

ФЕНОГЕНОГЕОГРАФИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ: ПРОБЛЕМЫ, МЕТОДЫ И НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ

С.Н. Санников, И.В. Петрова

Ботанический сад Уральского отделения РАН, Екатеринбург, Россия
620144, г.Екатеринбург, ул. 8 марта, 202, т. (343) 2103859, stanislav.sannikov@botgard.uran.ru

Обобщены итоги широкомасштабного эколого-географического изучения закономерностей репродуктивной изоляции, хорологической дифференциации фенотипической и генетической структуры, градиентов и границ природных популяций древесных растений, проведенных на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Исследования выполнены в пределах почти всего ареала этого вида на базе оригинальной системы методических подходов и методов градиентного феногеногеографического анализа популяций. Рассмотрены эколого-географические особенности различных форм и интегральной репродуктивной изоляции равнинных и разновысотных горных поселений сосны; топоэкологические, высотные и ландшафтно-географические уровни феногенетической дивергенции ее популяций в 11 регионах ареала. Впервые на количественном уровне показано существование отчетливых феногенетических границ между смежными поселениями сосны на суходолах и верховых болотах, островных боров Притоболья и Тургая, соседних бассейнов рек в Карпатах, северных и южных склонов Карпат и Кавказа. Выявлена вдвое большая степень генетической дифференциации маргинальных групп популяций по сравнению с группами центральной части ареала. Выдвинута гипотеза о серии анцестральных южных и вторичных рефугиумов вида и путях постплейстоценовой миграции популяций. Установлена принадлежность крымско-кавказских популяций сосны к *Pinus sylvestris* L. Предложена предварительная схема таксономической структуры вида на популяционно-генетической основе.

Results of a wide-scale ecological-geographical research into regular features of the reproductive isolation, chorological differentiation of phenotypic and genetic structures, gradients and boundaries of natural populations of trees have been generalized taking the common pine (*Pinus sylvestris* L.) as an example. The study, which covered almost all the range of this species, was performed using a unique system of approaches and methods comprising the gradient phenogenogeographical analysis of populations. The subjects of consideration were ecogeographical features of different forms and the integral reproductive isolation of plain and mountain settlements of pines, as well as regional topoecological, altitudinal and landscape-geographical levels of the phenogenetic divergence of their populations in 11 areas of the pine range. It is shown for the first time at the quantitative level that adjacent pine forests in dry lands and high bogs, insular pine forests in the Near-Tobol region and Turgai, neighboring river basins in the Carpathians, the northern and southern slopes of the Carpathians and the Caucasus are divided by sharp phenogenetic boundaries. The genetic differentiation of the marginal groups of populations is found to be twice as large as that of groups at the center of the range. A hypothesis is advanced for a series of ancestral southern and secondary refuges of the species and paths of the post-Pleistocene migration of the populations. It was established that the Crimean-Caucasian pine populations belong to *Pinus sylvestris* L. A tentative taxonomic structure of the species on the population-genetic basis is proposed.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение хорологической структуры, границ и градиентов природных популяций – ключевая, но недостаточно разрабатываемая проблема современной популяционной биологии. От успеха ее решения зависит прогресс эволюционной систематики, микроэволюционного учения, охраны и использования генетических ресурсов.

В большинстве предшествующих исследований географической дифференциации популяций древесных растений доминировал односторонний подход – либо фенотипический (Правдин, 1964; Мамаев, 1972; Ирошников, 1979; Путенихин, 1993; Попов, 2005), либо генетический на основе аллозимного или ДНК-анализа (Bergmann, 1975; Mitton et al., 1980; Hamrick et al., 1989; Shuster et al., 1989; Крутовский и др., 1990; Гончаренко и др., 1993; Szmidi, Wang, 1993; Semerikov, Lascoux, 1999;). В итоге была показана клинальная фенотипическая и генетическая изменчивость многих видов в пределах их ареалов. Однако биогеографический подход со случайным широким шагом выборки, вне связи с факторами среды, миграции и репродуктивной изоляции популяций оказался недостаточным для вы

явления их гено-и фенотипических градиентов, границ между ними и хорогенетической дифференциации в пределах ареала вида.

Решение этой задачи возможно лишь на основе междисциплинарного популяционного подхода, синтезирующего принципы и методы палеогеографии, экологии, фенологии, фенотипического и генетического анализа популяций (Санников, Петрова, 2003). Начиная с 1967 г. на базе принципов школы Н.В. Тимофеева-Ресовского–С.С. Шварца нами разработана и апробирована система методов эколого-географического изучения репродуктивной изоляции, структуры и территориальной феногенетической дифференциации популяций хвойных древесных растений. Сущность этого подхода – в выявлении не только феноменологических параметров фено- и генофонда, но и экологических механизмов дивергенции популяций.

Цель настоящей статьи – краткое обобщенное изложение методических подходов, методов и результатов такого феногеногеографического изучения на примере популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в пределах ее ареала.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Обобщая представления, сложившиеся в XX веке, под термином «популяция» для растений, размножающихся половым путем, мы понимаем *относительно изолированную структурно-функционально целостную и стабильную совокупность особей одного вида, обладающую общностью и спецификой происхождения, ареала, репродуктивных отношений, генофонда и тенденций микроэволюции, а в условиях однородного экотона и всех фенотипических параметров* (Санников, 1993). Исходя из этого рабочего определения, разработаны принципы и методы изучения и оценки различных форм (фенологической, дистанционной, горно-механической, гидрохорной и интегральной репродуктивной изоляции, степени фенотипической и генетической дифференциации, градиентов и границ популяций лесообразующих видов хвойных (Петрова, Санников, 1996; Санников, Петрова, 2003). На ее основе по единой программе изучались закономерности миграции, изоляции, феногеногеографической структуры и дифференциации популяций. В последние десятилетия при поддержке РФФИ выполнено широкомасштабное изучение хорогенетической (свыше 200 изозимных анализов) и фенотипической (77 выборок) структуры, полиморфизма и дифференциации равнинных и горных популяций сосны обыкновенной в пределах почти всего ареала этого вида от Шотландии и Испании до Приохотья и от северных до южных границ ареала (рисунок 1). Кроме того, в Карпатах, на Северном Кавказе, Русской равнине, Урале и в Зауралье изучалась фенологическая репродуктивная изоляция и генетическая дифференциация популяций елей (*Picea abies*, *P. obovata*, *P. orientalis*).

Основные методические подходы исследований: 1. Выявление градиентов и границ популяций на трансектах, пересекающих резко выраженные палеогеографические или экотопические рубежи. 2. Широкомасштабная феногеногеографическая съемка и градиентный анализ аллозимной структуры популяций в пределах всего ареала вида на сети широтных и субмеридиональных трансект (рисунок 1). 3. Изучение дифференциации популяций на различных биохорологических уровнях: смежных локальных популяций - равнинных (суходол - болото) или разновысотных горных - их географических групп, рас и подвидов. 4. Сочетание экологических, фенологических, фенотипических и генетических методов на одних и тех же объектах. 5. Количественная или балльная оценка различных форм и интегральной репродуктивной изоляции, феногенетической дифференциации и границ популяций (на основе метода градиентов генетических дистанций между смежными популяциями на трансектах).

Интегральная репродуктивная изоляция смежных популяций определялась как вероятность сложного события (Санников, Петрова, 2003) - произведение вероятностей фенологической (по степени перекрытия полигонов пыления и «цветения» древостоев), дистанционной (в баллах в зави-

симости от расстояния между выборками), горно-механической (в баллах по степени превышения горных хребтов над популяциями) изоляции популяций и времени их совместного существования (в тысячах лет или в числе поколений, по данным палинологии).

В качестве базового метода изучения фенотипической структуры популяций принят анализ комплекса 24-27 количественных и качественных признаков шишек и семян по Л.Ф. Правдину (1964). Аллельная структура популяций определена с помощью изозимного анализа (Корочкин и др., 1977) тканей почек по 17 локусам (в том числе 14 полиморфных), относящихся к 11 ферментным системам. Каждая пробная площадь (выборка) представлена 26-48 деревьями. Генетические дистанции Неи (Nei, 1972, 1978) вычислены по программе BYOSYS-1 (Swofford, Selander, 1981), а их кластерный анализ выполнен по методу УПГМА с помощью пакета NTSYS (Rohlf, 1988). Градиенты генетических дистанций (ГГД), характеризующие скорость изменения спектров частот аллелей между двумя популяциями, определены как отношения генетических дистанций Неи к расстоянию между ними (Петрова, Санников, 1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Репродуктивная изоляция популяций между равнинными популяциями сосны обыкновенной на олиготрофных верховых болотах (группы типов леса *Pineta sphagnosa*) и смежными поселениями сосны на суходолах в Западной Сибири, на Русской равнине и в предгорьях Карпат, Карелии и Зауралья установлена более или менее выраженная и стабильная фенологическая репродуктивная изоляция. Степень этой изоляции возрастает в среднем в два-три раза по мере увеличения континентальности климата - с запада на восток (с 22-30 до 55-93%) и с севера на юг ареала (с 56 до 94%). Одним из главнейших экологических факторов фенологической изоляции популяций сосны, произрастающих в смежных биогеоценозах, на суходолах и олиготрофных болотах, являются резкие различия весеннего термического режима почв (Петрова, Санников, 1996), с которыми связано закономерное запаздывание фенофаз пыления-цветения деревьев на болотах, по сравнению с суходолами - от 2-3 дней в Карелии до 17 дней на юге Западной Сибири. Меньшая степень фенологической изоляции наблюдаются между ценопопуляциями сосны (51-73%), берез (*Betula pubescens*, *B. pendula* - 60-70%) и ели (*Picea obovata* - 66-80%), произрастающих на суходолах и смежных переходных болотах.

В то же время между смежными ценопопуляциями *Pinus sylvestris*, произрастающими в различных, даже крайних в топоэкологическом профиле типах суходольных биогеоценозов одного урочища, фенологическая изоляция не превышает 10-15%, так как фенофазы пыления-цветения в них различаются не более чем на один-два дня.

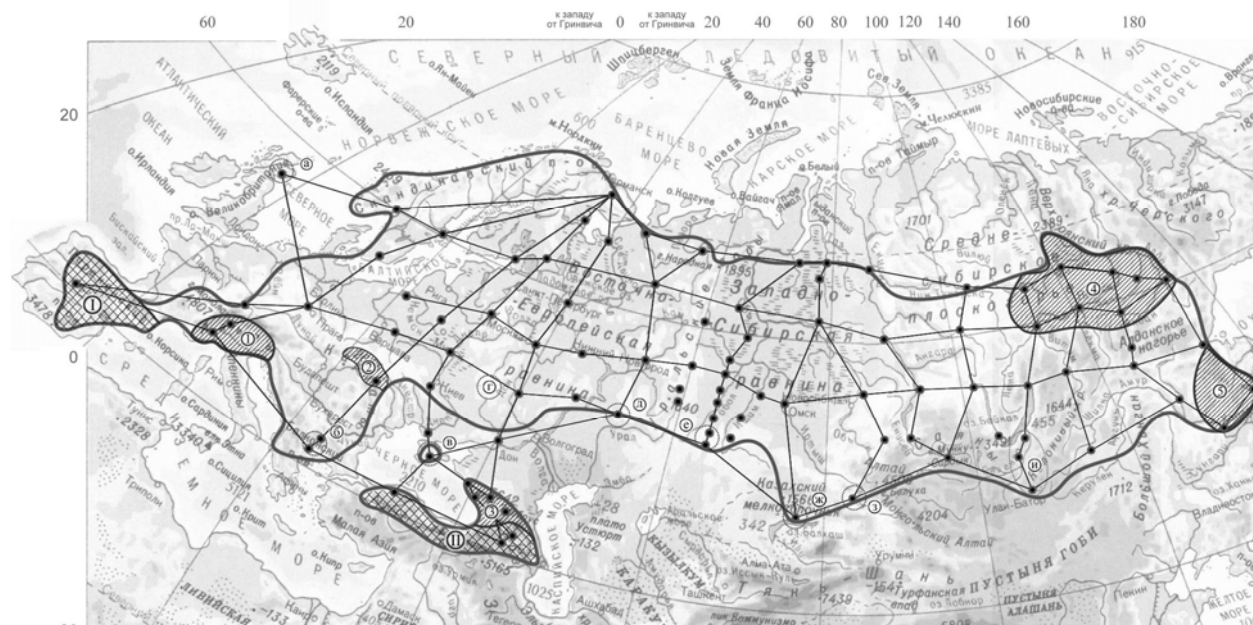


Рисунок 1 - Карта-схема размещения популяционных выборок на сети геногеографических трансект и предварительная схема популяционно-таксономической структуры вида *Pinus sylvestris* L:

подвиды: I – *Pinus sylvestris* L., ssp. *iberica* Svob.; II – *Pinus sylvestris* L., ssp. *kochiana* (Klotzsch ex C. Koch) Elicin. географические расы: 1 – var. *appeniensis* (nova, nom. prov.), 2 – var. *carpatica* Svob., 3 – var. *hamata* Stev., 4 – var. *jacutensis* Sukacz., 5 – var. *amurensis* Kolesn. Географические группы популяций: а – f. *scotica* Schott., б – f. *rhodopaea* Svob., в – f. *tavrica* (nova, nom. prov.), г – f. *cretacea* Kalenisz. ex. Kom., д – f. *buzulukica* (nova, nom. prov.), е – f. *turgaica* (nova, nom. prov.), ж – f. *altaica* (nova, nom. prov.), з – f. *tyvinica* (nova, nom. prov.), и – f. *mongolica* Litv

В горных сосновых лесах Южного Урала, Северного Кавказа и Карпат почти полная фенологическая изоляция (свыше 95%) разновысотных поселений сосны обыкновенной, произрастающих на одном склоне, установлена при разности высот их местообитаний более 350-400 м. Она обусловлена ежедневной разницей в температуре их ризосферы (4,0-5,0 °C). Аналогичная степень изоляции разновысотных популяций *Pinus flexilis* найдена в Скалистых горах Колорадо (Shuster et. al., 1989). При меньшей разности альтитуд (200-250 м) наблюдается лишь частичное перекрытие (20-50%) фенофаз пыления-цветения дендроценозов сосны.

С целью выявления факторов дистанционной изоляции популяций нами детально изучены закономерности распространения пыльцы и семян сосны от лесных массивов, полос и отдельных деревьев, определяющие процессы миграции, репродуктивной изоляции и гибридизации популяций (Санников, Гришина, 1979; Санников, Петрова, 2003). Показано, что дистанционная изоляция популяций, связанная с гиперболическим уменьшением потоков пыльцы по мере увеличения расстояния от ее источника, на порядок меньше изоляции, обусловленной быстрым уменьшением плотности потоков семян между ними. Впервые выявлено дальнейшее и быстрое (до 17 км за 10 лет) расселение самосева сосны обыкновенной и ели европейской вдоль русел горных рек в Украинских Карпатах (Санников, Санникова, 2007).

Установлена достаточно тесная достоверная связь ($r = +0,64$) генетической дистанции (Nei, 1972) с предложенным нами индексом интегральной изоляции. Показано, что в условиях сильно дизъюнктивного ареала (небольшие изоляты сосны в Карпа-

тах) ведущую роль в детерминации генетической дистанции играет дистанционная изоляция ($r = 0,76$), меньшую - фенологическая ($r = 0,109$) и горномеханическая ($r = 0,095$) формы изоляции.

Фенотипическая дифференциация. Между смежными равнинными популяциями сосны в суходольных (*Pineta hylocomiosa*, *P. cladinosa*) и болотных (*P. sphagnosa*) биогеоценозах южной части лесной зоны Западной Сибири и Русской равнины и разновысотными изолированными популяциями в Карпатах и в меньшей мере на Южном Урале наблюдаются достоверные фенотипические различия. Они установлены как по отдельным признакам (цвет микростробилов и шишек, форма апофиза, размеры шишек, хвои и ее анатомических элементов и т. д.), так и по их комплексам.

В посевах потомств (F_1) полусибов на выравненном экофоне показаны достоверные различия в демографических (энергия прорастания и всхожесть семян, выживание и динамика численности сеянцев), морфологических (число и цвет семядолей, количество и размеры побегов и корней), фенологических (сроки вегетации) и экофизиологических (толерантность проростков к крайностям гидротермического режима субстрата) параметрах между суходольными и болотными популяциями Западной Сибири, Русской равнины и разновысотными горными популяциями. Наиболее ярко выраженные альтернативные (вероятно, генетически фиксированные) различия установлены между суходольной и болотной сосной по форме главных корней сеянцев, 90% которых у первой растет вертикально, а у второй – латерально (Петрова, Санников, 1996).

На меридиональной трансекте, пересекающей ареал сосны в Зауралье и Северном Тургае, показано резкое увеличение фенотипического расстояния Махалонобиса по комплексу признаков шишек - с 5,0 до 45,0 - и числа смоляных каналов хвои при переходе от лесостепи к островным борам Тургайской ложбины (Санников, Петрова, 2003).

Резкая фенотипическая дифференциация популяций *Pinus sylvestris* (увеличение расстояния Махалонобиса в 7-10 раз) найдена на субмеридиональных трансектах в Европе при их переходе через крупные горные хребты альпийской системы - Пиренеи, Карпаты и Кавказ. Анализ на тех же трансектах состава «маркерных» монотерпенов (дельта-3-карена и бета-пинена), проведенный нами по дан-

ных других авторов (Чудный, Проказин, 1973; Райт, 1978), выявил еще более резкие фенотипические различия (Санников и др., 2005).

Дискриминантный анализ морфологических признаков шишек в центральной и восточной частях ареала сосны выявил сравнительно небольшие средние фенотипические расстояния Махалонобиса между группами популяций ландшафтно-географических стран центральной части ареала *Pinus sylvestris* - Русской равнины, Западной Сибири, Средней Сибири и Центрального Казахстана - и их достоверно большую фенотипическую дифференциацию от маргинальных групп островных популяций Северного Кавказа, Карпат, Приамурья и Центральной Якутии (рисунок 2, а).

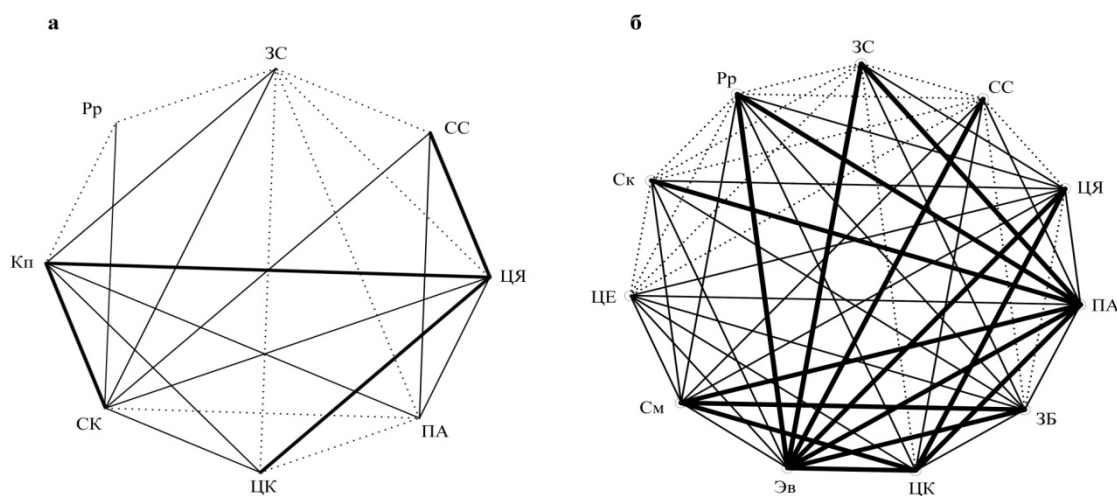


Рисунок 2 - Средние фенотипические расстояния Махалонобиса D^2 (а) и генетические дистанции Ней D_{N78} между группами популяций сосны обыкновенной ландшафтных регионов Северной Евразии и Средиземноморья

Условные обозначения рангов дифференциации популяций: тонкие пунктирные линии - D^2 - меньше 10, D_{N78} - меньше 0,015 (ранг популяций); тонкие сплошные линии - D^2 - 10-20, D_{N78} - 0,016-0,025 (ранг географических групп популяций); толстые сплошные линии - D^2 - больше 20, D_{N78} - 0,026 и выше (географические расы).

Ландшафтные регионы: См - Средиземноморье, ЦЕ - Центральная Европа, Ск - Скандинавия, Кп - Карпаты, Эв - Эвксинская провинция, СК - Северный Кавказ, Рр - Русская равнина, ЗС - Западная Сибирь, ЦК - Центральный Казахстан, СС - Средняя Сибирь, ЗБ - Забайкалье, ЦЯ - Центральная Якутия, ПА - Приамурье.

Генетическая дифференциация. В подзоне предлесостепи и средней тайги Западной Сибири, генетическая дистанция Ней (D_{N72}) между соседствующими (на расстоянии 100 - 300 м) суходольными субпопуляциями *Pinus sylvestris* незначительны (D_{N72} 0,002-0,003). Это связано с синхронностью фенофаз их пыления и цветения в пределах одного лесного массива, различающихся не более чем на 1,0-1,5 дня, и свидетельствует о их принадлежности к генетически единым метапопуляциям. Между смежными ценопопуляциями сосны на верховых болотах генетические дистанции примерно вдвое выше, что, вероятно, обусловлено гетерогенностью их почвенной среды.

В то же время генетические дистанции между смежными болотными и суходольными популяциями (D_{N72} - 0,010-0,022; в среднем - 0,016) в юж-

ной части лесной зоны Западной Сибири в три-семь раз больше, чем между соседствующими суходольными выборками, и в два-четыре раза выше, чем между смежными болотными. Резкое увеличение в экотоне болота и суходола градиента генетической дистанции Ней (ГТД) (рисунок 3, а), наряду с изменением комплекса других фенотипических признаков в природных популяциях и посевах их потомств является свидетельством местонахождения здесь одной из наиболее отчетливо выраженных границ популяций растений на непрерывном ареале. Однако в подзоне средней тайги, где интегральная репродуктивная изоляция смежных поселений сосны на суходоле и болоте в полтора-два раза меньше, D_{N72} , между ними уменьшается в несколько раз (0,004-0,007), обычно не достигая популяционного ранга. По-видимому, это обусловлено здесь

более поздним расселением сосны с суходолов на смежные болота и меньшим числом поколений и временем действия изоляции, отбора и других факторов микроэволюции (Петрова и др., 1989; Санников, Петрова, 2003).

На основе радиодатирования макроостатков сосны (хвои и древесины) и соответствующих слоев торфа, извлеченных со дна верховых болот Западной Сибири, по генетическим дистанциям Неи (Nei, 1972) нам впервые удалось провести непосредственное определение скорости микроэволюционной генетической дивергенции между сухольными и болотными популяциями. В подзоне предлесостепи она ($D_{N72} - 0,0028/1000$ лет) оказалась в 3-4 раза выше, чем в средней тайге ($D_{N72} - 0,0009/1000$ лет).

В соответствии с уровнями интегральной репродуктивной изоляции средняя генетическая дистанция ($D_{N72} - 0,011$) между предгорными изолятами сосны в Карпатах, произрастающими на высоте 420-450 м над уровнем моря, и ГГД между ними в несколько раз ниже, чем между среднегорными (850-1000 м) изолятами ($D_{N72} - 0,031$). Средняя генетическая дистанция D_{N72} между разновысотными предгорными и горными популяциями в Карпатах ($D_{N72} - 0,024$), расположенными в 25-30 км друг от друга, в два раза больше, а ГГД между ними на порядки величин больше, чем между популяциями на

Русской равнине, отстоящими на сотни километров друг от друга (Санников и др., 1997).

На Северном Кавказе в условиях почти непрерывного ареала, несмотря на почти полную фенологическую изоляцию разновысотных поселений сосны (95-100%), D_{N72} между ними не превышает 0,003-0,004, что свидетельствует о принадлежности их к одной метапопуляции.

Таким образом, в зависимости от типа ареала разновысотные выборки деревьев могут представлять либо смежные субпопуляции (в случае непрерывного ареала), либо различные популяции (в случае горных изолятов). С помощью метода ГГД на небольшом участке (60 км) трансекты между островными степными борами Арало-Тургай Аракарагай и Аманкарагай выявлен отчетливый перелом в аллозимной структуре популяций сосны (см. рисунок 3, б). При небольшой генетической дистанции Неи между ними ($D_{N72} - 0,019$) ГГД, по сравнению с таковым в лесостепном Притоболье, возрос здесь сразу в три-пять раз. Это свидетельствует о существовании генетической границы между группами популяций лесостепи Западной Сибири и степной зоны Арало-Тургай. Кластерный анализ и ординация в трехмерном поле координат также свидетельствуют, что популяции, произрастающие в Тургайской ложбине - аманкарагайская и наурзумская, - образуют генетически специфичную группу.

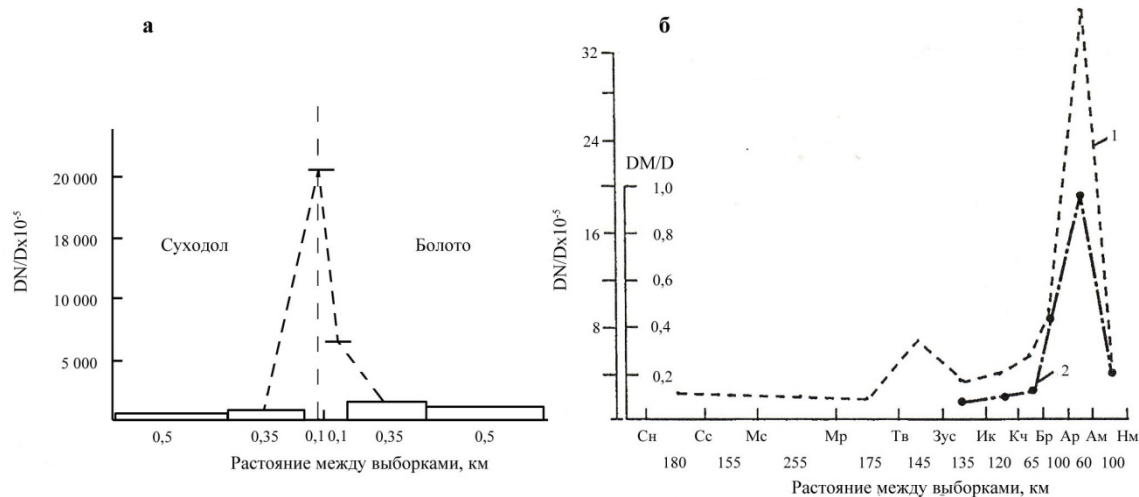


Рисунок 3 - Градиенты генетических дистанций Неи ($D_{N72}/D \times 10^{-5}$) и границы популяций и их географических групп: а – на трансекте суходол – болото в подзоне предлесостепи Западной Сибири (Заводоуспенское); б – на трансекте Западная Сибирь – Северный Тургай, Сн – Сыня, Сс – Северная Сосьва, Мс – Малая Сосьва (по данным В.Л.Семерикова, 1992)
 Остальные шифры – на рисунке

Не менее резко выраженные генетические границы между популяциями *Pinus sylvestris* установлены в зонах перехода геногеографических трансект через крупнейшие горные хребты Южной Европы – Пиренеи, Украинские Карпаты и Большой Кавказ. Генетические дистанции Неи (Nei, 1972) с 0,008-0,018 в расположенных к северу от них регионах возрастают здесь втрое - до 0,024-0,056, а ГГД, соответственно, - с $7,9-20,5 \cdot 10^{-5}$ до $38,3-$

$480,0 \cdot 10^{-5}$, т.е. на порядок величин (Санников и др., 2005).

И, наконец, максимальный уровень генетических дистанций и их градиентов выявлен между небольшими изолятами *P. sylvestris*, расположенными в смежных долинах рек Украинских Карпат – Свищи, Ломницы, Быстрицы Надворнянской и Прута. Средняя D_{N78} между четырьмя парами этих изолятов составляет 0,024, а средняя $D_{N72} - 0,029$.

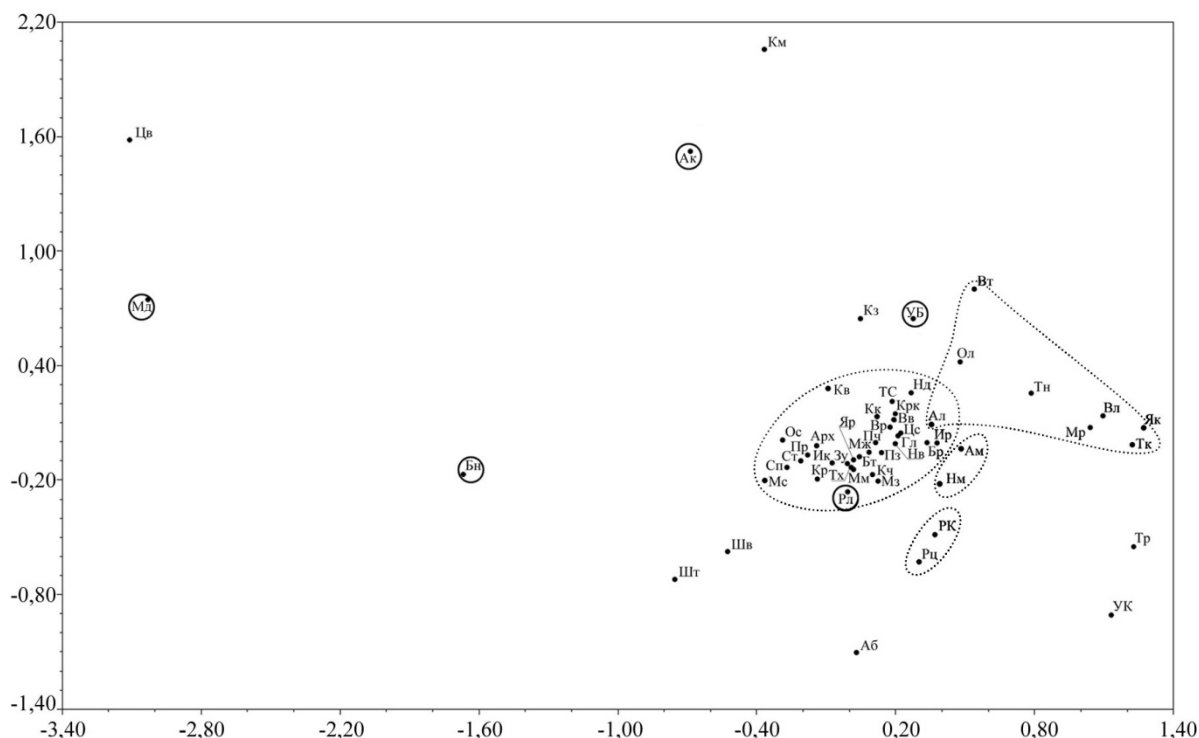


Рисунок 4 - Ординация популяций *Pinus sylvestris* L. в двумерном пространстве на основе генетической дистанции Ней (Nei, 1978)

Шифры выборок: Аб – Альба, Ак – Актогай, Ал – Алдан, Ам – Аманкарагай, Арх – Архангельск, Бн – Бартин, Бр – Братск, Бт – Брест, Вв – Ванавара, Вл – Вилуйск, Вр – Воронеж, Вт – Витим, Гл – Геологическая, Зу – Заводоуспенское, Ик – Ик, Ир – Иркутск, Кв – Киев, Кз – Кызыл, Кк – Красноярск, Км – Комсомольск на Амуре, Крк – Каркаралинск, Кр – Креслице, Кч – Кочердык, Мд – Мадрид, Мж – Междуреченск, Мз – Мезень, Мм – Мурманск, Мр – Мирный, Мс – Москва, Нд – Надым, Нв – Нижневартовск, Нм – Наурзум, Ол – Олекминск, Ос – Осло, Пз – Петрозаводск, Пр – Пирин, Пч – Печора, РК – Роман-Кош, Рл – Рила, Рц – Рипца, Сп – Сарапул, Ст – Степанаван, Тк – Таксимо, Тн – Тында, ТС – Тарко-Сале, Тр – Тура, УБ – Улан-Батор, УК – Усть-Каменогорск, Цв – Циви, Цс – Цасучей, Шв – Шварцвальд, Шт – Шотландия, Як – Якутск, Яр – Ярцево

Генетическая дифференциация и сходство 55 выборок сосны обыкновенной, представляющих различные регионы ареала, показаны в двумерном пространстве ординации (рисунок 4). Большая часть популяций сосредоточена в компактном блоке, в который входят выборки из Балкан, Центральной, Северной и Восточной Европы, Западной и Средней Сибири и Центрального Казахстана. От этого основного ядра генофонда обособляются группы популяций Центральной Якутии (Витим – Якутск), Арало-Тургая (Аманкарагай, Наурзум) и Крыма с западным Закавказьем (Роман-Кош, Рипца). Вокруг основного блока выборок на более или менее значительном удалении от него, отражающем генетическую дивергенцию, расположены маргинальные южные и восточные – Мадрид, Альба (Апеннины), Бартин (Анатолия), Циви (Кахетия), Актогай, Усть-Каменогорск, Комсомольск на Амуре, – а также маргинальные северные – Шотландия и Тура. Аналогична группировка выборок и на кластере, построенном на основе генетических дистанций Ней (Nei, 1978).

Судя по размещению в поле ординации популяций третичных рефугиумов сосны обыкновенной, один из которых, вероятно, находится в Северной

Монголии (Санников, Петрова, 2003), а два другие на Балканах, Пиренейском и Малоазиатском полуостровах (Lang, 1994; Soranzo et al., 2000; Cheddadi et al., 2006), можно предположить следующие пути миграции популяций в плейстоцене.

В восточной части ареала потоки генов *Pinus sylvestris* путем эстафетной анемохории и гидрохории семян (Санников, Санникова, 2007) распространялись из анцестрального северомонгольского рефугиума (Улан-Батор). Отсюда миграция популяций в постгляциальные фазы протекала в трех направлениях: 1. В Центральную Якутию, вдоль бассейна р. Лены. 2. На север и северо-запад вдоль Ангары и Енисея и далее вдоль рек Западной Сибири вплоть до Тарко-Сале и Надыма. 3. На запад (Кызыл).

Показательно, что популяции сосны в Центральной, Восточной Европе и даже в Скандинавии (Осло, Лунд, Брест, Москва, Киев, Воронеж) почти не дифференцированы ($D_{N78} = 0,001-0,005$) от популяций Балканского рефугиума (Пирин, Рила). Вероятно, это свидетельствует о балканском происхождении популяций Европы и Русской равнины, чему могла способствовать быстрая гидрохория семян сосны по рекам, текущим здесь на север (Санников,

Санникова, 2007). В широтном же направлении расселение сосны (вне перигляциальных зон), вероятно, хотя и с меньшей скоростью, происходило не только в межледниковые, но и в длительные ледниковые фазы плейстоцена, например, в Валдае.

И, наконец, можно допустить вероятность расселения сосны из других древних южных рефугиумов, расположенных на Пиренейском полуострове (Lang, 1994), в Малой Азии или на крайнем юге Казахского мелкосопочника (Актогай), а также из вторичных позднеплейстоценовых рефугиумов, сохранявшихся в плейстоцене на севере Альп (Cheddadi et al., 2006;), Карпат (Lang, 1994), в Крыму (Роман-Кош), Казахском мелкосопочнике (Тахтаброд, Каркаралинск), на Южном Урале (Зилаир) и в верховьях Иртыша (Усть-Каменогорск). При этом встречные потоки генов из смежных рефугиумов могли смешиваться в промежуточных зонах, проникая далеко друг в друга (рисунок 4) и способствуя выравниванию генофонда популяций в северной части ареала.

Анализ средних генетических дистанций между группами популяций 11 ландшафтных регионов в пределах всего ареала *Pinus sylvestris* выявил максимальные отличия их генофонда (от всех остальных) в средиземноморской ($D_{N78} = 0,026$), эвксинской (0,030), приамурской (0,027) и центральной-кутской (0,022) группах (рисунок 3, б). В общем уровень генетической дивергенции островных групп популяций южных и восточных ландшафтных стран Северной Евразии от групп популяций стран центральной части ареала в среднем примерно в два раза выше, чем между последними ($D_{N78} = 0,017$). Эти маргинальные группы могут быть предварительно выделены в системе вида *Pinus sylvestris* L. в качестве географических рас.

Наиболее дифференцированы от популяций центральной части ареала длительно изолированные в позднем кайнозое популяции *Pinus sylvestris* в климатически специфичных регионах Пиренейского полуострова и Восточного Закавказья. Средняя D_{N78} «мадридской» выборки (Центральные Кордильеры) от 20 европейских и сибирских выборок центральной части ареала составляет $0,051 \pm 0,003$. В соответствии с нашей эмпирической шкалой (Санников, Петрова, 2003) такая степень дивергенции соответствует уровню подвида. Высокий уровень аллозимной дифференциации иберийских популяций сосны обыкновенной от центральноевропейских ранее был показан ранее (Prus-Glowacki et al., 1993) и позднее подтвержден результатами ДНК-анализа. Обобщая результаты градиентного феногенетического анализа популяций на субмеридиональной трансекте Мурманск – Мадрид (Санников и др., 2005) и литературные данные (Vidaković, 1991; Prus-Glowacki et al., 1993) в юго-западной части ареала *Pinus sylvestris* можно выделить эколого-генетически специфичный пиренейский подвид - *Pinus sylvestris* L., ssp. *iberica* Svoboda (Петрова и др., 2005).

Средняя дистанция D_{N78} кахетинской горной островной популяции (на горе Циви, Грузия) от 25

выборок основной части ареала *Pinus sylvestris* равна 0,051. Однако D_{N78} от тех же популяций степанаванской выборки (Армения) оказалась в 2,5 раза меньше (0,019). Относительно небольшой средний внутривидовой уровень генетической дифференциации восточнозакавказских популяций сосны обыкновенной от североевразийских ($D_{N78} = 0,035$) несомненно свидетельствует о их принадлежности к системе вида *Pinus sylvestris* L. Это не позволяет выделить здесь самостоятельные виды, например *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch (или *Pinus armena*), как это делают систематики на основании морфофенотипических признаков (Бобров, 1978; Орлова, 2001). Тем не менее выявленная нами довольно высокая степень генетической дифференциации восточнозакавказских популяций от североевразийских позволяет предположить существование здесь особого подвида *Pinus sylvestris* L., ssp. *kochiana* (Klotzsch ex C. Koch) Eliçin. Для проверки этой гипотезы требуется дальнейшее изучение гено- и фенотипической структуры популяций сосны в Восточном Закавказье.

В итоге эмпирического обобщения результатов аллозимного анализа (свыше 200 выборок), фенотипической дифференциации популяций (77 выборок) и литературных данных нами разработана шкала генетических дистанций между внутривидовыми категориями сосны обыкновенной, позволяющая оценивать их популяционно-таксономический ранг (Санников, Петрова, 2003). На ее основе в структуре вида *Pinus sylvestris* L. предварительно выделены 2 подвида – пиренейский и восточнозакавказский, 7 географических рас и 11 географических групп популяций (рисунок 1).

В межвидовом филогенетическом плане сравнительный фенотипический и аллозимный анализ смежных маргинальных популяций *Pinus sylvestris* и близкородственных видов подсекции *Sylvestres* показал достоверно большую степень феногенетической дифференциации сосны обыкновенной от *Pinus pallasiana* в Крыму, чем от *Pinus densiflora* и *Pinus funebris* в Приморье. Это, как и результаты ДНК-анализа (Wang et al., 1999), подтверждает нашу гипотезу о восточноазиатском анцестральном центре происхождения вида *Pinus sylvestris* L. (Санников, Петрова, 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в итоге исследований методические принципы, методы и закономерности репродуктивной изоляции, феногеногеографии, хорологических градиентов и границ популяций сосны обыкновенной могут служить основой для дальнейшего экогенетического изучения хорогенетической дифференциации, микроэволюции, филогении и таксономического подразделения популяций древесных растений в пределах их ареалов, а также для разработки адекватных методов их селекционного и лесосеменного картографирования и районирования на популяционно-генетической основе.

К числу ключевых перспективных направлений исследований по проблеме феногеографии популяций древесных растений можно отнести:

1. Разработку количественных (многомерно-статистических) методов сопряженного градиентного фено- и географического анализа популяций на различных биохорологических уровнях.

2. Количественное изучение различных форм и интегральной репродуктивной изоляции, способов и путей миграции популяций как эколого-географических механизмов (факторов) их феногенетической дифференциации.

3. Широкомасштабный градиентный феногеографический анализ (территориальная съемка) структуры, полиморфизма, градиентов и границ популяций главных лесообразующих видов и составление адекватных баз данных и картосхем.

4. Изучение внутри- и межвидовых филогенетических связей близкородственных видов с целью выявления анцестральных центров происхождения, путей миграции, плейстоценовых рефугиумов и вероятности гибридизации популяций и видов.

5. Ревизию популяционно-таксономической структуры видов и разработку картосхем их внутривидовой систематики на междисциплинарной феногеографической основе.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Бобров, Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР [Текст] / Е.Г.Бобров - Л.: Наука, 1978. - 187 с.
- Гончаренко, Г.Г. Исследование генетической структуры и уровня дифференциации у *Pinus sylvestris* L. в центральных и краевых популяциях Восточной Европы и Сибири / Г.Г. Гончаренко, А.Е. Силин, В.Е. Падутов // Генетика. - 1993. - Т. 29. - № 12. - С. 2019-2037.
- Ирошников, А.И. Полиморфизм хвойных Сибири / А. И. Ирошников // Проблемы лесоведения Сибири. - М.: Наука, 1977. - С. 98-123.
- Крутовский, К.В. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* DuRoi. Сообщение 2. Уровни аллозимной изменчивости в природной популяции Западного Саяна / К.В. Крутовский, Д.В. Политов, Ю.П. Алтухов // Генетика. - 1988. - Т. 24. - С. 2310-2315.
- Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. *Pinaceae* на Урале) [Текст] / С.А. Мамаев. - М.: Наука. - 1972. - 284 с.
- Орлова, Л.В. Систематический обзор дикорастущих и некоторых интродуцированных видов рода *Pinus* L. (*Pinaceae*) флоры России / Л.В. Орлова // Новости систематики высших растений. - Санкт-Петербург. 2001. - Т. 33. - С. 7-41.
- Петрова, И.В. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. [Текст] / И.В. Петрова, С.Н. Санников, Екатеринбург: УрО РАН, 1996. - 159 с.
- Петрова, И.В., Генетическая дифференциация болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири / И.В. Петрова // Экология. - 1989. - № 6. - С. 39-44.
- Попов, П.П. Ель европейская и сибирская / П.П. Попов. - Новосибирск: Наука, 2005. - 232 с.
- Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная / Л.Ф. Правдин - М.: Наука. - 1964. - 189 с.
- Путенихин, В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: Автореф. дис. ... д-ра биол. Наук / В.П. Путенихин. - Красноярск. - 2000. - 48 с.
- Санников, С.Н. Изоляция и типы границ популяций у сосны обыкновенной / С.Н. Санников // Экология. - 1993. - № 1. - С. 4-11.
- Санников, С.Н. Экспериментальное изучение дальности разлета пыльцы сосны в древостое / С.Н. Санников, И.В. Гришина // Экология. - 1979. - № 1. - С. 91-93.
- Санников, С.Н. Генетическая дифференциация популяций сосны обыкновенной в Карпатах и на Русской равнине / С.Н. Санников [и др.] // Экология. - 1997. - № 3. - Р. 139-142.
- Санников, С.Н. Дифференциация популяций сосны обыкновенной [Текст] / С.Н.Санников, И.В. Петрова.- Екатеринбург: УрО РАН, 2003. - 248 с.
- Санников, С.Н. Градиентный геогеографический анализ популяций *Pinus sylvestris* L. в Европе / С.Н. Санников [и др.] // Экология. - 2005. - № 6. - С. 415-420.
- Санников, С.Н. Гипотеза гидрохорного расселения популяций хвойных древесных растений / С.Н. Санников, Н.С. Санникова // Экология. - 2007. - № 2. - С. 83-87.
- Райт, Д.В. Введение в лесную генетику [Текст] / Д.В. Райт. - М.: Лесн. пром-сть, 1978. 471 с.
- Чудный, А.В. Географическая изменчивость состава терпентинных масел сосны обыкновенной на территории СССР/ А.В. Чудный, Е.П. Проказин // Растит. ресурсы. - 1973. - Т. 9. - № 4. - С. 494-503.
- Cheddadi, R. Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*/ R. Cheddadi, at oll // Global Ecol. Biogeogr., 2006. N. 15. P. 271-282.
- Bergmann, F. Herkunfts-Identifizierung von Forstsaatgut auf der Basis von Isoenzym-Genhäufigkeiten/ F. Bergmann, // Allg. Forst-Jagd-Ztg. 1975. Jg 146. H. 10. P. 191-195.
- Hamrick, J.L. Genetic structure of geographically marginal populations of ponderosa pine/ J. L.Hamrick, H M.Blanton, K. J. Hamrick // Amer. J. Bot. 1989. V.76. P. 1559-1568.
- Lang, G. Quartäre Vegetationsgeschichte Europas: Methoden und Ergebnisse. / G. Lang, Jena; Stuttgart; New York. - 1994. - 462 p.
- Mitton, J. B. Genetic differentiation in ponderosa pine along a steep elevational transect / J. B.Mitton, , K. B.Sturgeon, M. L. Davis // Silvae Genetica. 1980. V. 29. P. 100-103.
- Nei, M. Genetic distances between populations / M. Nei, // Amer. Naturalist. 1972. V. 106. P. 283-292.

- Nei, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals / M. Nei, // Genetics, 1978. V. 89. P. 583 - 590.
- Rohlf, F.G. NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. № 1. V.1. 1988.
- Shuster, W. S. B. Gene flow in limber pine: evidence from pollination phenology and genetic differentiation along an elevational transect / W. S.Shuster, , D.L.Alles, J. B. Mitton // Amer. J. Bot. 1989. V. 76. № 9. P.1395-1403.
- Semerikov, V.L. Genetic relationship among Eurasian and American Larix species based on allozymes / V.L.Semerikov, M Lascoux // Heredity. 1999. V. 83. P. 62-70.
- Szmidt, A.E. Molecular systematics and genetic differentiation of *Pinus sylvestris* (L.) and *P. densiflora* (Sieb. et Zucc) / A.E. Szmidt, , X.R. Wang // Theor. Appl. Genet. 1993. 86. P. 159-165.
- Soranzo, N. Patterns of variation at a mitochondrial sequence-tagged-site locus provides new insights into the postglacial history of European *Pinus sylvestris* populations / N.Soranzo, , R.Alia, J.Provan, W. Powell// Molecular Ecology. 2000. Vol. 9. Issue 9. P. 1205-1211.
- Swofford, D.L. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics / D.L.Swofford, R.B. Selander // J. Heredity. 1981. V. 72. P. 281-283.
- Vidaković, M. Conifers: Morphology and Variation. / M. Vidaković, Zagreb: Graficki Zavod Hrvatske. 1991.

Поступила в редакцию 1 августа 2007 г.
Принята к печати 15 сентября 2007 г.