная компонента объясняет около 24% генетической изменчивости по аллозимным локусам. Согласно полученным результатам (рис. 5) ценопопуляции в наиболее заболоченных экотопах (ПП 6 и 8) характеризуются минимальными значениями координат этой главной компоненты. Выборка из кедровника мелкотравного (ПП 1), представляющая собой начало профиля, а также выборки верхней части профиля (ПП 2, 3 и 4) располагаются в области положительных значений второй главной компоненты. Корреляционный анализ не показал достоверной связи между определенной в лабораторных условиях влажностью почв и координатами выборок на этой компоненте. Однако логика отбора модельных ценопопуляций, слагающих профиль, а также полученные оценки влажности местообитаний по шкале Раменского дают возможность говорить о связи распределения ценопопуляций по второй главной компоненте со степенью увлажнения местообитаний сосны кедровой сибирской в исследуемом лесоболотном экотоне.

Таким образом, установленные нами факты позволяют трактовать результаты многомерного анализа аллозимных частот, т.е. распределение ценопопуляций в плоскости полученных главных компонент, в связи с характеристиками лесорастительных условий – влажностью и трофностью почвы. Это свидетельствует о зависимости внутренней организации генетической структуры протяженной популяции сосны кедровой сибирской, которую представляет собой лесоболотный профиль, от сочетания этих двух факторов, рассматриваемых как лимитирующие рост растений.

Литература

1. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 178 с.
2. Мамаев С.А. Некоторые вопросы формирования популяционной структуры вида древесных растений // Экология. 1970. № 1. С. 39–49.
3. Попов П.П. Популяционная структура ели сибирской в зоне интрогрессивной гибридизации с елью европейской // Лесоведение. 1991. № 5. С. 26–32.
4. Путенихин В.П. Лиственница Сукачева на Южном Урале (изменчивость популяционной структуры и сохранение генофонда). Уфа: УНЦ АН СССР, 1993. 195 с.
5. Bergmann F. Genetic distance between populations. Determining the genetic distance between European populations of isozyme gene frequencies // Silv. Genet. 1974. Vol. 23. P. 28–32.
6. Mitton J.B. Selection in natural populations. Oxford; N.Y.: Oxford Univ. press, 1997. 240 p.
7. Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П. Межвидовая генетическая дифференциация кедровых сосен Евразии по изоферментным локусам // Генетика. 1990. Т. 26, № 4. С. 694–707.
8. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е., Силин Е.А. Генетическая структура, изменчивость и дифференциация в популяциях *Pinus sibirica* Du Tour // Генетика. 1992. Т. 28, № 10. С. 114–128.
9. Санников С.Н., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.
10. Бех И.А., Данченко А.М., Кибич И.В. Сосна кедровая сибирская. Томск: ТГУ, 2004. 160 с.
11. Бех И.А., Воробьев В.Н. Потенциальные кедровники // Проблемы кедра. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1998. Вып. 6. 123 с.
12. Платонов Г.М. Болота северной части междуречья Оби и Томи // Заболоченные леса и болота Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 65–95.

13. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
14. Воробьев В.Н., Воробьева Н.А., Горошкевич С.Н. Рост и пол кедров сибирского. Новосибирск: Наука, 1989. 167 с.
15. Иванов Л.А., Силина А.А., Цельникер Ю.Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Ботан. журн. 1950. Т. 35, № 2. С. 171–185.
16. Абрашко В.И. Сравнительные исследования водного режима древостоев ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 118–127.
17. Починок Х.Р. Методы биохимического анализа растений. Киев: Наукова думка, 1976. С. 318–325.
18. Cheliak W.M., Pitel J.A. Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species. Information Report PI-X-42. Ottawa: Canadian Forestry Services, 1984. 49 p.
19. Политов Д.В. Аллозимный полиморфизм, генетическая дифференциация и система скрещивания сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour: Дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т общей генетики АН СССР, 1989. 189 с.
20. Manchenko G.P. Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels. CRC Press, Inc., USA, 1994. 574 p.
21. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Canberra, Australia: Australian National University, 2001. <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx>
22. Wright S. Evolution and the genetics of population. variability within and among natural populations. Chicago; Illinois: University of Chicago Press, 1978.
23. StatSoft I. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 1998.