

ВЛИЯНИЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗОЛЯЦИИ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИЙ КЕДРА СИБИРСКОГО ПО ФОРМЕ СЕМЕННОЙ ЧЕШУИ

В статье проанализирована фенетическая структура интродукционных и естественных популяций по типу апофиза семенной чешуи. Выявлено высокое формовое разнообразие интродукционного насаждения. Предположено, что это проявляющееся в фенотипе разнообразие обусловлено дрейфом генов и эффектом основателя. Рекомендовано использование семенного материала этой популяции для размножения.

Ключевые слова: кедр сибирский, интродукция, фенетический анализ, формовое разнообразие, шишки, тип апофиза.

R.S. Khamitov

GEOGRAPHICAL ISOLATION INFLUENCE ON THE STRUCTURE OF SIBERIAN CEDAR POPULATIONS ON THE SEED SCALE FORM

The phenotypical structure of introduction and nature populations on the seed scale apophysis type is analyzed in the article. The high form diversity of introduction plantation is revealed. It is suggested that this diversity being revealed in the phenotype is due to gene drift and founder effect. The usage of this population seed material for reproduction is recommended.

Key words: Siberian cedar, introduction, phenotypical analysis, form diversity, strobiles, apophysis type.

Введение. Обширность ареала сосны сибирской указывает на ее эколого-географическую приспособленность к разнообразным почвенно-климатическим условиям, и, следовательно, на значительный полиморфизм. В европейской части России на расстоянии 200–250 км западнее границы основного ее ареала довольно часто встречаются островные местонахождения кедровников, площадь которых существенно сократилась рубками для заготовки ореха в XIX веке. Специфичность зоохорного распространения семян кедра указывает на весомое значение изменчивости его шишек по форме апофиза семенной чешуи как результата коадаптивных взаимоотношений с распространителями и расхитителями семян [1] в скорости продвижения отдельных форм при естественном расширении ареала вида. Особая роль как распространителя семян здесь принадлежит кедровке (*Nucifraga caryocatactes*). Форма семенной чешуи для видов семейства сосновые, обладая свойством дискретности, эффективно применяется для установления таксономической принадлежности различного иерархического уровня и имеет твердую генетическую основу. К настоящему времени отмечено наличие трех форм с плоским, бугорчатым и крючковатым апофизом [2].

В научных работах зарубежных авторов [1] на примере коэволюционных взаимоотношений популяций кедровой сосны белоствольной (*Pinus albicaulis*) с распространителем семян североамериканской ореховкой (*Nucifraga columbiana*) и расхитителями – различными видами бурундуковых белок (*Tamiasciurus spp.*) показана зависимость формового разнообразия насаждений по типу апофиза от присутствия или отсутствия в ней вида-расхитителя. В популяциях сосны белоствольной, где были представлены оба потребителя семян, встречаются все типы шишек по форме апофиза. В насаждениях, находящихся вне предела ареала бурундуковой белки? доминируют крючковатые формы. Учитывая коадаптивный характер развития клюва пернатых и апофиза шишек, учеными установлено защитное значение крючковатого апофиза. В этом аспекте американские исследователи предположили, что вынос семян из крючковатых шишек за пределы материнского насаждения минимален. Это, с одной стороны, способствует сохранению репродукционного материала для следующих генераций, а с другой – расширению ареала лесообразователя кедровками [1]. На основании выводов авторов можно предположить, что форма семенной чешуи может быть сопряжена с экологическими особенностями фенотипов – степенью их потенциальной пластичности к новым условиям местообитания. Таким образом, оперирование данными адаптивных признаков может позволить поставить интродукционную работу на селекционную платформу с большей эффективностью.

Цель исследований. Выявление формового разнообразия кедра сибирского по форме апофиза семенной чешуи в условиях интродукции.

Материалы и методы исследований. Учитывая уникальность интродукционных популяций Грязовецкого района (представленного двумя генерациями одного исходного насаждения, вступившими в репродуктивную фазу развития), нами было изучено их формовое разнообразие по методике Л.А. Животовского [3]. Внутрипопуляционное разнообразие оценивали по среднему числу морф в популяции (μ). При неравно-

мерном распределении числа морф этот показатель меньше их общего количества (m), а при мономерном $\mu=1$. Структуру разнообразия оценивали по доле редких морф (h). Различие популяций по соотношению форм характеризовали показателем сходства (r) и критерием идентичности (l). В качестве элементарного маркера использовали форму апофиза семенной чешуи. Для сравнения аналогичные исследования проведены в естественных насаждениях ареала вида. Для анализа отбирали образцы опавших шишек.

Результаты исследований и их обсуждение. По данным учета морфологических форм, в Чагринской роще (репродукция 2010 г.) был выявлен следующий состав фенотипов: плоские – 24 %, бугорчатые – 50, крючковатые – 26 %. Среднее число фенов довольно высокое ($2,91 \pm 0,08$), а доля редких морф здесь незначительна – $0,03 \pm 0,03$. В дочернем насаждении этой популяции (Жерноково) встречаемость форм менее сбалансирована: плоские – 0,07, бугорчатые – 0,56, крючковатые – 0,37. Среднее число морф по сравнению с маточной популяцией сократилось ($2,62 \pm 0,11$), а доля редких фенов соответственно возросла до $0,13 \pm 0,04$.

Наличие трех дискретных вариаций признака в фенотипе предположительно указывает на их генетическую обусловленность двумя аллелями одного гена с аддитивным характером наследования. Гомозиготы леталей под давлением естественного отбора выпадают из состава популяции каждой последующей генерации. Отсутствие поликросса в малых популяциях способствует случайному дрейфу генов. В условиях географической изоляции популяции в этом аспекте говорят об эффекте основателя. Формовой состав дочерней жерноковской популяции, демонстрирующей эффект элиминации рецессивных гомозигот (плоскочешуйчатых форм), свидетельствует о слабовыраженном генетическом гомеостазе. Сведений о фенетической структуре для чагринской популяции нет, однако соотношение фенотипических частот, хотя и напоминает классическое распределение генотипов Харди-Вайнберга, в данном случае вызвано несбалансированным полиморфизмом, а стохастическим дрейфом генов. Следовательно, можно сделать вывод об исключительной гетерозиготности популяции-основателя, что возможно лишь при крайне малом количестве случайно представленных в ней генотипов. Альтернативный вариант – отбор гетерозигот, осуществленный случайно по структурным признакам урожая. Отметим, что гетерозиготное состояние особей популяции обеспечивает ее адаптивную пластичность. Таким образом, существующее фенотипическое разнообразие Чагринской популяции – результат случайного дрейфа генов, вызванного ограниченным числом генотипов в условиях иммиграции.

А.Г. Лузганов и А.П. Абаймов [4], исследуя филогенез кедра сибирского, подчеркивали роль ветра, речных бассейнов и фауны как носителей генных потоков при адаптивной радиации, связанной с расселением кедра из рефугиумов голоцена. При этом авторы отмечали, что внутривидовое разнообразие в пределах современного ареала, учитывая еще незначительную смену поколений, является итогом территориального распределения уже сформированного ранее в убежищах генетического потенциала породы. В этой связи было предположено, что богатство генофонда приурочено к центрам расселения и вдоль бассейнов рек перпендикулярно изофенам созревания урожая по маршрутам кедровок, а к периферии ареала генетический потенциал постепенно ослабевает.

В целях сравнения формового разнообразия местных насаждений, имеющих островное происхождение с естественными популяциями ареала вида, и подтверждения выдвинутой гипотезы о радиальном обеднении генофонда была проанализирована фенетическая структура Полуяновского кедрового бора вблизи с. Куларово Вагайского района Тюменской области и кедрового насаждения Ермаковского района Красноярского края. Первая популяция представляет собой типичную выборку периферийной части ареала, но вместе с тем испытывающей действие панмексии, а вторая – экологического оптимума вида (горно-чернёвой район Западных Саян), исторически более древнюю часть ареала (табл. 1).

Таблица 1
Формовое разнообразие популяций кедра сибирского по типу апофиза семенной чешуи

Популяция	Встречаемость форм			Среднее число морф ($\mu \pm S_\mu$)	Доля редких морф ($h \pm S_h$)
	П*	Б*	К*		
Чагрино	0,24	0,50	0,26	$2,91 \pm 0,08$	$0,03 \pm 0,03$
Жерноково	0,07	0,56	0,37	$2,62 \pm 0,11$	$0,13 \pm 0,04$
Куларово	0,02	0,13	0,85	$2,03 \pm 0,14$	$0,32 \pm 0,05$
Ермаково	0,05	0,30	0,65	$2,50 \pm 0,15$	$0,17 \pm 0,05$

* Тип апофиза: П – плоский; Б – бугорчатый; К – крючковатый.

В Куларовской популяции преобладает крючковатая форма шишки. Встречаемость этого морфологического типа составляет 0,85. Редким фенотипом является плоская ($p=0,02$). Бугорчатая форма встречается

несколько чаще ($p = 0,13$). Среднее число морф низкое – $2,03 \pm 0,14$. Доля редких морф составляет $0,32 \pm 0,05$. Состав частот фенотипов ермаковской популяции схож с куларовской. В обоих случаях наблюдается тенденция возрастания встречаемости от плоских форм к крючковатым. Однако среднее число морф здесь выше ($2,50 \pm 0,15$), а доля редких фенов соответственно ниже ($0,17 \pm 0,05$). По обоим параметрам различие достоверно (соответственно $t_{05}=2,29$; $2,12$ при $t_{st}=1,98$). Отметим, что в ермаковской популяции по сравнению с Куларовской практически вдвое чаще встречаются бугорчатые формы, что в данном аспекте трактуется как повышение уровня гетерозиготности. Исходя из предположения А.Г. Лузганова и А.П. Абаймова [4], куларовская популяция, приуроченная к Иртышскому бассейну, должна быть гораздо беднее ермаковской вследствие индифферентной направленности большинства генных потоков системы «центр расселения – локальная популяция». Наши результаты вполне согласуются с этим положением. При этом в данном исследовании фенетическим маркером генетического разнообразия является тип апофиза. Роль кедровки в продвижении ареала вида, подчеркиваемая авторами, очевидна. Следовательно, можно предполагать наличие адаптивной нагрузки признака формы семенной чешуи и его связи с распространением вида.

По всей вероятности, генетическое разнообразие древней части ареала обуславливается не сколько исключительно оптимальными условиями местопроизрастания как простого сочетания благоприятных факторов среды для соответствующей реализации генетического потенциала, сколько дифференциацией субпопуляций в различных почвенно-климатических условиях, формируемых горизонтальной зональностью, экспозицией склонов и других выраженных для горных систем факторов. Постоянный обмен генетической информацией между адаптивно приспособленными здесь субпопуляциями и популяциями горных пессимальных условий мест произрастания усиливается разносом семян диспергаторами, процветание которых обеспечивается ежегодными обильными урожаями, характерными для оптимума вида. Постоянный поток генов в таком случае ограничивает выпадение рецессивных аллелей и способствует гетерозису. Интенсивным потоком генов можно объяснить и слабую генетическую подразделенность, отмечаемую Д.В. Политовым, между популяциями зоны экологического оптимума (Алтай и Саяны) [5]. Тем не менее общий уровень формового разнообразия популяций ареала даже в условиях оптимума вида ниже, чем в интродукционной чагринской. Следовательно, изоляция иммиграционных островных популяций, послужившая фактором случайного дрейфа генов, и эффект основателя на данном временном этапе вызывали гораздо большую изменчивость фенотипов, чем сохранение гетерозигот в экологическом оптимуме. Данный вывод вполне согласуется с современными представлениями синтетической теории эволюции.

Критерий идентичности и коэффициент сходства в популяционной фенетике обычно используют для характеристики правомерности выделения отдельных популяций. Нами также рассчитаны эти показатели (табл. 2).

Таблица 2
Сходство популяций сосны сибирской

Популяция	Чагрино	Жерноково	Куларово	Ермаково
Чагрино	X			
Жерноково	<u>0,92±0,01</u> 14,72	X		
Куларово	<u>0,77±0,03</u> 102,18	<u>0,89±0,02</u> 51,29	X	
Ермаково	<u>0,91±0,02</u> 17,81	<u>0,96±0,01</u> 10,91	<u>0,97±0,004</u> 8,23	X

Примечание. В числителе коэффициент сходства, в знаменателе критерий идентичности при $\chi^2_{05} = 5,99$; $\chi^2_{01} = 9,21$; $\chi^2_{001} = 13,82$.

Поскольку критерий идентичности грязовецких популяций выше табличного значения χ^2_{001} , выделение дочерней субпопуляции в отдельную статистически оправдано, хотя и противоречит их реальной родственной близости. Примечательным является сближение жерноковской популяции с куларовской и ермаковской. Более того, схожесть жерноковского насаждения с ермаковским составляет $0,96 \pm 0,01$ и выше, чем с материнским насаждением ($0,92 \pm 0,01$). Критерии идентичности и коэффициенты сходства в данном случае могут создать ложное представление о степени родства между популяциями, однако здесь мы рассматриваем не

комплекс фенетических признаков, а лишь один – форму апофиза, поэтому критерий идентичности в этом смысле следует рассматривать только как мерило сходства составов фенотипов по данному конкретному признаку в популяциях. Близость жорновковской популяции с сибирскими и дистанцирование ее от материнской – это частный случай, а сам процесс иллюстрирует стохастическое смещение частот аллелей между двумя генерациями. При дальнейшей постоянно изолированной репродукции в условиях повышенного уровня самоопыления и близкородственного скрещивания через ряд поколений произойдет снижение уровня гетерозиготности и возможно фиксация гомозигот. Кроме того, генетический анализ восточно-европейских популяций кедра сибирского (Пермский край и Республика Коми), проведенный Д.В. Политовым, показал их родство с северными популяциями Западной Сибири (Ханты-Мансийский АО), что указывает на общность их происхождения (из уральского рефугиума) и дивергирование с популяциями центра ареала (оптимума) [5]. Отметим, что автор выявил высокий процент самоопыления (20 %) и близкородственного скрещивания (6 %) в маргинальной популяции западной окраины ареала, что косвенно подтверждает наше предположение. Куларовская и ермаковская популяция наиболее близки по формовому разнообразию друг к другу, несмотря на то, что достаточно удалены между собой географически, а это также показывает условную ограниченность интерпретации результатов. Сходство определяется здесь значительным накоплением в обеих популяциях крючковатых фенотипов.

Выводы

В пределах ареала вида максимальное разнообразие по форме семенной чешуи отмечено в зоне его оптимума (Ермаково). Западносибирский кедровник (Куларово) по формовому составу беднее всех нами рассмотренных, однако, благодаря большей встречаемости крючковатых шишек, схож с ермаковским. Набольшим разнообразием по этому признаку отличаются интродукционные насаждения, что является следствием случайного дрейфа генов, при ограниченном числе родительских генотипов в условиях иммиграции. Чагринская популяция, являясь материнской для жерновковской, имеет значительно большее формовое разнообразие. Полиморфность данной популяции представляет большой селекционный интерес. Семенной материал, заготавливаемый в Чагринской роще, следует использовать в первую очередь для создания новых интродукционных популяций на генетико-селекционной основе.

Литература

1. Siepielski A.M., Benkman C.W. Convergent patterns in the selection mosaic for two North American bird-dispersed pines // Ecological Monographs. – 2007. – № 2. – Р. 203–220.
2. Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф. Генетика, селекция, семеноводство кедра сибирского. – Красноярск: СибГТУ, 2000. – 243 с.
3. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 37–38.
4. Лузганов А.Г., Абаимов А.П. Роль речных бассейнов и ветра в расселении и эволюции лиственниц, кедра сибирского и других пород // Лиственница: межвуз. сб. науч. тр. / Краснояр. технолог. ин-т. – Красноярск, 1977. – С. 31–38.
5. Политов Д.В. Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2007. – 47 с.

