

УДК 575.17+575.167

И.В. Петрова, С.Н. Санников, О.Е. Черепанова, Н.С. Санникова

Ботанический сад УрО РАН

Петрова Ирина Владимировна окончила в 1979 г. Тюменский государственный университет, зам. директора по научной работе, зав. лабораторией популяционной биологии древесных растений и динамики леса Ботанического сада УрО РАН. Имеет более 150 печатных работ по проблемам лесной факториальной экологии, биогеоценологии, экологической генетики, географии популяций древесных растений.
E-mail: irina.petrova@botgard.uran.ru

Санников Станислав Николаевич родился в 1929 г., окончил в 1952 г. Уральский лесотехнический институт, профессор, доктор биологических наук, главный научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН. Имеет около 190 печатных работ по проблемам лесной факториальной экологии, биогеоценологии, экологической генетики, географии популяций древесных растений.
E-mail: sannikovanelly@mail.ru

Черепанова Ольга Евгеньевна окончила в 2007 г. Курганский государственный университет, младший научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН. Имеет 12 печатных работ по проблемам внутривидовой изменчивости древесных растений, лесной факториальной экологии, экологической генетики.
E-mail: zona-4@yandex.ru

Санникова Нелли Серафимовна окончила в 1971 г. Уральский государственный университет им. А.М. Горького, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН. Имеет около 90 печатных работ по проблемам лесной факториальной экологии, биогеоценологии и географии популяций древесных растений.
E-mail: sannikovanelly@mail.ru

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ БОЛОТНЫХ И СУХОДОЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) НА РУССКОЙ РАВНИНЕ

Сосновые леса с доминированием сосны обыкновенной, произрастающие на олиготрофных и мезотрофных болотах, занимают значительную часть лесопокрытой площади Русской равнины.

Популяции древесных растений, в голоцене расселившихся с суходолов на болота, были вынуждены адаптироваться к качественно иному комплексу факторов среды. В ходе приспособления к условиям среды различных типов болот сформировались многообразные морфозотипы сосны обыкновенной. По всем главнейшим факторам почвенной среды (избыточно влажный, кислый, токсичный торфяной субстрат и др.), а также по структуре и продуктивности всего биогеоценоза заболоченные леса, особенно, на верховых болотах почти диаметрально противоположны соснякам на смежных суходолах.

Целью настоящего исследования было обобщение основных результатов зонально-географического изучения аллозимно-генетического полиморфизма и дифференциации поселений сосны обыкновенной на суходолах и смежных верховых болотах лесной зоны Русской равнины.

© Петрова И.В., Санников С.Н., Черепанова О.Е., Санникова Н.С., 2013

Основные результаты (полиморфизм и генетическая подразделенность популяций) были получены с применением электрофореза нативных белковых систем.

Разносторонние стационарные эколого-генетические исследования, проведенные нами в Западной Сибири, показали, что, вероятно, вследствие длительной фенологической репродуктивной изоляции, дизруптивного отбора и других факторов микроэволюции произошла более или менее значительная генетическая дивергенция болотных популяций от смежных суходольных. Сравнительное зонально-географическое изучение аллозимной структуры, полиморфизма и дифференциации проведено в четырех подзонах (северная, средняя, южная тайга и хвойно-широколиственные леса) лесной зоны Русской равнины. Доля полиморфных локусов, среднее число аллелей несколько уменьшается в направлении от северной тайги к подзоне хвойношироколиственных лесов. Анализ зонально-географических различий генетических дистанций Неи показал, что дифференциация в среднем клинально возрастает в направлении от северной к средней, южной тайге и предлесостепи. Аналогичная закономерность установлена ранее в Западной Сибири.

Предположительно генетическая дифференциация связана с влиянием комплекса факторов. Результаты проведенного исследования вполне подтверждают теорию генетической дивергенции болотных популяций *Pinus sylvestris* L. от суходольных в голоцене.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., популяция, полиморфизм, репродуктивная изоляция, генетическая дифференциация.

Введение

Сосновые леса с доминированием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающие на верховых (олиготрофных) и переходных (мезотрофных) болотах, занимают значительную часть лесопокрытой площади Русской равнины. Без специальных мер гидромелиорации они не представляют такой древесно-сырьевой ценности, как суходольные леса, но играют незаменимую природо- и социэкологическую роль в качестве одного из основных блоков сохранения экологического, особенно, водного баланса ландшафта.

По всем главнейшим факторам почвенной среды (избыточно влажный, кислый, токсичный и олиготрофный торфяной субстрат) [4–6, 8, 16], а также по структуре и продуктивности всего биоценоза заболоченные леса, особенно, на верховых болотах почти диаметрально противоположны соснякам на смежных суходолах [18].

Популяции древесных растений, в голоцене расселившиеся с суходолов на болота, были вынуждены адаптироваться к качественно иному комплексу факторов среды [13]. В ходе приспособления к условиям среды различных типов болот сформировались многообразные морфэкоотипы сосны обыкновенной. Согласно традиционной парадигме [2, 3, 9, 15, 20], они считались почвенными экотипами, генетически не отличающимися от смежных суходольных.

Разносторонние стационарные эколого-генетические исследования, проведенные нами в Западной Сибири, показали, что, вероятно, вследствие длительной фенологической репродуктивной изоляции, дизруптивного отбора

и других факторов микроэволюции произошла более или менее значительная генетическая дивергенция болотных популяций *Pinus sylvestris* L. от смежных суходольных [12, 13, 18]. Фрагментарные исследования генетической дифференциации болотных и суходольных популяций сосны проводили и в южной тайге Русской равнины [1, 7], но они недостаточны для выявления географических особенностей этого процесса.

Цель настоящей статьи – анализ и обобщение основных результатов зонально-географического изучения аллозимно-генетического полиморфизма и дифференциации поселений сосны обыкновенной на суходолах и смежных верховых болотах лесной зоны Русской равнины.

Объекты и методы

Сравнительное зонально-географическое изучение аллозимной генетической структуры, полиморфизма и дифференциации проведено в четырех подзонах лесной зоны Русской равнины: северная тайга (Мурманск: 68°52'60"; 33°54'70"; Кемь: 64°57'50.99"; 34°35'54.48"), средняя тайга (Петрозаводск: 61°46'05.18"; 34°13'53.43"; Сыктывкар: 61°35'5.7"; 50°50'2.3"), южная тайга (Западная Двина: 56°16'52.44"; 32°6'40.55"; Молодечно: 54°21'6.26"; 26°46'37.3"), хвойно-широколиственные леса (Волга: 56°36'36.3; 40°30'02.0"; Украинские Карпаты: 48°23'35"; 24°36'07").

В качестве объектов исследования отобрано 8 пар смежных популяций *P. sylvestris* на суходолах (*Pineta hylocomiosa*) и верховых болотах (сосняки кустарничково-сфагновые, *Pineta sphagnosa*) (рис. 1). Для определения аллельной структуры популяций с помощью изозимного анализа на каждой пробной площади собирали по одному латеральному побегу с хорошо развитыми почками от 40...48 деревьев 50–70-летнего возраста. Для определения потенциальной ксеногамии – вероятности скрещивания двух популяций – использовали графический метод [13]. Он заключается в определении относительной площади перекрытия полигона пыления одной популяции полигоном «цветения» другой, а также реципрокного перекрытия полигона «цветения» в первой популяции с полигоном пыления во второй. Площади полигонов пыления и «цветения» определяли с помощью программы Potoshop CS3. Степень фенологической изоляции популяций определяли как вероятность ксеногамии, равная отношению удвоенной площади перекрытия полигонов фенофаз пыления одной и «цветения» другой популяции к интегральной площади перекрытия полигонов фенофаз пыления и «цветения» сравниваемых популяций.

Электрофорез (в вертикальном блоке полиакриламидного геля), окрашивание и идентификацию ферментов, полученных из экстракта белков из тканей хвои и почек, проводили по общепринятым методиками [10]. В анализе использовали 15 локусов, кодирующих 9 ферментных систем (6-PGD (К.Ф. 1.1.1.43 – 2 локуса) 6-фосфоглюконатдегидрогеназа; GDH (К.Ф. 1.4.1.3 – 1 локус) глутаматдегидрогеназа; SKDH (К.Ф. 1.1.1.25 – 2 локуса) шикиматдегидрогеназа; ADH (К.Ф. 1.1.1.1 – 2 локуса) алкогольдегидрогеназа; PGM (К.Ф. 2.7.5.1 – 2 локуса) фосфоглюкомутаза; DIA (К.Ф. 1.6.4.3 – 1 локус)

диафораза; GOT (К.Ф. 2.6.1.1 – 3 локуса) глутамат-оксалацетаттрансаминаза; EST-F (К.Ф. 3.1.1.2 – 1 локус) флюоресцирующая эстераза; FDH (К.Ф. 1.2.1.2. – 1 локус) формиатдегидрогеназа). По данным изозимного анализа вычислены средние параметры внутрипопуляционного полиморфизма: частота аллелей на локус (A), доля полиморфных локусов (P), ожидаемая (H_e) и наблюдаемая (H_o) гетерозиготность.

О степени генетической дифференциации популяций судили по величине генетических дистанций Неи [23, 24], вычисленных с помощью пакета программ BIOSIS. Кластер генетических дистанций построен на базе пакета программ NTSIS на основе метода невзвешенных попарно-групповых средних.



Рис. 1. Карта-схема размещения пар популяционных выборок на суходолах и смежных болотах Русской равнины (в каждой точке по две выборки из смежных популяций болото–суходол, расположенные не далее 200...300 м друг от друга)

Результаты и их обсуждение

Во всех изучавшихся регионах среднее число аллелей на локус примерно одинаково в суходольных и болотных популяциях (табл. 1). Оно несколько уменьшается в направлении от северной тайги к подзоне хвойно-широколиственных лесов, но разница статистически недостоверна. В том же

Таблица 1

Аллельный полиморфизм *R. sylvestris* в сухоольственных и болотных популяциях

Популяция	A		P		H _e		H _o	
	Болото	Суходол	Болото	Суходол	Болото	Суходол	Болото	Суходол
Кемь	2,5±0,3	2,7±0,3	80,0	80,0	0,265±0,060	0,253±0,054	0,236±0,053	0,237±0,051
	2,6±0,3	2,5±0,2	86,7	86,7	0,255±0,056	0,285±0,059	0,243±0,053	0,281±0,058
	2,55±0,3	2,6 ±0,3	83,35±2,233	83,4±2,23	0,260±0,058	0,269 ±0,057	0,240±0,053	0,259 ±0,055
<i>Северная тайга</i>								
Сяктывкар	2,6±0,3	2,5±0,3	80,0	80,0	0,309±0,055	0,307±0,056	0,300±0,056	0,284±0,052
	2,2±0,3	2,3±0,2	60,0	80,0	0,218±0,061	0,278±0,056	0,251±0,072	0,276±0,058
	2,4±0,3	2,4 ±0,3	70, 0±10,0	80,0	0,264 ±0,058	0,293±0,056	0,275±0,064	0,280±0,055
<i>Средняя тайга</i>								
Западная Двина	2,5±0,3	2,2±0,3	80,0	73,3	0,234±0,053	0,252±0,06	0,228±0,051	0,230±0,052
	2,4±0,3	2,4±0,3	68,8	81,3	0,233±0,048	0,267±0,058	0,262±0,053	0,265±0,055
	2,5±0,3	2,3±0,3	74,4± 5,6	77,3	0,234±0,051	0,260±0,059	0,245±0,052	0,248±0,054
<i>Южная тайга</i>								
Волга	2,2±0,3	2,3±0,3	73,3	73,3	0,266±0,062	0,300±0,057	0,236±0,054	0,267±0,053
	2,3±0,2	2,4±0,3	87,5	75,0	0,260±0,044	0,267±0,056	0,273±0,045	0,260±0,054
	2,3±0,3	2,4±0,3	80,4± 7,1	74,2± 0,85	0,263±0,053	0,284±0,057	0,255±0,050	0,264±0,054
<i>Предлесостепь</i>								

направлении уменьшается и доля полиморфных локусов (от 83,4 до 73,3 %), которая в болотных сосняках также почти не отличается от таковой на суходольных; исключение составляет лишь среднетаежная Петрозаводская выборка (60 %), где она достоверно меньше, чем в болотной. Параметры ожидаемой гетерозиготности на верховых болотах во всех подзонах Русской равнины ($H_e = 0,234...0,260$) несколько меньше, чем на смежных суходолах (0,252...0,300), но различия также недостоверны. В обоих типах сравниваемых экотопов они, как и наблюдаемая гетерозиготность, мало отличаются от аналогичных параметров популяций *P. sylvestris* в Западной Сибири [17].

Анализ зонально-географических различий генетических дистанций Неи (табл. 2) между смежными поселениями сосны обыкновенной на суходолах и болотах свидетельствует о том, что их дифференциация в среднем клинально возрастает в направлении от северной тайги ($DN_{78} = 0,004$) к средней тайге ($DN_{78} = 0,006...0,007$), южной тайге ($DN_{78} = 0,006$) и предлесостепи ($DN_{78} = 0,010$). При этом, согласно нашей внутривидовой геносистематической шкале [17], степень аллозимно-генетической дивергенции в северной тайге не превышает уровень слабо подразделенных субпопуляций и лишь на юге лесной зоны в предлесостепи достигает ранга среднедифференцированных локальных популяций. Аналогичная закономерность установлена нами ранее в Западной Сибири.

Общее представление о степени обособленности смежных болотных и суходольных популяций *Pinus sylvestris* на территории Русской равнины, Карелии и Украинских Карпат отражают дендрограммы, приведенные на рис. 2 для 1978 г.

Таблица 2

Генетические дистанции Неи (1972 и 1978 гг.) между популяциями *Pinus sylvestris* на суходолах и смежных верховых болотах Русской равнины

Пары популяций	DN_{72}	DN_{78}
<i>Северная тайга</i>		
Мурманск-болото – Мурманск-суходол	0,007	0,003
Кемь-болото – Кемь-суходол	0,008	0,005
<i>Среднее</i>	0,008 ± 0,001	0,004 ± 0,001
<i>Средняя тайга</i>		
Сыктывкар-болото – Сыктывкар-суходол	0,005	0
Петрозаводск-болото – Петрозаводск-суходол	0,021	0,014
<i>Среднее</i>	0,013 ± 0,008	0,007 ± 0,007
<i>Южная тайга</i>		
Западная Двина-болото – Западная Двина-суходол	0,013	0,009
Молодечно-болото – Молодечно-суходол	0,007	0,003
<i>Среднее</i>	0,010 ± 0,003	0,006 ± 0,003
<i>Предлесостепь</i>		
Волга-болото – Волга-суходол	0,017	0,012
Карпаты-болото – Карпаты-суходол	0,012	0,007
<i>Среднее</i>	0,015 ± 0,003	0,010 ± 0,003

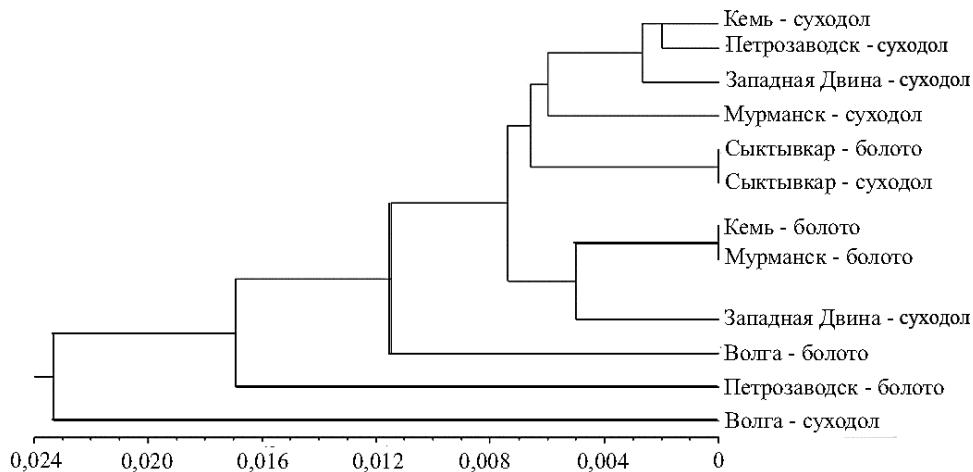


Рис. 2. Дендрограмма средних генетических дистанций Неи DN_{78} между популяциями *Pinus sylvestris* для Русской равнины

Можно предположить, что на Русской равнине, как и на Западно-Сибирской, снижение уровня генетической дивергенции популяций сосны на суходолах и смежных верховых болотах в направлении с юга на север ареала вида связано с влиянием комплекса факторов их микроэволюции [18, 19]. Во-первых, это выявленное нами уменьшение степени их фенологической репродуктивной изоляции, которая в предлесостепи (Нижний Новгород) составляет 93%, в южной тайге (Петрозаводск) – 31 %, в северной не более 20...25 % [17]. Во-вторых, следует учесть более позднее расселение (8,0...7.5 тыс. лет до н. э. [22]) и меньшее число поколений популяций сосны на болотах в «ледниковой зоне» северной тайги (Кемь, Мурманск) по сравнению с болотами предлесостепи, где сосна, вероятно, существовала с древнего голоцена [11, 21, 22]. И, наконец, могла сказаться более низкая, по сравнению с предлесостепью, скорость генетической дифференциации болотных популяций сосны от суходольных в северной тайге, установленная нами в Западной Сибири [14].

Следует отметить несколько меньший средний уровень генетической дифференциации поселений *Pinus sylvestris* на верховых болотах Русской равнины по сравнению с Западной Сибирью. Вероятно, это обусловлено существенными различиями в палеогеографии плейстоцена и истории формирования ареала сосны в этих ландшафтных странах [17], а также в типах верховых болот. На Русской равнине, даже на юге лесной зоны, они представлены менее выпуклыми и олиготрофными, по сравнению с западно-сибирскими «рямами», болотами. Как следствие, наблюдается несколько меньшая степень репродуктивной изоляции и аллозимной дифференциации восточно-европейских болотных популяций сосны от смежных суходольных по сравнению с западно-сибирскими.

Таким образом, результаты данного исследования вполне подтверждают теорию генетической дивергенции болотных популяций *Pinus sylvestris* от суходольных в голоцене [18].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абатурова М.П., Хромова Л.В.* Факторы, обеспечивающие формирование популяций сосны на болоте // Особенности формирования популяций сосны обыкновенной. М.: Наука, 1984. С. 56–74.
2. *Аболин Р.И.* Болотные формы сосны *Pinus sylvestris* L. // Тр. Ботанического музея АН. 1915. Вып. 14. С. 62–81.
3. *Бобров Е.Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 187 с.
4. *Веретенников А.В.* К динамике процессов отмирания и регенерации корневой системы сосны при временном избытке влаги // Лесн. журн. 1959. № 1. С. 26–33. (Изв. высш. учеб. заведений).
5. *Веретенников А.В.* Метаболизм древесных растений в условиях корневой аноксии. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1985. 151 с.
6. *Волперский С.Э.* Биологические основы эффективности лесосушения. М.: Наука, 1968. 312 с.
7. *Духарев В.А.* Частота самоопыления и отбор в популяциях сосны обыкновенной // Лесоведение. 1985. № 3. С. 35–40.
8. *Елпатьевский М.П.* Лесная осушительная мелиорация. М.: Гослесбумиздат, 1957. 123 с.
9. *Кобранов Н.П.* К вопросу о происхождении болотной сосны // Изв. Лесн. ин-та. 1912. № 23. С. 79 – 156.
10. *Корочкин Л.И., Серов О.Л., Пудовкин А.И.* Генетика изоферментов. М.: Наука, 1997. 257 с.
11. *Нейштадт Н.И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с.
12. *Петрова И.В.* Гипотеза генетической девиации болотных поселений сосны обыкновенной в голоцене // Сб. тр. V съезда Всесоюзн. общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова. М., 1987. С. 132.
13. *Петрова И.В., Санников С.Н.* Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 1996. 159 с.
14. *Петрова И.В., Санников С.Н., Филиппова Т.В.* Гено-феногеография популяций сосны обыкновенной на Урале и в смежных регионах // Генетическая типология, динамика и география лесов России: Материалы Всерос. науч. конф. (с междунар. участием), посвященной 100-летию со дня рождения Б.П. Колесникова, 21-24 июля 2009, г. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. С. 191–194.
15. *Правдин Л.Ф.* Сосна обыкновенная: изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 161 с.
16. *Пьявченко Н.И.* Причины заболачивания лесных территорий // Лесн. хоз-во. 1952. № 12. С. 25–31.
17. *Санников С.Н., Петрова И.В.* Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 248 с.
18. *Санников С.Н., Петрова И.В.* Очерк теории генетической дивергенции суходольных и болотных популяций *P. sylvestris* L. // Экология. 2010. № 5. С. 352–356.
19. *Санников С.Н.* [и др.]. Градиенты среды смежных суходольных и болотных популяций *P. sylvestris* L. // Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. С. 74–83.
20. *Сукачев В.Н.* О направлении и содержании ботанических работ в заповедниках // Сов. ботаника. 1936. № 3. С. 3–9.
21. *Хотинский Н.А.* Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 198 с.

22. Lang G. Quartäre vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Jena; Stuttgart. N. York. 1994. 462 p.

23. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. Vol. 89. P. 583–590.

24. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. Vol. 106. P. 283–292.

Поступила 26.03.12

I.V. Petrova, S.N. Sannikov, O.E. Cherepanova, N.S. Sannikova

Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences

Genetic Differentiation of Upland and Bog Populations of Scots Pine on the Russian Plain

Pine forests dominated by Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and growing on bogs occupy a considerable part of the forested area of the East European Plain.

Those populations of woody plants that moved from the uplands to bogs during the Holocene had to adapt to entirely different environmental factors. As a result, there appeared a range of diverse Scots pine morphotypes. In terms of major factors of their soil environment, such as toxic acid peat substrate with excess moisture content, and in terms of their structure and efficiency of the entire biogeocenosis, bog forests (especially those on raised bogs) are almost “diametrically opposite” to the pine forests of the adjacent uplands.

The research aimed to summarize the main results of the zonal-geographical study of allozyme-genetic polymorphism and differentiation of Scots pine colonies on uplands and adjacent bogs of the forested area of the East European Plain.

The main results (polymorphism and genetic subdivision of populations) were obtained using native protein systems electrophoresis.

Our many-sided ecological and genetic researches in Western Siberia indicate that long-term phenological reproductive isolation, disruptive selection and other microevolution factors could have caused more or less significant genetic divergence of bog and adjacent upland populations of Scots pine. The comparative zonal-geographical research of allozyme structure, polymorphism and differentiation was carried out in four subzones (northern, middle, southern taiga and mixed coniferous-deciduous forests) of the forested area of the East European Plain. The quantity of polymorphous loci and the average number of alleles slightly decreases in the direction from the northern taiga to the subzone of mixed coniferous-deciduous forests. The analysis of the zonal-geographical differences of Nei's genetic distance indicates that, on the average, the differentiation is increasing wedge-like from the northern to the middle and southern taiga and to forest-steppe. A similar regularity had earlier been detected in Western Siberia.

Genetic differentiation is perceived to be connected with a set of influencing factors. The results of our research fully support the theory of genetic divergence of bog populations of *Pinus sylvestris* L. from the upland ones in the Holocene.

Keywords: *Pinus sylvestris* L., population, polymorphism, reproductive isolation, genetic differentiation.