

Эколого-генетическая оценка состояния лесных генетических резерватов на территории Свердловской области

В.А. Лебедев, мл.н.с., **С.А. Шавнин**, д.б.н., профессор, ФГБУН Ботанический сад УрО РАН

Для сохранения генофонда основных лесобразующих пород в 1982–1984 гг. в разных природно-климатических зонах Свердловской области были выделены и сохранены участки леса с наиболее высокими лесоводственными характеристиками – лесные генетические резерваты (ЛГР). Всего в области было заложено 111 резерватов средней площадью около 1000 га. В 2004 г. управление лесного хозяйства Свердловской области утвердило выделенные ранее территории [1]. Методика выделения ЛГР в 1982–1984 гг. базировалась на доступных в тот момент знаниях о генетико-популяционной структуре сохраняемых лесобразующих пород. До настоящего времени проверки состояния и значимости сохраняемых насаждений не проводилось. В качестве модельного вида в нашей работе используется сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.).

Материал и методы исследования. В связи с тем, что использование нескольких взаимодополняющих методов позволяет получить более объективную оценку состояния объекта [2], для определения генетической структуры исследуемых выборок использовали как общепринятые методы изозимного анализа, так и фенотипические маркеры. При анализе данных применяли вычисляемое на основании данных маркеров обобщённое расстояние Махаланобиса (D^2), которое коррелирует с генетическими дистанциями [3].

Анализ морфологии семян и шишек проведён в выборках *Pinus sylvestris* из 9 ЛГР, всего исследовано 214 деревьев (в среднем по 20–25 на ЛГР). С каждого дерева отбирали для изучения количественных и качественных параметров по пять шишек (всего 1070 шт.). Количественные параметры изучали на двух семенах и двух чешуях из соответствующих мест каждой шишки. Изучен комплекс из 38 (из них 13 являются относительными) количественных и 3 качественных признаков [4]. Полученные данные были обработаны методами дискриминантного, дисперсионного и кластерного анализов.

С целью выявления степени сходства и различия между выборками по комплексу количественных признаков использовали обобщённое расстояние Махаланобиса (D^2). Изучали следующие морфологические признаки: качественные – цвет шишки, цвет семян, тип шишки по форме апофиза. Количественные – масса шишки (г), длина и ширина закрытой шишки (мм), ширина раскрытой шишки (мм), длина семян с крылаткой (мм), длина и ширина семян и их крылаток (мм), длина от основания до самого широкого места шишки (мм), длина и

ширина наиболее крупной чешуи при основании (мм), длина и ширина наиболее крупной чешуи из самого широкого места шишки (мм), число семян в шишке (общее, спелых, недоразвитых, пустых), общее число чешуй, число и доля семенных чешуй; ширина, высота, длины задней и передней части апофиза, длина его основания (мм).

Материал был собран на территориях следующих ЛГР (рис.): Билимбаевский № 2 (Блб-2), Красноуфимский № 2 (Кр-уф-2), Кушвинский № 3 (Куш-3), Салдинский № 1 (Слд-1), Каменск-Уральский № 2 (К-Ур-2), Серовский № 1 (Сер-1), Карпинский № 4 (Крп-4), Камышловский № 1 (Кмш-1), Артинский № 2 (Арти-2). Расстояния между крайними точками составляют около 400 км по широте и 300 км по долготе.

При анализе аллельного состава изоферментов по общепринятым методикам [3] изучено 5 выборок материала хвои и почек сосны, собранного на территориях следующих ЛГР: Карпинский № 4 (Крп-4), Кушвинский № 3 (Куш-3), Артинский № 2 (Арти-2), Красноуфимский № 2 (Кр-уф-2), Талицкий № 2 (Тал-2). Расстояние между крайними точками составляет около 350 км как по широте, так и по долготе. В каждом из пяти резерватов изучено 41–48 деревьев. Параметры полиморфизма и генетические дистанции N_{1972} , N_{1978} рассчитаны на базе пакета программ BIOSYS. Изучено 12 белковых локусов девяти кодирующих ферментных систем: алкогольдегидрогеназы (*adh-1*), шикиматдегидрогеназы (*skdh-1*, *skdh-2*), 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (*6-pgd*), формиатдегидрогеназы (*fdh*), глутамат-дегидрогеназы (*gdh*), диафоразы (*dia-2*), глутамат-оксалоацетаттрансаминазы (*got-2*, *got-3*), фосфоглюкомутаза (*pgm-1*, *pgm-2*), эстеразы (*est-f*).

Результаты анализа морфологии семян и шишек. Проведённое попарное сравнение всех 9 выборок по совокупности 41 признака с помощью дискриминантного анализа (с учётом особенностей качественных и количественных признаков) показало достоверные ($P < 0,05$) отличия между большинством выборок. Недостоверными ($P > 0,05$) оказались различия между выборками в двух случаях: Сер-1 и Блб-2, Сер-1 и Слд-1. С целью получения числового значения дистанций между выборками по комплексу всех карпологических признаков с помощью метода дискриминантного анализа была получена матрица квадратов расстояний Махаланобиса. По данным визуализации результатов при помощи метода кластерного анализа Варда все выборки были разбиты на четыре группы: № 1 (Крп-4), № 2 (Куш-3), № 3 (Сер-1, Блб-2, Слд-1) и № 4 (Кмш-1, Кр-Уф-2, К-Ур-2, Арти-2)

(рис.). Группы выборок сравнили с помощью дискриминантного анализа. Изучение полученных при визуализации результатов диаграмм рассеивания по трём осям в каноническом пространстве показало следующие закономерности. По оси № 1 (условно «север – юг») чётко прослеживается широтное распределение групп выборок: от наиболее северной (Крп-4) до наиболее южной группы выборок (Кмш-1, Кр-Уф-2, К-Ур-2, Арти-2). По оси № 2 (условно «здоровый – больной») резко выпадает группа № 1 (Куш-3), в которой при сборе материала были отмечены слабая урожайность и значительная доля больных шишек на деревьях (для анализа использовались только здоровые), судя по характеру повреждений и характерным для данного региона вредителям, поражённым шишковой огнёвкой [5]. Вклад оси № 3 в распределение групп слабо выражен. Анализ вклада каждого из признаков в каждую из осей показал, что: распределение по оси «север – юг» коррелирует прежде всего с показателями формы шишек, чешуй и семян. Распределение по оси «здоровый – больной» характеризует прежде всего связь с признаками,

напрямую отражающими продуктивность (число и доля семенных чешуй, спелых семян). Уязвимость репродуктивных органов хвойных к воздействиям на растения неблагоприятных биотических факторов выражается, как неоднократно отмечалось, в снижении продуктивности [6]. Ось № 3 связана с набором признаков, смысл которого пока не установлен.

Для более точной оценки зависимости морфологических признаков от фактора широтной зональности все выборки были сгруппированы по признаку: лесорастительный район [7]: группа 1 – «Лесостепь» (Кмш-1, Кр-Уф-2, К-Ур-2, Арти-2), группа 2 – «Южная тайга» (Блб-2, Слд-1), группа 3 – «Средняя тайга» (Сер-1, Куш-3, Крп-4). С помощью однофакторного дисперсионного анализа каждого из карпологических признаков по фактору лесорастительного районирования была показана явная клинальная направленность изменений большинства количественных признаков и отсутствие подобной закономерности по всем качественным признакам, что соответствует имеющимся в литературе данным [3].

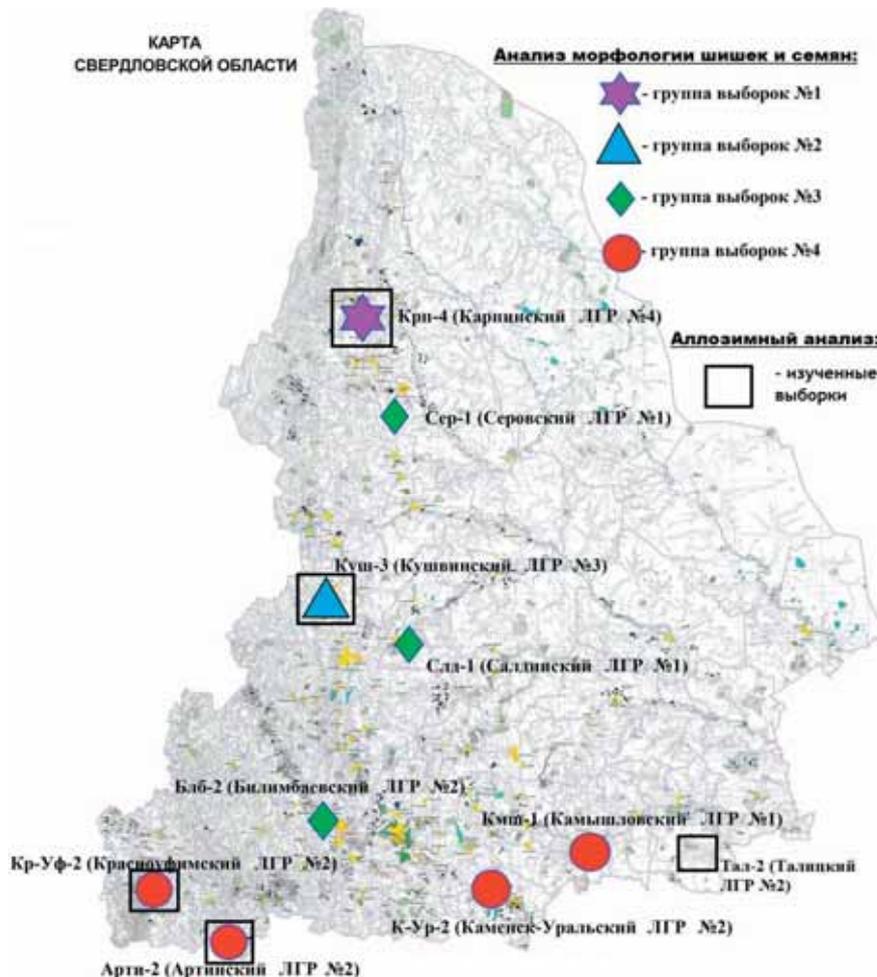


Рис. – Места сбора материала морфологии семян и шишек и аллозимного анализа. Для анализа морфологии показано распределение выборок *Pinus sylvestris* из 9 изученных ЛГР на 4 группы по итогам визуализации при помощи кластерного метода Варда, полученной в результате дискриминантного анализа всех карпологических признаков матрицы квадратов расстояний Махаланобиса (D^2)

Результаты анализа аллельного состава изоферментов. Уровни полиморфизма и гетерозиготности изученных выборок (табл. 1) соответствуют значениям, типичным для изучаемого региона [3, 8]. Значения величин наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности для всех исследованных выборок различаются несущественно (разница статистически недостоверна), что говорит об относительной стабильности генофонда в каждом случае. Величины генетических дистанций Неи (D_{N78}) между изученными выборками *Pinus sylvestris* варьируют от 0,008 до 0,030 (табл. 2).

В полученном распределении их значений между группами выборок ЛГР, с точки зрения лесорастительного районирования относящихся к лесостепи (Кр-уф-2, Арти-2, Тал-2) и к средней тайге (Крп-4, Куш-3), наблюдается следующая закономерность: отдельные пары выборок из разных групп (Арти-2 – Куш-3 и Кр-уф-2 – Крп-4) достоверно различаются на более высоких уровнях, чем внутри каждой из групп. Стоит отметить, что Талицкий ЛГР № 2, расположенный на юго-востоке области (рис.), имеет относительно низкие числовые значения генетических дистанций Неи между исследованными выборками, что связано, по-видимому, как с гидрохорным (в направлении основных речных стоков области), так и с анемохорным (через всесезонно преобладающие ветра

западных и юго-западных направлений) влиянием более северных и западных популяций. Следует отметить, что неожиданно высокая генетическая дистанция между выборками Арти-2 и Кр-уф-2 (рис.), наиболее близко расположенными и потенциально гидрохорно связанными по стоку реки Уфы, требует дополнительной проверки.

Анализ литературных источников, в которых для исследований были использованы сходные наборы аллозимных маркеров, показал, что полученные нами значения генетических дистанций между выборками сосны в отдельных случаях выше, чем можно предположить для данной части ареала [8, 9]. Сравнительно более высокий средний уровень генетической дифференциации между древостоями ЛГР связан, по-видимому, с тем, что они исторически менее подвержены усредняющим антропогенным воздействиям на генетическую структуру насаждений.

Значение генетической подразделённости F_{ST} (коэффициент инбридинга популяции относительно всего вида) общности изученных выборок составило 0,041 (табл. 3). Вычисленная на его основе величина межпопуляционного потока генов $N_e m$ в рамках исследованных выборок составила 5,85 мигранта на поколение, что подтверждает достаточно высоко выраженную генетическую подразделённость поселений сосны исследуемых

1. Значения параметров генетического полиморфизма выборок *Pinus sylvestris* из пяти изученных ЛГР

Выборка	A (среднее число аллелей на локус)	P (доля полиморфных локусов)	H_o (наблюдаемая гетерозиготность)	H_e (ожидаемая гетерозиготность)
Куш-3	2,4 (±0,3)	80,0	0,208 (±0,043)	0,247 (±0,052)
Арти-2	2,5 (±0,3)	80,0	0,271 (±0,065)	0,261 (±0,059)
Крп-4	2,3 (±0,3)	73,3	0,246 (±0,058)	0,242 (±0,053)
Кр-уф-2	2,2 (±0,3)	73,3	0,280 (±0,060)	0,279 (±0,059)
Тал-2	2,5 (±0,3)	80,0	0,324 (±0,063)	0,303 (±0,052)

2. Генетические дистанции Неи между исследованными выборками *Pinus sylvestris* из пяти изученных ЛГР

Выборка	Куш-3	Арти-2	Крп-4	Кр-уф-2	Тал-2
Куш-3	*	0,033	0,017	0,013	0,018
Арти-2	0,029	*	0,022	0,020	0,014
Крп-4	0,013	0,018	*	0,029	0,013
Кр-уф-2	0,009	0,016	0,025	*	0,014
Тал-2	0,014	0,010	0,008	0,009	*

Примечание: (над диагональю – D_{N1972} , под – D_{N1978})

3. Параметры F-статистик Райта в общей совокупности выборок *Pinus sylvestris* из пяти изученных ЛГР

Локус	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}	Локус	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}
6-Pgd	-0,010	0,030	0,021	Dia-2	0,014	0,051	0,064
Gdh	-0,040	0,004	-0,036	Got-2	0,152	0,022	0,171
Skdh-1	-0,001	0,027	0,026	Got-3	-0,110	0,031	-0,075
Skdh-2	-0,052	0,025	-0,025	Est-f	-0,068	0,073	0,010
Adh-1	-0,044	0,102	0,062	Fdh	0,150	0,030	0,175
Pgm-1	0,125	0,023	0,145				
Pgm-2	-0,021	0,017	-0,004	M_x	-0,010	0,041	0,031

резерватов. Значения индекса фиксации Райта F_{IT} (коэффициент инбридинга особи относительно изученных популяций вида в целом), а также индекса F_{IS} (коэффициент инбридинга особи относительно её популяции) в совокупности исследованных выборок не противоречат результатам ранее проведённых исследований [8].

Выводы. Данные, полученные с помощью изомимного анализа и изучения анализа морфологических признаков *Pinus sylvestris*, свидетельствуют о том, что изученные выборки достоверно различаются по комплексу морфологических признаков и значениям генетических дистанций Неи. При этом генетическая структура изученных древостоев сосны обыкновенной в системе ЛГР Свердловской области изменяется в соответствии с лесорастительными условиями и региональными особенностями климата и рельефа. Выявленные показатели богатства генофонда (полиморфизм и гетерозиготность) изученных выборок *Pinus sylvestris* соответствуют характерным для данной части ареала.

Вместе с тем для достоверного выявления степени генетического отличия ЛГР Свердловской области от окружающих их фоновых насаждений необходимы дополнительные исследования, ко-

торые позволят повысить объективность оценки уровня биологической ценности (повышенной гетерозиготности, наличия редких аллелей) конкретных древостоев.

Литература

1. Шавнин С.А., Галако В.А., Власенко В.Э., Лебедев В.А. Особенности организации лесных генетических резерватов на Среднем Урале // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 4 (36). С. 222–225.
2. Гришина И.В. Изоляция и фенетические отличия смежных болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной // Экология. 1985. № 5. С. 14–20.
3. Санников С.Н., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.
4. Видякин А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. 2001. № 3. С. 197–202.
5. Падей Н.Н. Краткий определитель вредителей леса. М.: Лесная промышленность, 1972. 288 с.
6. Бажина Е.В., Аминев П.И. Влияние смоляного рака на морфологию побегов и семенную продуктивность макрострилов сосны обыкновенной // Хвойные бореальной зоны. 2013. Т. XXXI. № 5–6. С. 40–54.
7. Мамаев С.А., Махнёв А.К., Семериков Л.Ф. Принципы выявления и сохранения генетических ресурсов древесных растений в лесах СССР // Лесное хозяйство. 1984. № 11. С. 35–38.
8. Филиппова Т.В. Феногеография популяций сосны обыкновенной на Урале / Т.В. Филиппова, С.Н. Санников, И.В. Петрова, Н.С. Санникова. Екатеринбург, 2006. 122 с.
9. Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург, 2012. 272 с.