

Эколого-географическая изменчивость и дифференциация популяций кедрового стланика в Камчатском крае по признакам генеративных органов

В. П. ВЕТРОВА¹, А. П. БАРЧЕНКОВ², Ю. В. САВЕНКОВА¹

¹Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН
683024, Петропавловск-Камчатский, просп. Рыбаков, 19-А
E-mail: v.vetrova@mail.ru

²Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50
E-mail: institute@forest.akadem.ru

Статья поступила 22-04.2013

АННОТАЦИЯ

Проведена оценка эколого-географической изменчивости и дифференциации 22 ценопопуляций кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel (Pinaceae) на п-ове Камчатка и в Корякии по морфологическим и фенотипическим признакам зрелых женских шишек. В выборке шишек из 10 популяций с помощью рентгенографического метода определена жизнеспособность семян. Выявлена широтная особенность фенотипической дифференциации популяций в регионе. Отмечено снижение жизнеспособности семян в северо-восточных популяциях из-за высокой доли семян без зародыша и со слабо развитым зародышем. В среднем по региону доля жизнеспособных семян составляет 52 %, а в северо-восточных популяциях этот показатель снижается до 6–24 %.

Ключевые слова: морфология шишек, фенотипическое разнообразие, популяционная изменчивость, Pinaceae.

Наследственно закрепленные морфологические признаки генеративных органов имеют важное таксономическое и филогенетическое значение и широко используются в изучении изменчивости и дифференциации популяций различных видов хвойных семейства Pinaceae. Полиморфизм генеративных органов и эколого-географическая изменчивость семеношения являются основой для характеристики репродуктивных процессов популяций хвойных и их адаптации к условиям произрастания. Наиболее важными адаптивно-значимыми признаками являются мор-

фологическая структура женских шишек, выживаемость семян на разных стадиях репродуктивного цикла от опыления до созревания шишек, семенная эффективность – процент жизнеспособных семян от общего количества семян в шишках, всхожесть и энергия прорастания семян [Щербакова, 1965; Петрова и др., 2007; Owens et al., 2009].

Кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) – один из наиболее интересных представителей семейства сосновых в северо-восточной Азии, приспособленный к произрастанию в экстремальных для древесных рас-

тений условиях среды [Сочава, 1981; Хоментовский, 1995]. На Дальнем Востоке кедровый стланик – типичный элемент наиболее холодной северной части Тихоокеанской муссонной области [Сочава, 1981; Колесников, 1961]. На Камчатке кедровый стланик распространен повсеместно – от морских побережий до высоты 1400 м, формируя субальпийский пояс на высоте 600–900 м над ур. м. [Хоментовский, 1995]. Исследования морфологической изменчивости и семенной продуктивности кедрового стланика на Камчатке ограничены данными по экологии и географической изменчивости семеношения в центральной и юго-восточной части полуострова [Хоментовский, Хоментовская, 1990; Khomentovsky, 1998]. Эти исследования были направлены на проверку гипотезы о том, что стланик лучше адаптирован к произрастанию в условиях с континентальным климатом по сравнению с морским климатом, что, по мнению авторов, связано с континентальностью климата вероятного центра происхождения вида. Об адаптации кедрового стланика к континентальному климату севера Восточной Азии упоминается и в работе А. И. Ирошниковой [1982]. Вместе с тем по результатам фитогеографических исследований сообщества кедрового стланика формируют субморской, морской и субокеанический секторы субарктической и бореальной зоны растительности Восточной Азии [Krestov et al., 2008], что, вероятно, объясняется их связью с океаничностью климата. Существующие противоречия в оценке репродуктивных процессов и адаптации кедрового стланика к условиям среды определили направление наших исследований на оценку и анализ эколого-географической изменчивости и дифференциации популяций стланика в притихоокеанских районах Дальнего Востока.

В ходе предварительных исследований на примере пяти камчатских ценопопуляций из разных условий произрастания проанализированы возможности оценки дифференциации популяций с использованием методов корреляционного и факторного анализа комплекса 22 морфологических признаков, характеризующих размеры и форму шишек, семян и семенных чешуй [Ветрова, Савенкова, 2010]. Цель настоящей работы – оценить из-

менчивость и дифференциацию камчатских популяций стланика и его адаптивность к факторам среды. В задачи исследований входил анализ эколого-географической изменчивости и дифференциации популяций стланика в Камчатском регионе по морфологическим признакам шишек и семян, по жизнеспособности семян, по фенотипическим маркерам, определенным методами геометрической морфометрии формы семенных чешуй.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения семенной продуктивности и фенотипической изменчивости стланика проведен сбор зрелых шишек в 22 ценопопуляциях на п-ове Камчатка и в Корякии в диапазоне 52–61° с. ш. и 156–169° в. д. (табл. 1, рис. 1). Выборка ценопопуляций представляет весь спектр условий произрастания стланика в регионе по высоте над ур. м., режиму увлажнения и богатству почв (см. табл. 1). Названия ассоциаций кедровостлаников приводятся в соответствии с фитоценотической классификацией В. Ю. Нешатаевой [2009].

Климат на большей части района исследований морской, а в Центральной Камчатской депрессии и на обращенных к ней склонах Среднего хребта – умеренно-континентальный [Кондратюк, 1974]. В каждой популяции собрали шишки с 30 деревьев (по 5–10 шт.). Измеряли пять морфометрических признаков: длину и ширину шишек, длину, ширину и толщину семян, рассчитывали индекс формы (относительную ширину) шишек и семян. На каждой шишке подсчитывали число фертильных семенных чешуй с семенами, общее число семян, число развитых и недоразвитых семян, определяли процент недоразвитых семян. Для исследования фенотипической изменчивости кедрового стланика по форме семенных чешуй использовались методы геометрической морфометрии. Этот аналитический подход активно развивается последние два десятилетия, он основан на многомерном анализе координат меток, характеризующих форму объектов, и в отличие от классической морфометрии дает возможность выявить различия между морфологическими объектами по форме, исключая “размерный фактор”. При анализе фор-

Характеристика исследованных ценопопуляций кедрового стланика

Код популя- ции	Географическое местоположение	Географические координаты		Высота над ур. м., м	Ассоциация
		широта	долгота		
1	2	3	4	5	6
SK_Kur	Южная Камчатка, озеро Курильское, архипелаг Саманг	51°29'24" N	157°06'18" E	10	Pinetum pumilae oligoherbosum
SK_Tlm	Южная Камчатка, окр. оз. Толмачево	52°36'47" N	157°35'19" E	658	Pinetum pumilae hylocomiosocladinosum
SK_Av	Юго-Восточная Камчатка, окрестности вулкана Авача	53°16'02" N	158°44'08" E	1007	Pinetum pumilae oligoherbosum
SK_Sob	Юго-Западная Камчатка, водораздел р. Кихчик	53°29'16" N	156°40'09" E	275	Pinetum pumilae sphagnosum
CK_Ag	Западный макросклон Срединного хребта, окрестности пос. Агинское	55°23'32" N	157°48'58" E	677	Pinetum pumilae calamagrostidosum
SK_Kor	Юго-Восточная Камчатка, окр. вулкана Корякский	53°16'0,2" N	158°43'57"	1070	Pinetum pumilae cladinsum
SK_Utk	Юго-Западная Камчатка, долина р. Утка	53°11'21" N	156°52'57,5"	256	Pinetum pumilae sphagnosum
SK_PK	Центральная Камчатская депрессия, долина р. Правая Камчатка	54°01'19" N	157°50'34" E	505	Pinetum pumilae herboso-fruticulosum
EK_Krn	Восточная Камчатка, окрестности вулкана Кроноцкий	54°42'58" N	160°21'32" E	400	Pinetum pumilae calamagrostidosum
EK_Uz	Восточная Камчатка, окрестности вулкана Узон	54°28'02" N	160°01'47" E	667	Pinetum pumilae herboso-fruticulosum
CK_Kop	Западный макросклон Срединного хребта, водораздел р. Копылье	55°16'30" N	157°49'42" E	792	Pinetum pumilae hylocomiosofruticulosum
CK_Bstr	Восточный макросклон Срединного хребта, водораздел р. Быстрой	55°54'28" N	158°45'58" E	840	Pinetum pumilae rhododendrosorum aurei
CK_Esso	Восточный макросклон Срединного хребта, окрестности с. Эссо	55°55'32" N	158°43'25" E	500	Pinetum pumilae hylocomiosofruticulosum
CK_Uks	Восточный макросклон Срединного хребта, долина р. Уксичан	55°56'29" N	158°35'56" E	515	Pinetum pumilae sphagnosum
CK_Koz	Центральная Камчатская депрессия, окрестности пос. Козыревск	55°53'40" N	159°56'41" E	130	Laricetum cajanderi vaccinosocladinosum
WK_Bel	Западная Камчатка, надпойменная терраса р. Белоголовая	57°01'50" N	156°38'19" E	30	Pinetum pumilae calamagrostidosum
NK_Pal	Корякия, окрестности пос. Палана	59°03'45" N	160°00'17" E	30	Pinetum pumilae hylocomiosofruticulosum

1	2	3	4	5	6
NK_Til	Корякия, окрестности с. Ти- личики	60°27'09" N	166°03'32" E	50	Pinetum pumilae hylocomio- sum
NK_Pkh	Корякия, окрестности пос. Па- хачи	60°52'N	169°10' E	250	Pinetum pumilae cladinosum
SK_Term	Юго-Восточная Камчатка, окрестности пос. Термальный	52°55'21" N	158°10'05" E	850	Pinetum pumilae rhododend- rosorum aurei
SK_Prim	Юго-Восточная Камчатка, морская терраса Авачинско- го залива	53°09'01" N	159°03'21" E	15	Pinetum pumilae hylocomioso- fruticosum
SK_Ptr	Юго-Восточная Камчатка, подножие вулкана Авача	53°08'21" N	158°40'23" E	294	Pinetum pumilae hylocomio- sum

мы семенных чешуй стланика мы использовали методические указания по применению геометрической морфометрии в биологии, изложенные в обзорной статье И. Я. Павлинова и Н. Г. Микешинной [2002] и в монографии М. Zelditch с соавторами [2004].

Семенные чешуи относятся к билатерально симметричным структурам, поэтому для характеристики их формы были выбраны семь меток на одной стороне чешуй (рис. 2).

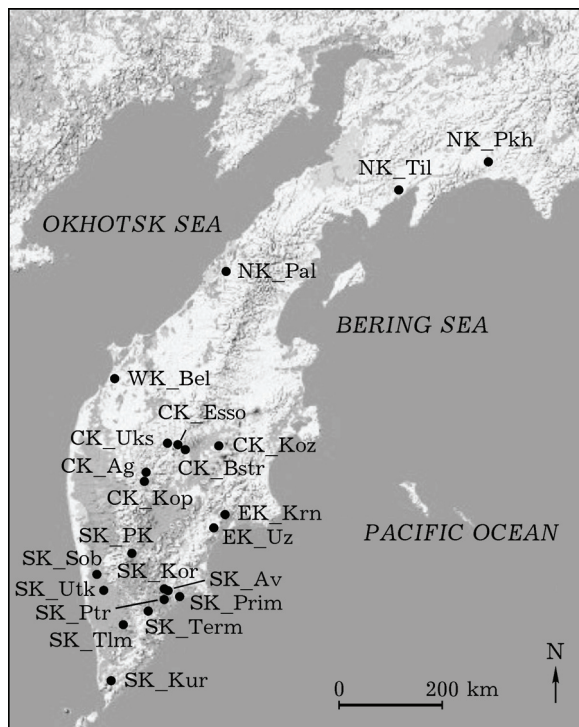


Рис. 1. Карта-схема размещения популяционных выборок кедрового стланика в Камчатском крае

Метка 1 поставлена у линии максимальной ширины чешуй, метки 2 и 3 – у верхушки и основания чешуй, метки 4, 5 и 6 расставлены по контуру в точках пересечения боковой линии радиусом, проведенным из центра чешуй через 20, 40 и 60 градусов от линии максимальной ширины, метка 7 соответствует основанию оттянутой верхушки чешуй. Расстановку меток и определение их координат выполняли на сканированных изображениях чешуй с помощью экранного дигитайзера TPSDig [Rolf, 2010]. Исходные координаты меток нормировали с помощью Прокрустова совмещения выборки чешуй со средней конфигурацией в программе CoordGen6 [Sheets, 2001]. Обработку и анализ данных проводили с помощью пакета IMP-программ

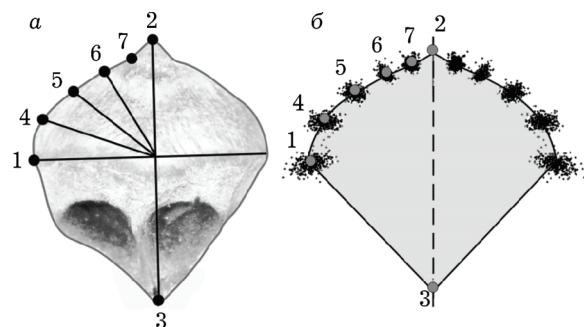


Рис. 2. Геометрическая морфометрия семенных чешуй кедрового стланика.

а – расстановка меток; б – визуализация результатов совмещения выборки чешуй из 22 ценопопуляций ($N = 650$) со средней конфигурацией методом скользящей базовой линии (SBR). Для получения полного изображения чешуй выполнено дублирование и отражение меток от оси симметрии

(Integrated Morphometrics Programms) [Sheets, 2001]. Основные направления изменчивости формы чешуй выявляли с помощью анализа главных компонент значений частных деформаций (включая однородные линейные изменения) в программе PCAGEN. При визуализации результатов анализа для получения полного изображения чешуй использовали дублирование и отражение от оси симметрии координат меток, полученных на одной стороне чешуй методом скользящей базовой линии (SBR – sliding baseline registration), который исключает вращение оси симметрии морфологических структур (рис. 2, б). Различия 22 ценопопуляций по форме семенных чешуй определяли попарным сравнением выборок в программе Twogroup [Sheets, 2001]. Достоверность различия выборок оценивали по критерию Гудолла (Goodall's test) для частных Прокрустовых дистанций. Кластерный анализ матрицы Прокрустовых расстояний выполняли с использованием пакета программ STATISTICA-8 [Statsoft, 2007].

Показатели жизнеспособности и посевные качества семян (всхожесть и энергию прорастания) определяли рентгенографическим методом [Щербакова, 1965] в выборке из 10 ценопопуляций из разных географических районов и условий произрастания. Развитые семена делили на семена с недоразвитым эндоспермом, пустые и полные. В полнозернистых семенах определяли наличие зародышей, подсчитывали их число и измеряли длину (в долях относительно длины эмбрионального канала). В соответствии с методикой М. А. Щербаковой [1965] семена делили на четыре класса по степени развития зародыша. К первому классу относили семена со слабо развитым зародышем, занимающим 1/4 часть эмбрионального канала, ко второму классу – семена с зародышем, занимающим не больше 1/2 эмбрионального канала, к третьему классу – с зародышем, заполняющим 3/4 эмбрионального канала, к четвертому классу – с зародышем, заполняющим весь канал. Расчеты показателей посевных качеств семян [Щербакова, 1965] учитывают результаты экспериментальных наблюдений за всхожестью и прорастанием в течение 7 дней после посева семян разных видов хвойных. Всхожесть семян определяется по фор-

муле: $((0,5N_2 + N_3 + N_4)/N)100 \%$; энергия прорастания – по формуле: $((0,84 N_3 + 0,98N_4)/N)100 \%$, где N – общее число развитых семян, N_2, N_3, N_4 – число семян второго, третьего и четвертого класса по степени развития зародыша соответственно. При статистической обработке данных для показателей доли недоразвитых семян, всхожести и энергии прорастания применяли арксинус-трансформацию для приближения к нормальному распределению.

Ординация выборок по морфологическим признакам шишек и семян проанализирована методом главных компонент по матрице межпопуляционной корреляции признаков. Для оценки влияния географических (высоты над ур. м., широты и долготы мест произрастания) и климатических факторов (суммы положительных среднесуточных температур более 5 °С и годовой суммы осадков) на морфологическую и фенотипическую изменчивость популяций применяли PLS-анализ (метод частных регрессий наименьших квадратов) и множественный регрессионный анализ [Statsoft, 2007]. Для расчетов использованы данные по климату Камчатки В. И. Кондратюка [1974] и Л. И. Сверловой [1971]. Для оценки достоверности различий популяций по комплексу признаков применяли дискриминантный анализ и однофакторный дисперсионный анализ [Statsoft, 2007]. Зависимость морфологических признаков шишек и семян от факторов среды, представленных категориальными переменными режима увлажнения и богатства почв, оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Наибольшие различия между камчатскими популяциями проявляются по размерам шишек и семян, по числу фертильных семенных чешуй и развитых семян в шишках (рис. 3). Дискриминантный анализ показал достоверные различия 20 из 22 исследованных ценопопуляций ($p \leq 0,01$) по комплексу 10 морфологических признаков шишек и семян. Расстояние Махалобиса (D^2) варьировало от 1,65 до 39,5, составляя в среднем $11,05 \pm 8,07$. Самые мелкие шишки стланика отмечены в листовничном редколесье брус-

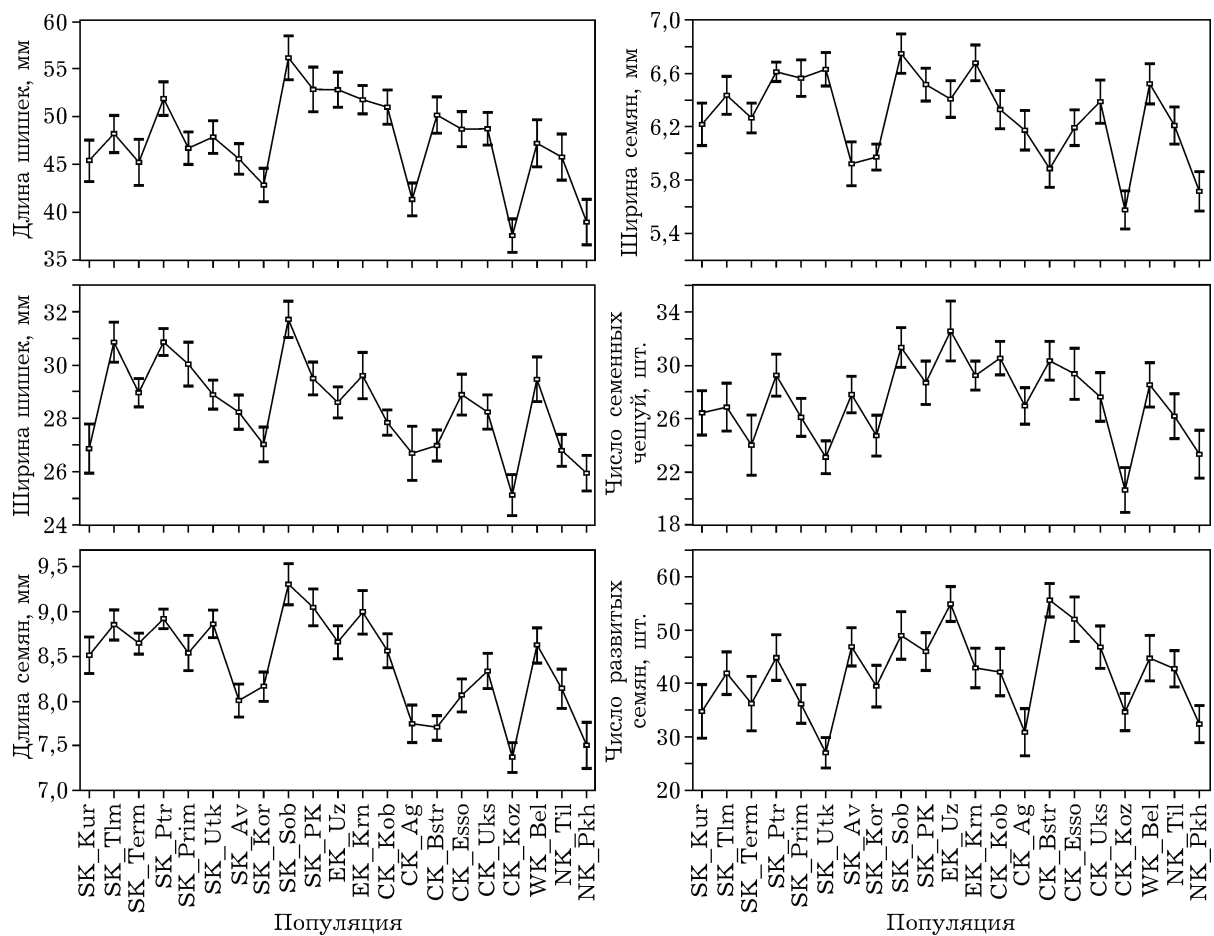


Рис. 3. Характеристика морфологических признаков шишек и семян кедрового стланика в 22 исследованных ценопопуляциях. Показаны средние значения и 95 %-ный доверительный интервал

нично-лишайниковом на севере Центральной Камчатской депрессии в окрестностях Козыревска (CK_Koz), а самые крупные шишки и семена – в сфагновом кедровостланике на юго-западном побережье (SK_Sob, см. рис. 3).

Фенотипические различия популяций по результатам геометрической морфометрии формы чешуй были меньше. Достоверные различия по относительным деформациям формы чешуй установлены для 17 из 22 исследованных популяций, расстояние Махалонобиса (D^2) варьировало от 0,53 до 20,7, составляя в среднем $4,57 \pm 3,08$. Различия степени дифференциации популяций по форме семенных чешуй и по морфологическим признакам шишек и семян, вероятно, объясняются более высокой генетической детерминацией формы чешуй. По результатам дисперсионного анализа около 30 % вариации относительных деформаций чешуй приходится на межпопуляционную изменчивость, 70 %

вариации – на внутривидовую, в то время как для размеров шишек и семян отмечено примерно равное соотношение внутри- и межпопуляционной изменчивости (54 и 46 % соответственно). Более высокий уровень внутривидовой фенотипической изменчивости согласуется с высокой генетической детерминированностью формы семенных чешуй стланика [Ветрова, Савенкова, 2010] и с его высокой внутривидовой генетической изменчивостью [Полиотов и др., 2006].

По результатам анализа главных компонент частных деформаций чешуй выделено четыре главных компонента, описывающих 95 % изменчивости формы семенных чешуй в камчатских популяциях (рис. 4). Для описания фенотипической дифференциации популяций стланика по форме семенных чешуй использовался кластерный анализ матрицы Прокрустовых расстояний, определенных при попарном сравнении выборок по форме че-

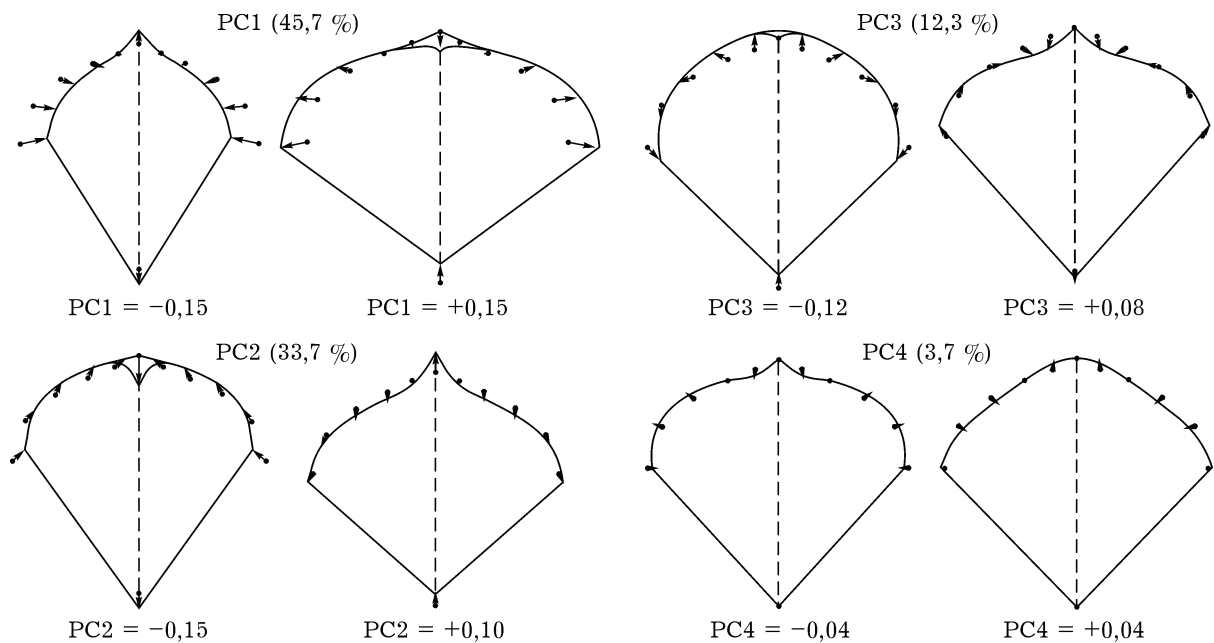


Рис. 4. Изменчивость формы семенных чешуй кедрового стланика по результатам PCA-анализа выборки чешуй с 650 растений из 22 ценопопуляций. Стрелками показаны изменения положения меток средней конфигурации чешуй в соответствии с минимальными и максимальными значениями четырех главных компонент

шуй. По результатам кластерного анализа выделено две группы популяций (рис. 5, а). Первая группа состоит из кластеров, объединяющих южные, юго-восточные и центрально-камчатские популяции, вторая группа включает кластер северных популяций и кластер, объединяющий часть южных и западно-камчатских популяций. Первую группу популяций объединяет их сходство с выборкой из южной части Центральной Камчатской депрессии (SK_PK), а вторую группу – с выборкой из северной части Центральной Камчатской депрессии (СК_Koz).

Для сравнения фенотипической дифференциации популяций по форме чешуй и по комплексу признаков шишек и семян использованы результаты анализа главных компонент матрицы межпопуляционной корреляции 10 морфологических признаков шишек и семян. Выделены два фактора, объясняющие 78 % вариации признаков. Первый фактор соответствует 53 % межпопуляционной вариации признаков и включает с максимальными факторными нагрузками характеристики размеров шишек и семян, а также число фертильных чешуй и общее число семян в шишках. Второй фактор морфологической измен-

чивости объясняет 25 % вариации признаков с максимальными нагрузками числа развитых семян и доли недоразвитых семян в шишках. Таким образом, первый фактор характеризует количественные показатели семенной продуктивности стланика, а второй – качественные показатели. Распределение выборок по значениям двух факторов семенной продуктивности показано на рис. 5, б. Дифференциация популяций стланика на плоскости двух главных компонент изменчивости семенной продуктивности (см. рис. 5, б) согласуется с дифференциацией популяций по форме семенных чешуй, определенной по результатам кластерного анализа Прокрустовых расстояний (см. рис. 5, а). Все группы популяций, выделенные по фенотипическому сходству, достоверно различались по семенной продуктивности стланика. Центрально-камчатская группа популяций (СК_Uks, СК_Esso, СК_Bstr) и сходные с ней две юго-восточные популяции (ЕК_Uz, SK_Av) занимают сектор средних значений первой главной компоненты, характеризующей размеры шишек и семян, и имеют наиболее высокие показатели качества семян по второй главной компоненте (см. рис. 5, б). Расположение

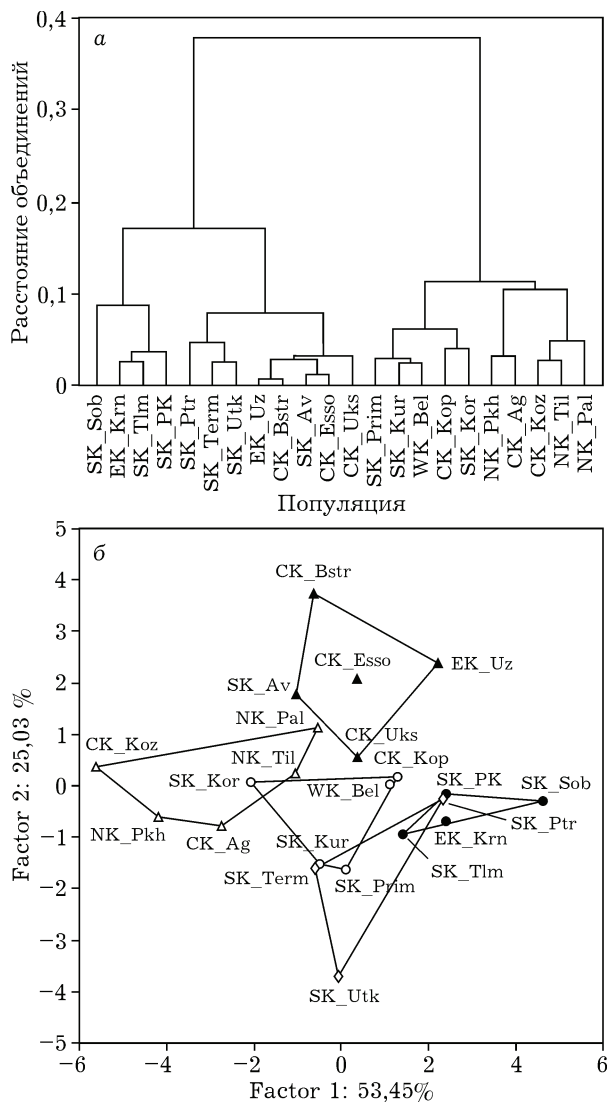


Рис. 5. Дифференциация 22 ценопопуляций кедрового стланика: а – дендрограмма сходства популяций по форме семенных чешуй по результатам кластерного анализа матрицы Прокрустовых расстояний выборок методом Варда; б – ординация выборок на плоскости двух главных компонент изменчивости морфологических признаков шишек и семян

группы северных популяций (NK_Pkh, NK_Til, NK_Pal) и фенотипически сходной с ней выборки из окрестностей Козыревска (СК_Koz) соответствует низким значениям количественных показателей и средним значениям характеристик качества семян (см рис. 5, б). Фенотипически сходные южно-камчатские популяции (SK_Sob, SK_Pk, SK_Tlm) и выборка с восточного побережья (EK_Krn) расположены в зоне максимальных значений ха-

рактеристик размеров шишек и семян и средних значений показателей качества семян (см. рис. 5, б). Промежуточное положение занимает группа южно-камчатских (SK_Kor, SK_Prim, SK_Kur) и западных (WK_Bel, CK_Kop) популяций кедрового стланика со средними значениями семенной продуктивности (см. рис. 5, б). Самые низкие показатели качества семян – в выборке стланика со сфагнового болота (SK_Utk), фенотипически близкой к двум южным выборкам (SK_Ptr, SK_Term).

В общей выборке по результатам регрессионного PLS-анализа с формой чешуй связано 13 % вариации морфологических признаков шишек и семян стланика. На внутри-популяционном уровне этот показатель возрастает до 35–55 %, связь с формой чешуй чаще выявляется для размеров шишек и семян (84 % выборок) и для количества семенных чешуй и семян в шишках – 80 % выборок. Связь доли недоразвитых семян с формой чешуй выявлена в 70 % выборок. Снижение процента развитых семян отмечено для растений, имеющих шишки с чешуями ромбической формы по сравнению с особями, имеющими шишки с округлыми чешуями. Общей тенденцией является также снижение семенной продуктивности и повышение доли недоразвитых семян в шишках с крючковато-отогнутыми чешуями. Это согласуется с наследственным характером через зерницы шишек (неполного завязывания семян) у сосновых [Романовский и др., 1991]. Проявление более сильной сопряженной изменчивости адаптивно-значимых признаков семенной продуктивности *P. pumila* и относительных деформаций формы семенных чешуй шишек на популяционном уровне, в отличие от регионального, может быть обусловлено различиями во взаимодействии “генотип – среда” в разных условиях произрастания стланика. Это согласуется с данными о разнообразном влиянии отдельных генов и их комбинаций на приспособленность растений и животных к условиям среды [Алтухов, 2003].

Результаты исследования подтверждают фенотипическую дифференциацию разновысотных горных популяций кедрового стланика на Камчатке, отмеченные ранее по ком-

плексу 22 признаков, характеризующих размеры и индексы формы шишек, семян и семенных чешуй [Ветрова, Савенкова, 2010]. Достоверные фенотипические различия по относительным деформациям формы чешуй и по комплексу признаков шишек и семян отмечены между разновысотными горными популяциями, между равнинными популяциями из разных экотопических условий. Достоверно различались горные ценопопуляции стланика из окр. Петропавловска-Камчатского при разности высот их местообитаний 700–770 м (SK_Ptr и SK_Av, SK_Kor), высокогорные выборки с плато и склона (SK_Kor и SK_Av). Сильно различались равнинные популяции на юго-западном побережье, расположенные в 30 км друг от друга на сфагновом болоте (SK_Utk) и на окраине болота на микроповышении рельефа (SK_Sob). В Центральной Камчатке две выборки с одного склона при разности высот 340 м (СК_Bstr и СК_Esso) достоверно отличались по морфологическим признакам шишек и семян и слабо различались по форме чешуй.

Репродуктивная изоляция как фактор фенотипической дифференциации равнинных и разновысотных горных популяций хорошо известна у многих видов хвойных [Санников, Петрова, 2007]. У кедрового стланика на процессы миграции и дифференциации популяций большое влияние оказывает зоохорный тип его расселения, главным образом кедровкой *Nucifraga caryocatactes* L. (Corvidae). В отличие от анемохорных видов у стланика слабая связь географических и фенотипических расстояний между популяциями: по 22 исследованным нами популяциям корреляция географических и фенотипических (Прокрустовых) расстояний составила $r = + 0,35$. Примером высокого фенотипического сходства по форме чешуй географически удаленных популяций является группа из пяти популяций: трех из Центральной Камчатки (СК_Uks, СК_Esso, СК_Bstr) и двух из Южной Камчатки (ЕК_Uz, SK_Av) при расстояниях между ними 160 и 300 км (см. рис. 5, а).

По результатам регрессионного анализа влияние географических и климатических факторов объясняет не более 20 % вариации морфологических признаков шишек и семян: 17 % вариации длины семян, 10 % вариации ширины шишек и семян, меньше –

влияние на длину шишек и связанные с ней число семенных чешуй и семян (3–7 % вариации признаков). Изменчивость размеров шишек и семян больше связана с теплообеспеченностью в период вегетационного сезона ($r = + 0,33$ для размеров семян, $r = + 0,24$ для ширины шишек; $p \leq 0,01$), чем с годовой суммой осадков ($r = + 0,27$ для длины семян, $r = + 0,23$ для ширины семян, $r = + 0,12$ для ширины шишек; $p \leq 0,01$). По результатам PLS-анализа выделяется одна статистически значимая главная компонента ($p < 0,01$), с которой связано 13 % вариации размеров шишек и семян, с максимальными факторными нагрузками широты ($r = - 0,63$) и долготы ($r = - 0,57$), с более низкими корреляциями суммы среднесуточных положительных температур ($r = + 0,42$) и годовой суммы осадков ($r = + 0,35$). В целом влияние географических и климатических факторов на морфологическую изменчивость генеративных органов у стланика выражено слабее по сравнению с другими хвойными в притихоокеанских районах Дальнего Востока [Adrianova et al., 2011].

Сильное влияние климатические и географические факторы оказывают на изменчивость жизнеспособности семян, их всхожесть и энергию прорастания, связанных с развитием зародыша. Показатели смертности семян на стадиях опыления (процент недоразвитых семян) и оплодотворения (процент пустых семян) и результаты оценки жизнеспособности и посевных качеств семян рентгенографическим методом показаны в табл. 2. На раннем этапе развития шишек, на стадии опыления отмирает в среднем 23 % семян стланика, этот показатель варьирует между популяциями от 18 до 31 % (см. табл. 2). Как показали наблюдения на пяти хвойных соснах, причиной ранней абортивности семян является отмирание семян через 2–3 недели после опыления из-за недостаточного количества пыльцы или опыления нежизнеспособной пылью [Owens et al., 2009]. Семена, погибшие на стадии оплодотворения, на рентгеновских снимках определяются как “пустые”. Отмирание семян на этом этапе связано с коллапсом мегаспорофита при отсутствии оплодотворения яйцеклетки в случае самоопыления женских шишек [Owens et al., 2009]. В исследованных

Показатели качества семян кедрового стланика в исследованных популяциях

Показатель	Популяция											Среднее
	SK_Kor	CK_Kor	SK_PK	SK_Tlm	SK_Sob	EK_Krn	WK_Bel	NK_Tl	NK_Pkh	CK_Koz		
Среднее число развитых семян в шишке, шт.	39,5	42,2	46,0	41,9	49,0	42,9	44,8	42,8	32,4	34,6	41,6	
Доля недоразвитых семян, %	19,1	31,0	19,9	21,6	21,8	26,6	21,6	18,2	30,4	10,1	22,0	
Доля пустых семян, % от числа развитых семян	11,7	12,8	14,4	7,1	11,2	26,8	3,6	5,8	13,2	27,8	13,4	
Доля полнозернистых семян, % от числа развитых семян	88,3	87,2	85,6	92,9	88,8	73,2	96,4	94,2	86,8	72,2	86,6	
Доля полнозернистых семян, пораженных болезнями, %	5,7	4,6	14,3	7,3	9,7	2,6	5,8	5,5	7,5	4,4	6,7	
Доля полнозернистых семян без зародыша, %	4,9	2,0	1,0	1,5	0,9	0,9	1,4	6,2	39,7	0,9	5,9	
Доля полиэмбриональных семян, %	4,5	5,7	10,1	13,0	2,9	4,9	2,3	2,8	1,3	1,4	4,9	
Энергия прорастания семян, %	64,9	67,6	48,9	55,7	66,8	48,9	80,5	23,6	6,1	57,8	52,1	
Всхожесть семян, %	73,9	75,5	59,0	68,2	75,6	61,2	88,8	45,8	14,8	64,5	62,7	
Семенная эффективность, %	31,7	41,3	28,0	29,8	41,9	28,6	46,0	12,4	2,8	63,5	32,6	

популяциях выживаемость семечек кедрового стланика на стадии оплодотворения составляет в среднем 88 %, а доля “пустых” семян – 12 % от числа развитых семян (см. табл. 2). Семенная эффективность, определяемая как процент жизнеспособных семян от общего количества семян в шишках, составила по нашим данным в среднем 32,6 % (см. табл. 2), что соответствует средним данным для семейства *Pinaceae* [Owens et al., 2009].

Во всех исследованных популяциях стланика доля семян с развитым эндоспермом (полнозернистость семян) оставалась стабильно высокой (72–96 %). Основными причинами снижения жизнеспособности и посевных качеств семян являются недостаточное развитие зародыша семян, поражение семян бактериальными и грибными инфекциями, полиэмбриония (см. табл. 2). Самый низкий уровень жизнеспособности семян, связанный с недостаточным развитием зародыша в семени или его полным отсутствием, отмечен в двух выборках на северо-восточном побережье и Корякском нагорье (NK_Til, NK_Pkh, см. табл. 2).

По результатам регрессионного анализа географические и климатические факторы объясняют 60 % вариации энергии прорастания семян в исследованных ценопопуляциях. Корреляция между процентом жизнеспособных семян с развитым зародышем и географическими координатами ценопопуляций – долготой и широтой – составляет $r = -0,75$ и $r = -0,60$; ниже связь с климатическими параметрами местообитаний: с суммой среднесуточных положительных температур $r = +0,34$, с годовой суммой осадков $r = +0,18$. Анализ регрессий методом наименьших квадратов (PLS) дает сходные результаты: выделяется одна статистически значимая компонента факторов среды ($p < 0,01$), которая объясняет 46 % вариации доли жизнеспособных семян, с максимальными нагрузками широты и долготы местообитаний ($r = -0,65$), меньше влияние теплообеспеченности в вегетационный период ($r = +0,26$) и годовой суммы осадков ($r = +0,34$). Таким образом, адаптивно-значимые показатели жизнеспособности семян стланика зависят от географических и климатических факторов, снижаясь с увеличением широты и долготы местообитаний и с уменьшением теплообеспечен-

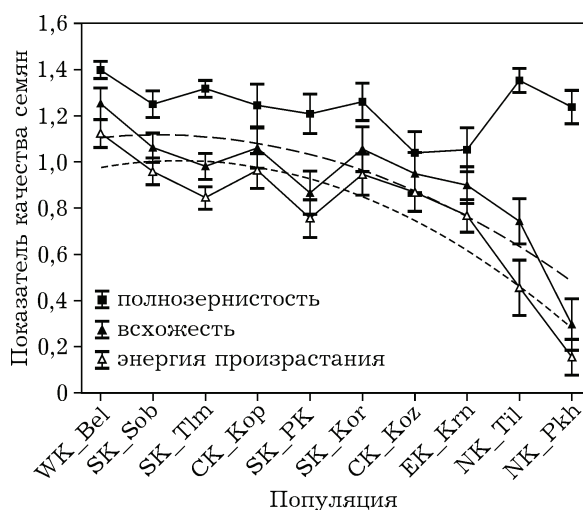


Рис. 6. Изменчивость показателей качества семян кедрового стланика в 10 исследованных популяциях, ранжированных по восточной долготе: от 156°30' (WK_Bel) до 169°10' (NK_Pkh)

ности в период вегетационного сезона и годовой суммы осадков. Эти результаты иллюстрирует рис. 6, на котором показана изменчивость показателей полнозернистости и посевных качеств семян в 10 ценопопуляциях, ранжированных по географическим координатам мест произрастания (восточной долготе).

По результатам дисперсионного анализа эдафические факторы оказывают слабое влияние на рост и развитие шишек стланика, на жизнеспособность семян. При сравнении выборок шишек из кедровостлаников, произрастающих на бедных почвах при низком, среднем и высоком уровне их увлажнения, достоверные различия по количеству развитых семян выявлены между местообитаниями с сухими и свежими олиготрофными почвами (38,6 и 43,5 семян соответственно). При избыточном увлажнении почв установлено снижение в шишках процента развитых семян (от 81–83 % до 74 %). Сравнение выборок шишек из кедровостлаников, произрастающих на свежих почвах и различающихся по уровню почвенного богатства не выявило статистически значимых различий по размерам шишек и семян, по соотношению числа развитых и недоразвитых семян.

Незначительное влияние уровня богатства почв на семенную продуктивность стланика отмечал и П. А. Хоментовский [1995], объясняя это связью питания стланика с микоризой, обильно пронизывающей сеть его мел-

ких корней. Одним из основных условий успешного развития этого вида является аэрация его корней. При нарушении этого условия происходит снижение фертильности шишек и уменьшение числа развитых семян, что было отмечено нами в кедровостланнике, произрастающем на заболоченных торфянистых почвах Западного побережья (см. рис. 3, рис. 5, б, SK_Utk).

Фенотипическая дифференциация популяций *P. pumila* по форме семенных чешуй определяется главным образом географической широтой, с которой по результатам множественного регрессионного анализа связано 45 % вариации средних значений относительных деформаций формы чешуй, выделяемых второй главной компонентой изменчивости формы чешуй. Географическая изменчивость формы семенных чешуй проявляется в увеличении доли крючковато-отогнутых чешуй в южно-камчатских популяциях по сравнению с северными популяциями. Связь фенотипической изменчивости стланика с географической широтой и выделение двух групп популяций (рис. 5, а) по их фенотипическому сходству с популяциями камчатского рефугиума хвойных – Центральной Камчатской депрессии – позволяет предположить, что дифференциация популяций стланика на Камчатке обусловлена историей его расселения на полуострове в послеледниковый период.

Эта гипотеза согласуется с результатами многочисленных палинологических исследований позднеплейстоценовых и голоценовых отложений Камчатки, обобщенных в обзоре П. А. Хоментовского [1995] по истории расселения кедрового стланика на полуострове. По данным палинологических исследований кедровый стланик появился в этом регионе около 1–1,5 млн лет назад. В период плейстоценовых оледенений этот вид наряду с другой древесной растительностью на Камчатке был почти полностью уничтожен ледниками, сохраняясь лишь в рефугиумах. В голоцене кедровый стланик постепенно восстанавливался, достигнув первого максимума распространения 4 тыс. лет назад. Второй максимум расширения занимаемых им пространств наблюдается последние 2 тыс. лет. Растительность защищенной горами Центральной Камчатской депрессии считается самой реликтовой по сохранности видов во вре-

мя неоднократных похолоданий и оледенений плейстоцена. Реконструкция площади развития ледников последнего верхнеплейстоценового оледенения подробно проанализирована в обзоре О. А. Брайцевой и И. В. Мелекесцева [1974]. По их данным Центральная Камчатская депрессия даже в первую максимальную фазу верхнеплейстоценового оледенения ледниками полностью не перекрывалась, льдом заполнялась только ее самая узкая южная часть. Именно в центральной части Камчатки по данным П. А. Хоментовского [1995], кедровый стланик максимально распространился 4 тыс. лет назад. На западном побережье Камчатки и на севере полуострова на протяжении всего голоцена кедровый стланик существовал в незначительном количестве. На юге Камчатки стланик распространился только в конце голоцена. На Восточной Камчатке, по данным палинологических исследований, он также появился позднее, чем в Центральной Камчатке.

Таким образом, наиболее вероятно, что миграция кедрового стланика в послеледниковый период происходила из Центральной Камчатки, а именно – из Центральной Камчатской депрессии, в которой стланик мог сохраниться в то время, когда субальпийская зона гор была покрыта льдами. Миграция стланика могла происходить в двух основных направлениях: северном и южном из двух центров, расположенных в северной и южной частях Центральной Камчатской депрессии. Дифференциация северной и южной групп популяций стланика может объясняться различиями во времени миграций и направлениях действия изоляции, отбора и других факторов микроэволюции в послеледниковый период.

Сравнение показателей семенной продуктивности кедрового стланика камчатских популяций с другими географическими популяциями показывает, что по размерам шишек и числу развитых семян, по доле семян с развитым эндоспермом камчатские популяции превосходят восточно-сибирские популяции и популяции из Магаданской обл. Так, среднее число развитых семян в шишках камчатских популяций составляет 42 шт. (см. табл. 2), а в трех популяциях стланика из разных условий произрастания в Северном Прибайкалье этот показатель варьирует от

14 до 32 шт., составляя в среднем 23 шт. семян [Петрова и др., 2007]. Число семян с развитым эндоспермом относительно общего числа развитых семян также выше в камчатских популяциях. По нашим данным среднее значение этого показателя в Камчатском крае составляет 87 % (см. табл. 2), тогда как в Северном Прибайкалье полнозернистость семян составляет в среднем 62 % с размахом значений от 35 до 93 %, при этом наиболее высокие показатели отмечены в Баргузинском заповеднике на побережье Байкала [Петрова и др., 2007]. По семи выборкам из разных районов Магаданской области было в среднем 69 % полнозернистых семян [Стариков, 1958]. Таким образом, сравнение географических популяций кедрового стланика свидетельствует о более высокой фертильности шишек и жизнеспособности семян в камчатских популяциях, что указывает на хорошую адаптивность стланика к морскому климату, преобладающему в районах произрастания большинства исследованных нами ценопопуляций на территории Камчатского края.

Зависимость фенотипической дифференциации популяций стланика от широты мест его произрастания согласуется с общими закономерностями фитогеографии в Восточной Азии, в соответствии с которыми крупномасштабные особенности распространения растительности и эволюционные процессы, такие как адаптация растений к холодному климату, ответственны за широтные особенности фитогеографии в этом регионе [Крестов, 2006]. Результаты наших исследований о снижении адаптивности стланика с уменьшением океаничности климата согласуются с зональностью сообществ кедрового стланика, образующих субморской, морской и субокеанический секторы субарктической и бореальной зоны растительности Восточной Азии [Krestov et al., 2008].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценка эколого-географической изменчивости кедрового стланика в Камчатском крае свидетельствует о высокой внутри- и межпопуляционной изменчивости его популяций по признакам генеративных органов, о вы-

сокой фертильности шишек и о высокой жизнеспособности семян в условиях морского климата. Основным фактором фенотипической изменчивости кедрового стланика на Камчатке является географический фактор и связанные с ним изменения климата. С уменьшением океаничности климата адаптивность стланика падает, судя по снижению жизнеспособности семян из-за недостаточного развития зародыша в северо-восточных популяциях. Дифференциация популяций по фенотипическим маркерам формы чешуй зависит от широты, что может быть обусловлено историей расселения стланика на полуострове в послеледниковый период из рефугиума хвойных – Центральной Камчатской депрессии. Популяционную структуру кедрового стланика характеризует высокая степень дифференциации популяций, что может быть обусловлено как различиями их происхождения и генетической изменчивостью, так и различиями отбора в определенных условиях среды.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 11-04-00478-а).

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ Академкнига, 2003. 431 с.
- Брайцева О. А. Мелекесцев И. В. Четвертичные оледенения // Камчатка, Курильские и Командорские острова. М.: Наука, 1974. С. 402–426.
- Ветрова В. П., Савенкова Ю. В. К оценке изменчивости и дифференциации популяций кедрового стланика на Камчатке // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2010. № 3. С. 80–89.
- Ирошников А. И. Плодоношение и качество семян хвойных пород в северных и горных районах Сибири // Плодоношение лесных пород Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. С. 98–117.
- Колесников Б. П. Растительность // Дальний Восток (физико-географическая характеристика). М.: Наука, 1961. С. 183–245.
- Кондратюк В. И. Климат Камчатки. М.: Гидрометеоздат, 1974. 204 с.
- Крестов П. В. Растительный покров и фитогеографические линии северной Пацифики: автореф. дис... д-ра биол. наук. Владивосток, 2006. 42 с.
- Нешатаева В. Ю. Растительность полуострова Камчатка. М.: КМК, 2009. 537 с.
- Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63, № 6. С. 473–493.
- Петрова Е. А., Горошкевич С. Н., Политов Д. В., Белоконь М. М., Попов А. Г., Васильева Г. В. Семенная

- продуктивность и генетическая структура популяций в зоне естественной гибридизации кедр сибирского и кедрового стланика в Северном Прибайкалье // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24, № 2-3. С. 329–335.
- Политов Д. В., Белоконов М. М., Белоконов Ю. С. Динамика аллозимной гетерозиготности в дальневосточных популяциях кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel: сравнение зародышей и материнских растений // Генетика. 2006. Т. 42, № 10. С. 1348–1358.
- Романовский М. Г., Рябоконов С. М., Митроченко В. В., Шлончак Г. А., Шлончак А. В. Наследование уровня череззерницы шишек у сосны обыкновенной // Генетика. 1991. Т. 27, № 9. С. 1668–1672.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Феногенеогеография популяций древесных растений: проблемы, методы и некоторые итоги // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24, № 2-3. С. 288–296.
- Сверлова Л. И. Теплообеспеченность различных территорий Дальнего Востока // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток, 1971. Т. 1. С. 227–236.
- Сочава В. Б. Проблемы физической географии и геоботаники. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 344 с.
- Стариков Г. Ф. Леса Магаданской области. Магадан: Магаданск. кн. изд-во, 1958. 224 с.
- Хоментовский П. А., Хоментовская И. Г. Географическая изменчивость семеношения кедрового стланика на Камчатке // Вопросы географии Камчатки. 1990. Вып. 10. С. 47–55.
- Хоментовский П. А. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке. Владивосток: Дальнаука, 1995. 225 с.
- Щербакова М. А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. Красноярск, 1965. 35 с.
- Adrianova I. Yu., Vasyutkina E. A., Krestov P. V. Ecogeographic Variation in the Generative Organs of Larch in the Russian Far East // Rus. Journ. of Ecol. 2011. Vol. 42, N 1. P. 11–16.
- Khomentovsky P. A. *Pinus pumila* (Siberian Dwarf Pine) on the Kamchatka Peninsula, Northeast Asia (ecology of seed production) // Coastally restricted forests / ed. A. D. Laderman. Oxford: Oxford University Press, 1998. P. 199–220.
- Krestov P. V., Omelko A. M., Nakamura Y. Vegetation and natural habitats of Kamchatka // Berichte der Reinhold-Tuxen-Gesellschaft. 2008. Vol. 20. P. 195–218.
- Owens J. N., Kittirat T., Fernando D. D. Factors affecting seed production in *Pinus monticola* and *P. albicaulis* // Proceeding of the Conference Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines: Ecophysiology, Disease Resistance and Developmental Biology. Yanyang, Korea, 2008. Korea Forest Research Institute, Seoul. 2009. P. 35–44.
- Rohlf F. J. Programs tpsDig, version 2.16, tpsUtility, version 1.47. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook, <http://life.bio.sunysb.edu/morph>. 2010.
- Sheets H. D. Integrated Morphometrics Programs. Dept. of Physics, Canisius College, Buffalo NY, <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>. 2001.
- StatSoft Inc., STATISTICA Data Analysis Software System, Version 8.0, www.statsoft.com. 2007.
- Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D., Fink W. L. Geometric morphometrics for biologists: a primer. New York: Elsevier Academic Press, 2004. 290 p.

Ecogeographic Variability and Differentiation of Japanese Dwarf Pine Populations in Kamchatka Region on the Basis of the Characters of Generative Organs

V. P. VETROVA¹, A. P. BARCHENKOV², Yu. V. SAVENKOVA¹

¹ Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute FEB RAS
683024, Petropavlovsk-Kamchatsky, Prospect Rybakov, 19-A
E-mail: v.vetrova@mail.ru

² V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS,
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50

Assessment of ecogeographic variability and differentiation of Japanese dwarf pine *Pinus pumila* (Pall.) Regel (Pinaceae) populations on the Kamchatka Peninsula and Koryak was carried out using morphological and phenotypic characters of mature seed cones. In the sample of cones from 10 coenopopulations viability of seeds was determined using radiographic method. Latitudinal phenotypic differentiation between coenopopulations was revealed. Lower seed viability due to high percentage of seeds without embryos or with underdeveloped embryos was recorded in north-eastern populations. The average proportion of viable seeds in the region was 52 %, while in the north-eastern populations this parameter was lower – 6–24 %.

Key words: cone morphology, phenotypic diversity, population variability, Pinaceae.