

УДК [630*165+630*181.523]: 581.47

ГЕНЕТИКО-КЛИМАТОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ СЕМЕННОГО РАЙОНИРОВАНИЯ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ РОССИИ

С. Н. Санников¹, И. В. Петрова¹, Н. С. Санникова¹,
А. Н. Афонин², А. И. Чернодубов³, Е. В. Егоров¹

¹ Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

² Санкт-Петербургский государственный университет
199178, Санкт-Петербург, ул. 10-я линия ВО, 33-35

³ Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г. Ф. Морозова
394087, Воронеж, ул. Тимирязева, 8

E-mail: common@botgard.uran.ru, irina.petrova@botgard.uran.ru, sannikovanelly@mail.ru,
afonin-biogis@yandex.ru, leskulvglta@gmail.com, evgbio@mail.ru

Поступила в редакцию 28.04.2016 г.

Приводится эмпирико-теоретическое обоснование принципов и методов семенного районирования сосновых лесов на генетико-климатолого-географической базе. Теоретическим фундаментом лесосеменного районирования и трансфера семян сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. может служить микроэволюционное учение, геногеографической базой – подразделение ее ареала в России на 10 филогеногеографических регионов, а экологической – климатолого-географические закономерности акклиматизации ее культур. В итоге регрессионного эколого-климатологического анализа географических культур *P. sylvestris* в лесостепи Русской равнины выявлено достоверное снижение параметров их выживания и продукции стволовой древесины по мере увеличения градиентов лимитирующих факторов климата – длины вегетационного периода и фотопериода – между местами их происхождения и интродукции. Редукция продукции и выживания интродуцентов выявлена как на широтной трансекте (при трансфере семян с юга вдвое больше, чем с севера), так и на долготной. Таким образом, на количественном факториально-климатологическом уровне подтверждены гипотеза о большей адаптивности местных популяций растений по сравнению с интродукционными и корректность принципа «климатических топоаналогов» акклиматизации. В качестве ординационной матрицы для определения градиентов климата, трансфера семян и лесосеменного районирования в пределах всего ареала *P. sylvestris* предложена тотальная сеть географических координат и образуемых ею элементарных лесосеменных районов с размерами «клеток» 1° по широте и 5° по долготе, обладающая информационными преимуществами по сравнению с традиционными территориальными подразделениями. На базе выявленных связей предложены методы и в первом приближении параметры регламентации трансфера семян сосны обыкновенной (и другого материала репродукции) по широте, долготе и высоте местности. Предложенные принципы могут служить генетико-климатолого-географической основой разработки систем регионального и общероссийского лесосеменного районирования сосны обыкновенной и других лесообразующих видов для создания культур, селекции и гибридизации.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, провениенция, интродукция, выживание, продукция, градиент климата, лесосеменное районирование, трансфер семян.

DOI: 10.15372/SJFS20170203

ВВЕДЕНИЕ

Сосновые леса России с доминированием сосны обыкновенной в отличие от лесов Центральной Европы большей частью, за исключением юга и центра Русской равнины, представлены естественными экосистемами и возобновляются естественным путем, в то время как во «влажной» и «травяной» группах типов леса, где самовозобновление сосны на гарях и вырубках недостаточно, необходимо ее искусственное восстановление. Его успешность во многом зависит от обеспеченности культур полноценными семенами популяций, адаптированных к местным условиям среды. В связи с этим одной из приоритетных лесокультурных проблем становится разработка систем лесосеменного районирования на эколого-генеогеографической основе.

Действовавшее в России до 2015 г. лесосеменное районирование составлено без учета генетических особенностей интродуцируемых культур, преимущественно на основе лесорастительного и административного деления территории и частично – морфофенотипических различий лесообразующих видов. Это обусловлено отсутствием данных о генетической структуре лесов. Однако и недавний вариант лесосеменного районирования (2015 г.) сводится к почти чисто административному подразделению ареалов видов. Какое-либо экогеографическое, а тем более экогенетическое обоснование в нем отсутствует. К одному лесосеменному району, в пределах которого разрешен обмен семенами, отнесены целые области протяженностью с севера на юг до 450 км и горные леса с градиентами высот до 400 м, различающиеся по длине вегетационного периода на 18–20 дней. Это может привести к необратимым крупным потерям устойчивости и продуктивности насаждений. Таким образом, проблема разработки научно обоснованного районирования и регламентации трансфера семян остается открытой.

Между тем в последние 25 лет в Институте леса УрО РАН и Ботаническом саду УрО РАН при поддержке РФФИ выполнены систематизированные исследования аллозимной структуры и генеогеографической дифференциации популяций *P. sylvestris* на сети пяти широтных и четырнадцати субмеридиональных трансект, пересекающих весь ареал вида (Санников, Петрова, 2012). В итоге разработана картосхема подразделения ареала сосны в России на 10 филогено-

географических регионов, которая может служить необходимой основой создания системы семенного районирования лесов.

Вековой опыт лесных географических культур в Северном полушарии позволяет предположить, что в большинстве случаев наиболее устойчивы и продуктивны насаждения из местных (автохтонных) или географически близких провениенций (Wright, 1976; Ирошников, 1977; Giertych, Oleksyn, 1981; Вересин, Шутяев, 1987; Matyas, Yeatman, 1992; Rehfeldt et al., 2002; Кузьмина и др., 2004; Чернодубов и др., 2005 и др.). В результате регрессионного анализа обширного массива параметров 10 климатописческих групп географических культур *P. sylvestris* в бывшем СССР установлено симметричное по отношению к месту интродукции уменьшение параметров высоты деревьев и выживания, связанное с различиями гидро-термических параметров климата мест их происхождения и интродукции (Rehfeldt et al., 2002, 2003). В Центральной Европе также выявлена достоверная редукция выживания и фитомассы провениенций этого вида по мере их удаления по широте на север и юг от места интродукции (Oleksyn et al., 1999; Reich, Oleksyn, 2008). Однако роль градиентов таких ведущих факторов, лимитирующих предзимнее вызревание тканей и, следовательно, выживание растений, как длина вегетационного периода и фотопериод, осталась невыявленной. Факториально-климатологически не обоснованы и различия во влиянии градиентов климата на допустимый трансфер равнинных популяций с различных направлений по странам света, а также между разновысотными горными популяциями.

В целом теория акклиматизации растений и ее ключевые гено- и экогеографические закономерности, в частности влияние на рост и выживание интродуцентов места их происхождения (плейстоценовых рефугиумов) и лимитирующих факторов климата, на количественном уровне недостаточно развиты. Поэтому проблема надежной количественной оценки и прогноза адаптивного потенциала интродуцентов и успешности их акклиматизации пока не решена.

Цель данной статьи – попытка теоретико-эмпирического обоснования главнейших методических принципов, подходов и методов семенного районирования и трансфера семян в сосновых лесах России на генетической и экспериментальной климатолого-географической основе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовали естественные леса с доминированием *P. sylvestris* на территории 10 филогенно-географических регионов (ФГГР) всего ареала в России: Карелии и Русской равнины, Северного Кавказа и Западного Закавказья, Крыма, Урала, Западной и Средней Сибири, гор Южной Сибири, Забайкалья, Якутии и Приамурья, а также географические культуры этого вида на Русской равнине (Усманский бор в зоне лесостепи Воронежской области) (рис. 1).

Общей теоретической основой разработки принципов и методов лесосеменного районирования и трансфера семян (или других материалов репродукции) как одного из разделов интродукции и акклиматизации растений служили постулаты и гипотезы микроэволюционного учения синтетической теории эволюции (Мауг, 1963; Dobzhansky, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Шварц, 1980; Яблоков, 1987).

Адаптивный экологический потенциал интродукционных популяций сосны обыкновенной детерминирован, прежде всего, степенью их генетического сходства («генетической идентичности», по Nei (1987)) с автохтонной популяцией. Поэтому приоритетным принципом построения системы лесосеменного районирования является географическое подразделение ее ареала на 10 ФГГР, разработанное нами ранее (Санников, Петрова, 2012). Более высокие, чем у местной культуры, продуктивность и сохранность провениенций из других ФГГР, выявленные во многих случаях в первые десятилетия, еще не полностью гарантируют успешность их дальнейшего существования. В ходе онтогенеза деревьев и непредсказуемых изменений среды обитания гены-модификаторы, регулирующие сферу «генотип–среда», могут сменяться (Драгавцев, 2016). Поэтому от дальнего трансфера семян пока следовало бы воздержаться.

Аллозимный анализ 210 локальных популяций *P. sylvestris* проведен на четырех трансконтинентальных долготных и десяти субмеридиональных широтных трансектах в пределах всего ареала этого вида в России (Санников, Петрова, 2012) на основе общепринятых методов (Корочкин и др., 1977) по 16 белок-кодирующим локусам, в том числе 14 полиморфным. Генетические дистанции Nei (Nei, 1978; DN_{78}) между ареальными совокупностями популяций рангом географической группы популяций и выше ($DN_{78} \geq 0.015$), определенные по оригинальной геносистематической шкале, а также градиенты

между ними (DN_{78}/D , где D – расстояние между популяциями, км) служили основой выявления границ и подразделения ареала сосны обыкновенной на ФГГР. В качестве дополнительного критерия использованы градиенты фенотипических дистанций Махаланобиса (D^2 , по 24 морфологическим признакам шишек в 72 популяциях вида), которые коррелируют ($R^2 = + 0.46$, $p \leq 0.05$) с генетической дистанцией Nei (Санников, Петрова, 2003). В дальнейшем с той же целью наряду с генетическими могут быть применены и более детальные фенетические методы выделения границ групп популяций, разработанные А. И. Видякиным (2004).

Критерием потенциальной адаптивности популяций сосны в новых местообитаниях служила степень сходства ведущих климатических факторов местообитаний их происхождения и интродукции – «принцип климатических аналогов» (Мауг, 1909; Встовская, Коропачинский, 2005), определяемая по их минимальным градиентам. К числу гипотетических лимитирующих факторов климата, детерминирующих ритмы и завершенность фенофаз развития и предзимнего вызревания, морозоустойчивость (Levitt, 1956; Луг et al., 1967; Туманов, 1979) и успешность акклиматизации растений, отнесены длина вегетационного периода (ДВП) со среднесуточной температурой воздуха выше + 5 °C и фотопериод (ФП) в середине лета (15 июля).

Критерием фактической адаптации популяций сосны к условиям среды конкретного экотопа интродукции служили параметры продукции их стволовой древесины и выживания (относительной численности сохранившихся деревьев на 1 га). С целью их определения использованы показатели 40-летних географических культур сосны обыкновенной в Усманском бору (Чернодубов и др., 2005).

Связи параметров выживания и продукции популяций с параметрами климата и других факторов их среды имеет смысл изучать лишь в автохтонных популяциях, адаптированных к своим аборигенным экотопам. Для выявления реакций интродуцентов на новые («чуждые») условия среды необходим и применен нами принципиально иной, градиентный методический подход, ранее использованный Г. Е. Рехфельдом с соавторами из Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН (Rehfeldt et al., 2002, 2003). С этой целью для каждой провениенции вычислены градиенты ДВП и ФП их местообитания по сравнению с местом интродукции.

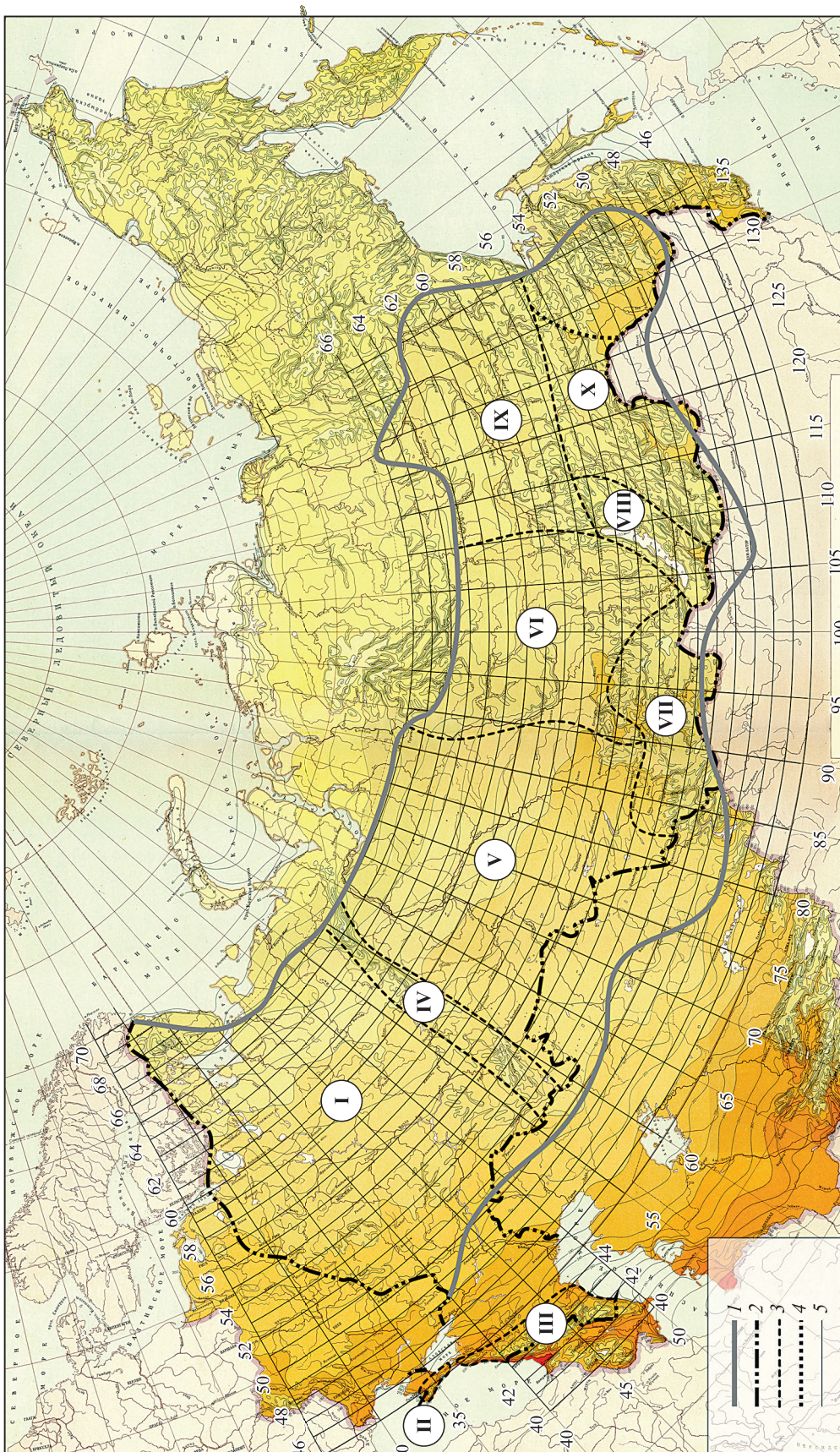


Рис. 1. Картохема геногеографического районирования и координатная сеть элементарных лесосеменных районов (ЭЛСР) ареала *Pinus sylvestris* L. на территории России. 1 – границы ареала *P. sylvestris*; 2 – границы Российской Федерации; 3 – границы ФГПР; 4 – границы ФГПР; 4 – граница Нижне-Амурской географической расы *P. sylvestris*; 5 – координатная географическая сеть ЭЛСР (1° с. ш. × 5° в. д.). ФГПР: I – Русская равнина с Карелией; II – Крым; III – Северный Кавказ и Западное Закавказье; IV – Урал; V – Западная Сибирь; VI – Средняя Сибирь; VII – горы Южной Сибири; VIII – Забайкалье; IX – Якутия; X – Приамурье.

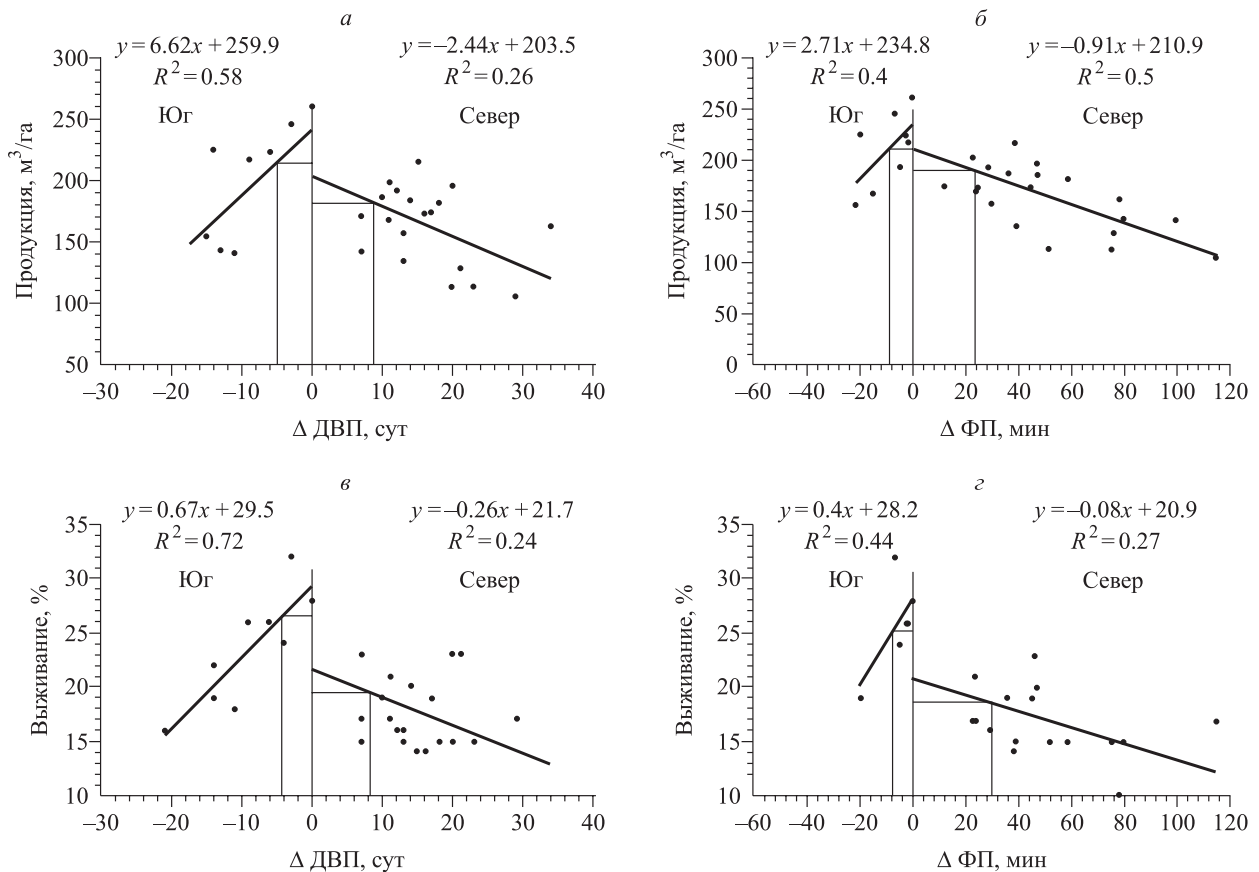


Рис. 2. Линейные регрессии градиентов продукции ствольной древесины (а, б) и выживания (в, г) интродукционных культур провениенций *P. sylvestris* Русской равнины с широтными градиентами ДВП и ФП между экотопами происхождения и интродукции в Усманском бору Воронежской области. Условные обозначения: Δ ДВП – градиент ДВП, Δ ФП – градиент ФП, Север – интродуценты с севера, Юг – интродуценты с юга от Усманского бора.

Регрессионный анализ связей параметров выживания («сохранности») и продукции древостоев с климаградиентами в широтном и долготном направлениях трансфера выполнен по общепринятым методам (Лакин, 1980). В связи с широкой вариабельностью параметров выживания и роста провениенций из массива данных исключены крайне западные (прибалтийские), восточные (уральские) и генетически оригинальные (Видякин и др., 2012) северо-восточные провениенции, по своим реакциям отличающиеся от аппроксимированных средних параметров регрессий более чем на 2σ . Для верификации связей, полученных нами на юге Русской равнины, они сопоставлены с результатами изучения влияния градиентов широты на выживание и фитопродукцию интродукционных культур *P. sylvestris* в Польше (Oleksyn et al., 1999), проведенного на фоне тщательно выравненного эдаффона.

Для определения максимально допустимых климаградиентов трансфера семян, соответствующим

тем или иному приемлемому уровню снижения выживания или продукции интродуцентов (на 10, 20, 30 % и т. д.), по сравнению с автохтонной культурой использованы регрессионные графические модели (рис. 2).

Они построены на основе линейных связей параметров выживания и продукции интродукционных культур с градиентами ДВП и ФП между их местообитаниями и местом интродукции. Модели позволяют определить допустимые средние расстояния трансфера популяций с разных направлений.

В качестве наиболее удобной унифицированной матричной основы для сравнительного анализа и оценки градиентов климата и трансфера семян применена сеть географических координат с размерами «клеток» ЭЛСР – 1° по широте и 5° по долготе (см. рис. 1). Характеристика многолетних среднегодовых параметров ДВП и ФП для каждого ЭЛСР в России выполнена по данным климатических карт высокого разрешения (Афонин и др., 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В итоге аллозимного анализа 210 локальных популяций сосны обыкновенной в пределах всего ее ареала в России выполнено их подразделение на 10 ФГТР (см. рис. 1), различающихся по палеогеографии и экологии ландшафта, происхождению (плейстоценовым рефугиумам), барьерам изоляции и генофонду популяций (Санников, Петрова, 2012). В генотаксономической структуре *P. sylvestris* на фоне общей относительно слабой подразделенности вида в России выделены следующие таксоны на уровне выше популяционного ранга ($DN_{78} \geq 0.015$).

На европейской территории РФ обособлены две географических группы популяций ($DN_{78} = 0.016-0.018$), в ее крайне южной части – Северный Кавказ с Западным Закавказьем и Крым. На меньшем аллозимном, а также некотором ДНК-митохондриальном уровне (Видякин и др., 2012) от популяций центральной части Русской равнины отличаются популяции, расположенные на ее северо-востоке, расселившиеся в основном из Южно-Уральского рефугиума (Санников и др., 2014).

Нет достаточных оснований для выделения особых групповых популяционно-генетических таксонов *P. sylvestris* в пределах Урала и в Западной Сибири, так как генетические дистанции между ними не превышают популяционный уровень ($DN_{78} \leq 0.015$).

В Средней Сибири и Якутии от ФГТР Лено-Ангарского и Средне-Сибирского плато, а так-

же Забайкалья в ранге географической группы популяций отчетливо обособляется ФГТР гор Южной Сибири ($DN_{78} = 0.018$, Егоров, 2016). На северо-востоке ареала сосны по рубежам Станового хребта на юге Якутии от ФГТР Приамурья и по водоразделу рек Нижней Тунгуски и Вилюя на ее западе от Средней Сибири также на уровне географической группы популяций ($DN_{78} = 0.016-0.020$) обособляется Центрально-Якутская группа популяций *P. sylvestris*.

И наконец, на крайнем юго-востоке ареала резко дифференцируется от смежных групп популяций на западе и севере ФГТР Приамурья сильно дизъюнктивная Нижне-Амурская географическая раса ($DN_{78} = 0.048$).

Выявленные границы ФГТР предлагается принять как геногеографическую первооснову лесосеменного районирования и региональных систем генетических лесных резерватов в сосновых лесах России.

Регрессионный анализ связей параметров выживания и продукции стволовой древесины 28 провениенций *P. sylvestris* Русской равнины с градиентами ДВП и ФП между их местобитаниями и экотопом местной культуры в Усманском бору Воронежской области показал следующее (см. рис. 2 и таблицу).

Установлено достоверное уменьшение на 10 % объема стволовой древесины ($R^2 = 0.26$; $p \leq 0.05$), а также выживания культур ($R^2 = 0.24$, $p \leq 0.05$) при градиентах ДВП 8.4–8.6 сут (соответственно 1.9° , или 210 км по широте) в направлении на север и почти вдвое меньших градиен-

Параметры продукции стволовой древесины и выживания местной и интродуцированной культур, их связь с широтными градиентами ДВП и ФП (между их местобитаниями) и допустимые градиенты климатических параметров и трансфера семян *Pinus sylvestris* при приемлемом уровне потерь культур в продукции древесины или выживании 10 % в Усманском бору

Параметры		Направление	Параметры				Допустимые градиенты		
			связей		культур		климата	трансфера семян	
культур	климата		R^2	p	местной	интродуцированной		по широте, °	по расстоянию, км
Производство стволовой древесины, м ³ /га	ДВП, сут	С	0.26	≤ 0.05	203 ⁴	183 ⁴	8.6 ¹	1.9	210
		Ю	0.45	≤ 0.05	255 ⁴	230 ⁴	4.6 ¹	1.0	110
	ФП, мин	С	0.50	≤ 0.01	211 ⁴	191 ⁴	23 ²	2.1	230
		Ю	0.41	≤ 0.05	235 ⁴	212 ⁴	9 ²	0.9	100
Выживание, %	ДВП, сут	С	0.24	≤ 0.05	21.7 ³	19.5 ³	8.4 ¹	1.9	210
		Ю	0.72	≤ 0.01	29.5 ³	26.6 ³	4.5 ¹	1.0	110
	ФП, мин	С	0.27	≤ 0.05	20.8 ³	18.7 ³	29 ²	2.6	285
		Ю	0.44	≤ 0.05	28.0 ³	25.2 ³	7.5 ²	0.8	90

Примечание. С – провениенции с севера от места интродукции, Ю – провениенции с юга от места интродукции. Цифры верхнего регистра в 6–8-й колонках (считая слева): 1 – ДВП, сут; 2 – ФП, мин; 3 – выживание, %; 4 – продукция стволовой древесины, м³/га.

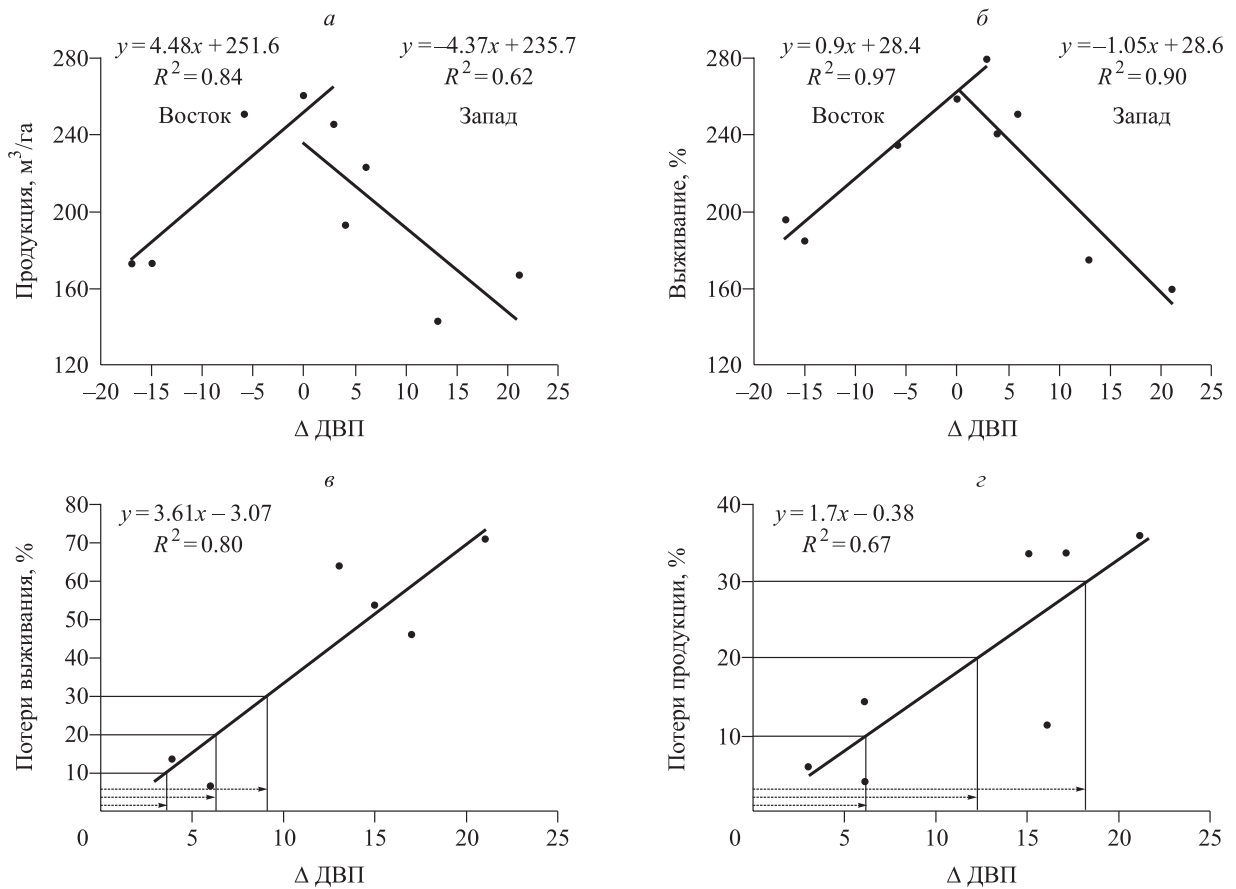


Рис. 3. Линейные регрессии параметров выживания и продукции стволовой древесины интродуцентных культур *P. sylvestris* из широтной зоны 50°–53° с. ш. с долготными градиентами ДВП (а, б) и номограммы потерь в их выживании и продукции в связи с градиентами ДВП (в, з).

тах (соответственно 4.6–4.8 сут, 1.0°, 110 км) в направлении на юг от места интродукции.

Интересно, что по выживанию группа провениенций с севера Русской равнины (Архангельск, Киров, Заонежье и др.), расселившихся в основном из Южно-Уральского рефугиума (Санников и др., 2014) и альтернативно отличающихся от расположенных юго-западнее по гаплотипам митохондриальной ДНК (Видякин и др., 2012), почти не уступают автохтонной культуре Усманского бора. Это означает, что сопоставимые оценки влияния градиентов климата на адаптивность интродуцентов возможны лишь в пределах генетически относительно однородных ФГТР.

Под влиянием градиентов ФП снижение на 10 % выживания интродуцентов, перенесенных с севера, произошло (см. таблицу) на расстоянии на 37 % большем (285 км), а у интродуцентов с юга, напротив, на 18 % меньшем (90 км), чем под влиянием градиента ДВП (210 и 110 км соответственно).

Достоверное уменьшение параметров продукции и выживания интродукционных культур

сосны на Русской равнине (из зоны 50°–53° с. ш.) выявлено также по мере увеличения градиентов географической долготы и ДВП местообитаний. При этом редукция на 10 % продукции древесины у восточных провениенций обнаружена почти в 2.3 раза ближе от места интродукции (140 км, или 2.1° в. д.), чем у западных (315 км, 4.6° в. д.), а их выживание падает на 10 % уже на расстоянии менее 100 км от него. Это связано с более быстрым уменьшением ДВП (2.7 сут/1° в. д.) в восточном направлении от Воронежа по сравнению с западным (1.2 сут/1° в. д.).

Выявлены также линейные зависимости снижения параметров выживания и продукции древесины интродуцентов на трансекте Волынь–Пенза с градиентами ДВП (рис. 3, а, б). Уменьшение продукции древостоев на 10 % по сравнению с «эталонным» в Усманском бору происходит здесь, если градиент ДВП равен 6.5 сут (рис. 3, з), а такое же снижение выживания – при градиенте ДВП около 3.5 сут (рис. 3, в). Эти градиенты могут быть ориентировочной основой для трансфера семян по долготе

в других широтных зонах и ФГГР, но, поскольку они широко варьируемы в зависимости от широты, долготы и континентальности климата, необходимо их определение в каждом ФГГР.

В общем, на примере географических культур на юге Русской равнины на количественном эколого-климатологическом уровне подтверждена давняя (во многом интуитивная) гипотеза о большей адаптивности местных популяций растений по сравнению с интродукционными.

Географические градиенты ДВП и ФП. Регрессионный анализ по данным климатических карт высокого разрешения (Афонин и др., 2008) выявил тесную линейную отрицательную связь ДВП с географической широтой местности ($R^2 = 0.89-0.92$; $p < 0.01$) как на Русской равнине, так и в Западной Сибири с почти одинаковым градиентом ~ 4.5 сут/ 1° с. ш.

Установлено, что при переходе от равнин и предгорий в горы начало вегетации и фенофаз пыления–рецепции деревьев сосны обыкновенной запаздывает в среднем на 10 дней на каждые 500 м повышения их местообитаний (Санников, Петрова, 2003). В целом в течение всего периода вегетации (с учетом примерно такого же сокращения ДВП осенью) она уменьшается на 20 сут, а ее средний высотный градиент составляет около 5 сут/100 м.

Меридиональные градиенты ФП аппроксимируются экспоненциальной кривой, быстро возрастающей с географической широтой независимо от долготы и высоты местности в пределах ареала *P. sylvestris* в России – от 7 мин/ 1° на широте 42° (Дагестан) до 120 мин/ 1° на широте 68° с. ш. (Кольский п-ов).

Длина вегетационного периода на одной и той же широте в Северной Евразии в направлении с запада на восток клинально уменьшается. Это происходит как на территории Русской равнины (в среднем по лесной зоне 2.5 сут/ 5° в. д.), так и несколько быстрее в Западной Сибири (3.5 сут/ 5° в. д.), значительно варьируя в зависимости от широты и континентальности климата. Долготные градиенты ДВП, действующие почти вне влияния ФП, в несколько раз меньше, чем в меридиональном направлении, но в целом на протяжении Русской равнины или Западной Сибири достигают 15–20 сут.

Координационная географическая сеть как матрица районирования. На основе градиентов климатических параметров, лимитирующих выживание и продукцию культур сосны, может быть построена тотальная система ее лесосеменного районирования и трансфера семян.

С этой целью наиболее пригодна охватывающая весь ареал вида в России сеть географических координат и образуемых ею «клеток» (представляющих собой элементарные лесосеменные районы – ЭЛСР) (см. рис. 1).

Целесообразно применить следующие принципы подразделения ареала сосны в России на сеть ЭЛСР, адекватные выявленным нами средним допустимым градиентам климатофакторов, выживания и продукции ее интродуцентов:

1. Подразделение всего ареала в направлении с севера на юг на зоны шириной 1° (110 км) по географической широте, различающиеся друг от друга по ФП в середине лета (15 июля) с 7 мин в Дагестане до 120 мин на севере ареала, а по ДВП в равнинных регионах – в среднем на 4.5 сут/ 1° с. ш.

2. Подразделение ареала на секторы ЭЛСР по долготе протяженностью 5° . При этом в пределах широтных зон различия по ФП между смежными ЭЛСР почти отсутствуют, а по ДВП в равнинных и плакорных регионах обычно не превышают 2.5–3.5 сут/ 5° в. д. Это позволяет оперативно определить на координатной сети градиенты между смежными ЭЛСР и выделить их климатически аналогичные по ДВП группы, а также отдельные «клетки» («донорские лесосеменные районы»).

3. Подразделение ареала сосны в горных регионах на высотные зоны с разницей высот 100 м и градиентом ДВП между ними около 5 сут, примерно равным меридиональному градиенту ДВП/ 1° с. ш. на равнинах.

Таким образом, в качестве матричной основы лесосеменного районирования и регламентации трансфера семян реализуется трехкоординатная система подразделения ЭЛСР в пределах любого ФГГР и всего ареала.

Предлагаемая географическая координатная система подразделения ареала вида с целью анализа потенциальной акклиматизационной способности различных провениенций сосны обладает рядом преимуществ по сравнению с традиционными территориально-административными. К их числу относятся: 1) эволюционно-биологическое и экспериментальное эколого-климатолого-географическое обоснование; 2) унификация, простота методов составления и удобство практического использования; 3) экспресс-определяемость географического положения и оценки адаптивного потенциала провениенций по градиентам ДВП и других климатофакторов; 4) возможность текущих корректив

и совершенствования системы по мере развития базы данных.

Регламентация трансфера семян. При условно принимаемом минимальном уменьшении продукции интродуцентов на 10 % по сравнению с местной культурой можно регламентировать следующие предварительные параметры трансфера ее семян в пределах одного ФГГР на Русской равнине и в Западной Сибири (см. таблицу).

В зоне широт 52° – 60° с. ш. в направлении с севера на юг в среднем допустим перенос семян максимум на 2° географической широты (220 км), т. е. на 2 «клетки» ЭЛСР по широте на расстояние, не превышающее 220 км от места сбора семян. При этом ДВП возрастает не более чем на 10 сут и ожидается нормальное завершение фенофаз сезонного развития интродуцируемых популяций. Градиенты ФП на широтах 52° – 60° с. ш. аналогично влияют на фитомассу лишь на расстоянии 330 км (3°), не лимитируя трансфер как ведущий лимитирующий фактор. Однако на широтах свыше 60° с. ш. они, увеличиваясь в несколько раз, могут стать главным детерминирующим фактором. Во всяком случае, расстояние трансфера семян даже на юг здесь следует сократить до минимума – 50 км. Параметры выживания интродуцентов с севера в целом в 1.5–2 раза менее подвержены влиянию как ДВП, так и ФП и не являются приоритетным ведущим лимитирующим фактором (см. таблицу).

В направлении с юга на север, где выявлено наибольшее влияние на продукцию культур главного лимитирующего фактора ДВП, может быть разрешен трансфер семян на расстояние не более 100–110 км (около 1° широты). Это означает возможность их трансфера в пределах собственной широтной зоны или из ее крайне северной 50-километровой полосы в такую же смежную на севере. В этом случае фенофазы сезонного развития интродуцентов в среднем не более чем на 5 сут могут запаздывать по отношению к концу вегетационного периода. Влияние ФП на фитомассу и выживание культур здесь также на 50–100 % меньше, чем ДВП, и не играет роли ведущего фактора.

В пределах широтных зон трансфер материала (семян, черенков и т. п.) из какого-либо ЭЛСР в направлении с востока на запад в пределах равнинных стран допустим на несколько смежных клеток, если градиент ДВП между ними не больше 10, максимум 15 сут. Если судить по небольшим градиентам ДВП, выжива-

ния и продукции западных провениенций (Волынь–Белгород) под Воронежем (см. рис. 3), их трансфер допустим на расстояние даже несколько большее (315 км), чем с востока (140 км). Однако, несмотря на отрицательные градиенты ДВП (особенно в регионах Сибири), подобный трансфер семян все же предпочтительнее, чем на 100 км с юга на север, так как в последнем случае изменяется и градиент ФП. Во всех случаях основным критерием для определения трансфера являются реальные градиенты параметров ДВП, известных для каждой клетки ЭЛСР.

Трансфер семян *P. sylvestris* из одного горного ЭЛСР в другой допускается в пределах одного ФГГР и одной широтой зоны (одинакового фотопериода) при градиенте ДВП в направлении сверху вниз склонов не более 10 сут (эквивалентном 250 м по высоте). Базисом для определения градиента ДВП служит ее величина, которая должна быть известна по климакарте для нижней по местоположению в рельефе части каждой клетки ЭЛСР.

Перенос семян снизу вверх склонов из-за опасности предзимнего невызревания, повреждения морозами и патогенами допускается не более чем на 100 м. Это эквивалентно примерно 4.5 сут сокращения ДВП.

Общий алгоритм процедуры лесосеменного районирования на основе выявленных геноэко-климатолого-географических закономерностей в сосновых лесах России включает следующие основные этапы: 1) дифференциация ареала сосны обыкновенной в России на ФГГР (см. рис. 1); 2) подразделение ареала сосны в пределах каждого ФГГР на координатную сеть ЭЛСР (в единой системе по России); 3) определение географических координат (GPS) лесничества и конкретного участка интродукции культур; 4) поиск и выделение на координатной сети группы окружающих (и отдельных более отдаленных) донорских ЭЛСР, по градиентам ДВП и ФП соответствующим регламенту трансфера семян; 5) выбор оптимального варианта источника семян на приемлемом уровне прогнозируемых потерь выживания и продукции древесины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на длительный опыт акклиматизации растений, ее теория, методические подходы и методы оценки адаптивного потенциала провениенций, а также лесосеменного районирования популяций древесных растений, в частности *Pinus sylvestris* L., обоснованы недостаточно.

Общей теоретической базой акклиматизации растений и семенного районирования лесов сосны обыкновенной может служить эволюционное учение, генетической – подразделение ее ареала в России на филогеногеографические регионы, а экологической – экоклиматолого-географические закономерности акклиматизации ее интродуцентов.

В качестве основных методических подходов в данном исследовании приняты: для оценки потенциальной адаптивности интродуцируемых провениенций сосны – принцип «климатических аналогов», т. е. сходства мест их происхождения и интродукции по лимитирующим климафакторам (ДВП и ФП), а для оценки фактической адаптации – градиенты параметров выживания и фитопродукции экспериментальных «географических культур» сосны в зависимости от градиентов климафакторов. С этой целью проведен регрессионный экоклиматологический анализ параметров выживания и продукции ствольной древесины 28 провениенций сосны из различных регионов Русской равнины в 40-летних географических культурах в Усманском бору Воронежской области. Как на широтной, так и на долготной географических трансектах, пересекающих Русскую равнину, установлено достоверное уменьшение этих параметров в связи с увеличением градиентов ДВП и ФП. Таким образом, на количественном факториально-эколого-климатологическом уровне подтверждена гипотеза о большей адаптивности местных популяций древесных растений по сравнению с интродукционными и корректность принципа «климатических топоаналогов» их акклиматизации.

В качестве ординационной матрицы для анализа и оценки градиентов ДВП, ФП и других лимитирующих климатических факторов, трансфера семян и лесосеменного районирования в пределах всего ареала вида *Pinus sylvestris* в России предложена сеть географических координат и образуемых ею элементарных лесосеменных районов с размерами «клеток» 1° по широте и 5° по долготе. Эта унифицированная эколого-географическая система обладает рядом информационно-технологических преимуществ по сравнению с традиционными территориально-административными подразделениями. На основе выявленных связей параметров выживания и продукции интродуцированных культур сосны с лимитирующими климаградиентами предложены методы и параметры регламента-

ции трансфера семян по широте, долготе и высоте местности.

Предложенные принципы и методы могут служить генетико-экоклиматолого-географической основой развития общей теории и методов акклиматизации растений, а также разработки систем регионального и общероссийского семенного районирования лесов сосны обыкновенной и других лесообразующих видов с целью создания устойчивых и продуктивных культур, селекции и гибридизации.

Работа выполнена при поддержке Комплексных программ президиума УрО РАН (проекты № 15-12-4-21 и 15-12-4-13) и гранта РФФИ (проект № 16-04-00948-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афонин А. Н., Грин С. Л., Дзюбенко Н. И., Фролов А. Н. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения (DVD-версия). СПб., 2008. <http://www.agroatlas.ru>

Вересин М. М., Шутяев А. М. Испытание потомств географических популяции сосны обыкновенной в Воронежской области // Защитное лесоразведение и лесные культуры. Вып. 5. Воронеж, 1987. С. 27–33.

Видякин А. И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке европейской части России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2004. 48 с.

Видякин А. И., Семериков В. Л., Полежаева М. А., Дымшакова О. С. Распространение гаплотипов митохондриальной ДНК в популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на севере Европейской России // Генетика. 2012. Т. 48. № 12. С. 1440–1444.

Встовская Т. Н., Коропачинский И. Ю. Древесные растения Центрального сибирского ботанического сада. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2005. 235 с.

Драгавцев В. А. О возможности быстрой оценки адаптивного полиморфизма в естественных популяциях моноподиальных хвойных деревьев // Эко-потенциал. 2016. № 2. С. 22–27.

Ирошников А. И. Географические культуры хвойных в Южной Сибири // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. С. 4–110.

Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 275 с.

- Кузьмина Н. А., Кузьмин С. Р., Милютин Л. И. Дифференциация сосны обыкновенной по росту и выживаемости в географических культурах Приангарья // Хвойные бореальной зоны. 2004. Т. XXII. № 1–2. Вып. 2. С. 48–56.
- Лакин Б. Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1980. 291 с.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Филогенгеография и генотаксономия популяций вида *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2012. № 4. С. 252–260.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Егоров Е. В., Санникова Н. С. Выявление системы плейстоценовых рефугиумов *Pinus sylvestris* L. в южной маргинальной зоне ареала // Экология. 2014. № 3. С. 174–181.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 407 с.
- Туманов И. И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 350 с.
- Чернодубов А. И., Галдина Т. Е., Смогунова О. А. Географические культуры сосны обыкновенной на юге Русской равнины. Воронеж: Воронежск. гос. лесотехн. акад., 2005. 128 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высш. школа, 1987. 303 с.
- Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. New York: Columbia Univ. Press, 1970. 505 p.
- Giertych M., Oleksyn J. Summary of results on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) volume production in Ogievskij's pre-revolutionary Russian provenance experiments // *Silvae Genet.* 1981. V. 30. P. 56–74.
- Levitt J. The hardiness of plants. N. Y.; London: Acad. Press, 1956. 278 p.
- Lyr H., Polster H., Fiedler H. J. *Gehölzphysiologie.* Jena: Fischer, 1967. 444 S.
- Matyas C., Yeatman C. W. Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) populations // *Silvae Genet.* 1992. V. 43. N. 6. P. 370–376.
- Mayr E. Animal species and evolution. N. Y.: Harvard Univ. Press, 1963. 797 p.
- Mayr H. *Waldbau auf naturgesetzlicher Grundlage.* Ein Lehr- und Handbuch. Berlin: Verlag P. Parey, 1909. 568 S.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics.* 1978. V. 89. P. 583–590.
- Nei M. *Molecular evolutionary genetics.* N. Y.: Columbia Univ. Press, 1987. 512 p.
- Oleksyn J., Reich P. B., Chalupka W., Tjoelker M. G. Differential above- and below-ground biomass accumulation of European *Pinus sylvestris* populations in a 12-old provenance experiment // *Scand. J. For. Res.* 1999. V. 14. P. 7–17.
- Rehfeldt G. E., Tchebakova N. M., Parfenova E. I., Wykoff W. R., Kouzmina N. A., Milyutin L. I. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris* L. // *Global Change Biol.* 2002. N. 8. P. 912–929.
- Rehfeldt G. E., Tchebakova N. M., Milyutin L. I., Parfenova E. I., Wykoff W. R., Kouzmina N. A. Assessing population responses to climate in *Pinus sylvestris* and *Larix* spp. of Eurasia with climate-transfer models // *Euras. J. For. Res.* 2003. V. 6. N. 2. P. 83–98.
- Reich P. B., Oleksyn J. Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north // *Ecol. letters.* 2008. V. 11. P. 588–597.
- Wright J. W. *Introduction to forest genetics.* New York; San Francisco; London: Acad. Press, 1976. 463 p.

GENETIC-CLIMATOLOGIC-GEOGRAPHICAL PRINCIPLES OF SEED ZONING OF PINE FORESTS IN RUSSIA

S. N. Sannikov¹, I. V. Petrova¹, N. S. Sannikova¹,
A. N. Afonin², A. I. Chernodubov³, E. V. Egorov¹

¹ Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation

² Saint-Petersburg University
10-th Line-str., VO, 33–35, Saint-Petersburg, 199178 Russian Federation

³ G. F. Morozov Voronezh State University of Forestry and Technology
Timiryazev str., 8, Voronezh, 394087 Russian Federation

E-mail: common@botgard.uran.ru, irina.petrova@botgard.uran.ru, sannikovanelly@mail.ru,
afonin-biogis@yandex.ru, leskulvgta@gmail.com, evgbio@mail.ru

The microevolution theory can serve as the theoretical foundation of forest seed zoning and of the population introduction, the subdivision of *Pinus sylvestris* range in Russia into 10 phylogenogeographical regions – as their genetic-geographical base and climatologic-geographical regularities of the acclimatization of the introduced crops – as the ecological base. As a result of regressive analysis of *Pinus sylvestris* provenance crops parameters in Russian Plain forest-steppe it was determined the authentic decrease of the parameters of their survival and stands production, according to the increase of gradients of climate limiting factors – duration of vegetative period and photoperiod – between sites of origin and introduction of populations both along of the submeridional transect and of the longitudinal ones. Thus, the hypothesis about the greater adaptivity of the local plant populations by comparison with introduced ones and the correctness of the principle of «climatic topoanalogues» in the acclimatization were confirmed on the quantitative factorial-climatological level. The total net of geographical coordinates and of corresponding elementary forest seed regions measuring 1° in latitude and 5° in longitude formed by it was suggested as the ordination matrix of forest seed zoning within the *P. sylvestris* areal. The parameters of seed transfer regulation in latitude, longitude and altitude were suggested on the connections base of survival and stands production of introduced Scots pine crops with climatic gradients. These principles can serve as a genetic-climatologic-geographical base for the development of the theory of plants acclimatization and of regional and federal seeds zoning of Scots pine forests for their crops, selection and hybridization.

Keywords: Scots pine, provenance, introduction, survival, production, climate gradient, forest seed zoning, seed transfer.

How to cite: Sannikov S. N., Petrova I. V., Sannikova N. S., Afonin A. N., Chernodubov A. I., Egorov E. V. Genetic-climatologic-geographical principles of seed zoning of pine forests in Russia // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2017. N. 2: 19–30 (in Russian with English abstract).