

*Наталья Александровна ГАШЕВА —
аспирантка Института проблем
освоения Севера СО РАН*

УДК 630.165.1:630.165.5

ОСОБЕННОСТИ ВЛИЯНИЯ КОМПЛЕКСА ПРИРОДНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДНЕГО УРАЛА НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ ЕЛИ СИБИРСКОЙ

АННОТАЦИЯ. Использован дискриминантный анализ по двум признакам-фенам формы семенной чешуи для определения структуры популяций ели на Среднем Урале. Методом дисперсионного анализа оценен вклад факторов среды в формирование структуры популяции, определяемой по проценту гибридных особей.

The discrimination analysis upon the two phenes of the form of seed scales are used for definition of spruce populations structure of the Urals. The method of variance analysis of is used to evaluate the contribution of environmental factors in formation this structure.

ВВЕДЕНИЕ

В 1924 г. Л. Г. Раменский сформулировал правило экологической индивидуальности. Как справедливо отмечает Н. Ф. Реймерс [1], это правило — прямое следствие и причина генетического разнообразия; не только вид, но и популяция, а также особь эколого-генетически специфичны и индивидуальны, каждый из них адаптирован к строго определенной совокупности условий существования.

Эколого-генетическая специфика популяции может быть выражена через ее структуру, определяемую по адаптивным признакам, изменчивость которых детерминирована генетически, или по их генетическим маркерам. Соотношение в популяции особей с теми или иными индивидуальными особенностями формирует специфическую структуру популяции. Одной из нерешенных генэкологических проблем изучения евразийских елей является вопрос об адаптационных возможностях деревьев с разной формой семенной чешуи: давно замечено, что ели с «круглой» формой семенной чешуи обитают в более суровых условиях (в горах Европы, суровом климате Восточной Сибири), тогда как «острочешуйчатые» ели — в более мягком климате западной Европы. Однако на обширной территории, простирающейся от западных границ Русской равнины до восточных границ Уральской лесорастительной провинции, обитают популяции елей с различным соотношением особей с разной формой семенной чешуи, причем, в результате интрогрессивной гибридизации, кроме особей с «типичной» формой семенной чешуи, наблюдается масса переходных (гибридных) форм [2]. С генэкологической точки зрения важно выяснить, имеет ли соотношение в популяции особей с разной формой семенной чешуи закономерный характер, связанный с адаптацией к тем или иным условиям, или оно случайно? Следует отметить, что сама форма семенной чешуи не способствует никаким адаптациям, она всего лишь «метка» (фен) каких-то особенностей генотипа, обеспечивающих адаптацию к более суровым условиям. Другой важный диагностический признак ели сибирской и ели европейской — длина шишки. Так же как и в случае с формой семенной чешуи, крупношишечные формы обитают в западных частях ареала, а мелкошишечные — в северных и более суровых восточных [2]. Оба этих признака вполне попадают под определение «радикальных», данное Н. И. Вавиловым в 1922 г. [3]. Однако длина

шишки темпорально изменчива, т. е. изменяется под воздействием непостоянных, временных условий среды, например, погодных условий года, поэтому возможности использования этого признака для определения генэкологической структуры популяции ограничены. Вместо признака «длина шишки» можно использовать высоко коррелирующий с ней признак «высота семенной чешуи», поскольку его темпоральная изменчивость значительно меньше.

Таким образом, целью данной работы является определение структуры популяции ели сибирской в разных эколого-географических условиях Среднего Урала и выяснение связи этой структуры с некоторыми факторами комплексной природы.

МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Территория для исследований выбрана исходя из того, что она, с одной стороны, соседствует с восточной границей обитания ели европейской и зоной активной интрогрессивной гибридизации двух видов ели, а с другой, — отличается разнообразием природных условий, но не достигающих крайних значений, характеризующих условия обитания елей.

Разнообразие структуры популяций ели сибирской, определяемой по радикальным признакам-фенам (фенам межвидового масштаба), на исследованной территории может зависеть от следующих факторов комплексной природы: 1) гибридизации ели сибирской с елью европейской и гибридной; 2) долготы местности, т. к. меридиональное расположение Уральского хребта, создавая преграду для перемещения воздушных масс, влияет на особенности климата и, по-видимому, может затруднять процесс панмиксии; 3) широты местности (на обследованной территории — от $54^{\circ}45'$ до $60^{\circ}45'$ северной широты), т. к. разница в шесть градусов сказывается на климатических условиях между самыми южными и наиболее северными географическими пунктами; 4) различий в высоте над уровнем моря, создающими особенности микроклимата; 5) типа леса, критерии выделения которых включают характеристику почв и особенности сообщества окружающих живых организмов.

Вклад каждого из факторов в формирование структуры популяции ели оценивали методом дисперсионного анализа с использованием пакета прикладных программ к ПК STATAN-96 [4].

Особенности структуры каждой популяции определяли по проценту гибридных особей, которых выявляли методом дискриминантного анализа по двум полифенам евразийских елей: высоте семенной чешуи и индексу Cf (отношение ширины края выступающей части семенной чешуи к расстоянию от края чешуи до его наибольшей ширины) [2, 5, 6]. Дискриминантный анализ проводили с использованием пакета STADIA-6.0 [7]. Модельными объектами для получения дискриминантного уравнения были популяции типичной ели сибирской из Иркутской области и гибридной ели сибирской из лесонасаждений окрестностей г. Перми.

Для оценки комплексного воздействия всех факторов использовали лесорастительное районирование по С. Ф. Курнаеву [8], который, учитывая глобальную роль влияния перемещения воздушных масс в меридиональном направлении, подразделяет всю территорию нашей страны на лесорастительные провинции, а внутри провинций выделяет округа с учетом широтных климатических условий и других региональных особенностей. Поэтому комплексным фактором для дисперсионного анализа мы выбрали лесорастительные округа, которых на исследованной территории насчитывается семь. По шести градациям, соответствующим разным округам, проведен однофакторный дисперсионный анализ.

Для оценки силы влияния долготы местности проведен однофакторный дисперсионный анализ по пяти градациям (табл. 1): 1) от $56^{\circ}15'$ до $56^{\circ}45'$ восточной долготы; 2) от $57^{\circ}05'$ до $57^{\circ}45'$ в. д.; 3) от $58^{\circ}10'$ до $59^{\circ}35'$ в. д.; 4) от $60^{\circ}02'$ до $64^{\circ}40'$.

Градации для оценки влияния географической широты следующие: 1) от 54°45' до 56°30' с. ш.; 2) от 56°45' до 57°25' с. ш.; 3) от 57°40' до 58°35' с. ш.; 4) от 59°25' до 60°45' с. ш.

Таблица 1

Характеристика пунктов сбора шишек ели

Географические пункты	Тип леса	Гибридные дерев., % по Сf и Н	Высота над уровнем моря	Восточная долгота	Северная широта
Пермь	Е. разнотр.	90	157	56° 15'	58° 00'
Арибашево	Е. разнотр.	80	100	56° 25'	55° 55'
Добрянка	Е. разнотр.	80	200	56° 25'	58° 30'
Щучье Озеро	Е. липняк.	70	200	56° 30'	56° 30'
Чердынь	Е. зм. кисл.	80	250	56° 30'	60° 25'
Аскино	Е. липняк.	75	250	56° 35'	56° 05'
Красный Ключ	Е. разнотр.	70	350	56° 40'	55° 35'
Березники	Е. разнотр. Е. кислич.	80 80	150	56° 45'	59° 25'
Уинское	Е. липняк.	80	150	56° 45'	56° 50'
Ныроб	Е. зел. мош	65	300	56° 45'	60° 45'
Красновишерск	Е. черничн.	40	300	57° 05'	60° 20'
Комариха	Е. тр. змш.	80	150	57° 10'	58° 10'
Аша	Е. липняк.	75	200	57° 15'	55° 00'
Усть-Кишерть	Е. разнотр.	85	150	57° 15'	57° 25'
Чусовой	Е. липняк. Е. длгомош. Е. сфагн. Е. прируч. Е. кисл	70 70 70 70 70	200	57° 45'	58° 20'
Гремячинск	Е. зел. мош Е. травзмш	60 60	400	57° 45'	58° 35'
Катав-Ивановск	Е. тр. змш.	70	500	58° 10'	54° 45'
Ключевая	Е. разнотр.	65	300	58° 30'	56° 50'
Шаля	Е. прируч. Е. сложный	50 40	400	58° 40'	57° 20'
Теплая Гора	Е. зел. мош	40	400	59° 05'	58° 30'
Кытлым	Е. чернич.	60	300	59° 15'	59° 30'
Кузино	Е. змш. тр.	80	300	59° 25'	57° 02'
Дружинино	Е. тр. змш.	40	300	59° 30'	56° 45'
Висим	Е. липняк.	40	400	59° 30'	57° 40'
Нязепетровск	Е. разнотр.	50	300	59° 35'	56° 00'
Ревда	Е. разнотр.	60	300	60° 02'	56° 50'
Екатеринбург	Е. долг. мш	50	282	60° 35'	56° 50'
Талица	Е. прируч. Е. кисличн.	40 40	100	63° 45'	57° 00'
Тугулым	Е. змш. чрн	50	97	64° 40'	57° 05'

Влияние разных групп типов леса планировалось оценить методом дисперсионного анализа по грациям, соответствующим разным группам типа леса в окрестностях г. Чусового: Ельник сложный (липняковый), Е. зеленомошный (кисличник), Е. приручейный, Е. долгомошный, Е. сфагновый. Влияние различной высоты над уровнем моря — по грациям высот от 400 до 900 м в лесонасаждениях горы Косьвинский

Камень. Однако оказалось, что все исследованные лесонасаждения окрестностей г. Чусового имели одинаковый процент гибридных особей, а на Косьвинском Камне гибридных особей не было. Поэтому силу влияния высоты над уровнем моря оценивали с учетом результатов однофакторного дисперсионного анализа по влиянию долготы местности, применяя двухфакторный дисперсионный анализ по градациям:

1. Запад, низкие высоты (Пермь, Арибашево, Березняки, Уинское, Комариха, Усть-Кишерть, Добрянка, Щучье Озеро, Чердынь, Аша, Чусовой); 2. Восток, низкие высоты (Талица, Тугулым, Екатеринбург); 3. Запад, средние высоты (Красный Ключ, Ныроб, Красновишерск, Гремячинск, Ключевая, Шаля); 4. Восток, средние высоты (Теплая Гора, Кытлым, Кузино, Дружинино, Ревда, Висим, Нязепетровск, Катав-Ивановск).

Силу влияния разных групп типов леса оценивали двухфакторным дисперсионным анализом с учетом влияния долготы местности по градациям:

1. Запад, ельники травяные (Пермь, Арибашево, Добрянка, Красный Ключ, Березняки, Усть-Кишерть, Ключевая, Чусовой); 2. Восток, ельники травяные (Шаля, Нязепетровск, Ревда, Талица); 3. Запад, ельники зеленомошные (Ныроб, Комариха, Гремячинск, Катав-Ивановск, Чердынь, Березняки, Чусовой); 4. Восток, ельники зеленомошные (Теплая Гора, Кузино, Дружинино, Талица, Тугулым, Кытлым, Красновишерск).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Дискриминантный анализ по двум признакам — полифенам Cf и H [9] показал, что исследованные популяции имеют разный процент гибридных особей: от 40% до 90% (табл. 1). При самом поверхностном рассмотрении таблицы видно, что в тех пунктах, которые расположены западнее, процент гибридных особей больше. Если мы говорим о гибридизации, то такой результат естественен. Ели с типичной «острой (ромбической)» формой семенной чешуи относятся к ели европейской, которая обитает в западной части ареала евразийских елей. Особи с «круглой» формой семенной чешуи считаются елью сибирской и наиболее типичны для восточной части ареала. Такие географические пункты, как Пермь, Арибашево, Добрянка, Щучье Озеро, Чердынь, Аскино, Березняки, Усть-Кишерть располагаются вдоль восточной границы распространения ели европейской, где ель европейская еще встречается, но преобладают гибридные формы. Восточнее этой границы обитает только ель сибирская и ель гибридная с преобладанием признаков ели сибирской. Некоторые ученые придерживаются мнения о том, что современная динамика лесной растительности идет в направлении вытеснения елового леса сибирского типа европейским, т. к. на евразийском континенте преобладают ветра западных румбов и наблюдаются благоприятные для этого общеклиматические изменения [10, 11]. Однако Уральский хребет представляет собой некоторую преграду, уменьшающую степень панмиксии и определенным образом влияющую на климат Урала и более восточных территорий. Г. П. Морозов отмечал [12], что миграция гамет (пыльцы) гораздо эффективнее миграции зигот (семян), т. к. «пыльца может распространяться воздушными течениями гораздо дальше семян, и в новой популяции пришлые гены выступают под защитой аборигенных генов». Расстояние, на которое разлетается пыльца от отдельно стоящего дерева, не превышает 100 м, от стены леса или от отдельно стоящего дерева пыльца распространяется на расстояния, измеряемые километрами. Над пологом леса пыльца может скапливаться на высоте 500 м, поэтому может разноситься более высокими воздушными течениями на сотни километров [12]. Однако ограничением генетической гетерогенности, которая формируется благодаря миграции генетического материала, является естественный отбор. Поэтому, если гибридным особям не подходят условия существования, происходит их элиминация.

Результаты дисперсионного анализа (табл. 2) показали, что структура разнообразия размеров и формы семенной чешуи ели сибирской на Среднем Урале, выраженная процентом гибридных особей, зависит от влияния комплекса причин, которые обобщены в понятии «лесорастительный округ». Однако, исходя из значения силы влияния географической долготы и широты местности, можно утверждать, что преобладающее значение в этом комплексе факторов будут иметь меридиональные: 1) удаленность от зоны гибридизации ели сибирской и ели европейской и 2) особое расположение Уральского хребта.

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа

Факторы	Сила влияния фактора, %	F - критерий	k ₁	k ₂
Принадлежность к разным округам	52,1	4,6	5	21
Долгота местности	47,2	7,5	3	25
Широта местности	6,7	1,7	3	25
ВНУМ	26,5	4,5	2	25
Тип леса	3,4	1,9	2	30

Если рассмотреть климатические условия (табл. 3), мы увидим, что главные различия связаны с расположением исследованных территорий западнее или восточнее водораздела. Такие особенности распределения метеорологических элементов объясняются меридиональным расположением Уральского хребта, в связи с чем восточный склон Урала и его подножие испытывают сильное влияние эффекта барьерной тени. Косвенно роль Уральского хребта подтверждает дисперсионный анализ, который выявил почти 27-процентную силу влияния орографического фактора.

Таблица 3

Климатические особенности Среднего Урала

Показатели	Температура, в °С				Осадки, мм	
	годовая	Января	июля	Минимум	годовые	теплого периода
Средняя тайга						
Запад, округ 3	-1,3- 2	- 14,4-16,5	14,9-17,3	-48-54	500-576, до 814 в горах	450
Восток, округ 7	-0,6- (+0,2)	-17,4-18,3	17-17,3	-52	393-490	303-398
Южная тайга						
Запад, округ 1	1,1-1,7	-13,8 –15,9	17,6-17,8	-46-48	507-524	365-386
Запад, округ 4	-0,1-(+0,6)	-15,4	16,3	-46-50	516-602	404-562
Восток, округ 5	0,4-0,9	-15,4-17,4	17,4-18,3	-46-50	375-466	278-364
«Смешанные леса»						
Запад, округ 2	1,7-2,5	-13,2-15,2	18,5	-47-48	493	337-353
Восток, округ 6	0,7	-16,8	17	-46	423-513	336-375

Эффект барьерной тени сказывается и на особенностях растительного покрова: происходит коренная смена темнохвойной тайги на светлохвойную, что в данном случае считается местным явлением, которое отражено в округах [8]: Восточно-Русской лесорастительной провинции 1. Унжинско-Камский округ южной тайги — Пермь, Уинское, Добрянка, Щучье Озеро; 2. Ветлужско-Приуральский округ северной подзоны смешанных лесов — Аскино, Арибашево, Красный Ключ, Аша; и Уральской лесорастительной провинции 3. Округ средней тайги западного склона Средне-

го Урала и прилегающей равнины — Чердынь, Ныроб, Красновишерск, Березники; 4. Округ южной тайги западного склона Среднего и Южного Урала — Усть-Кисерт, Комариха, Ключевая, Чусовой, Гремячинск, Катав-Ивановск; 5. Округ южной тайги восточного склона Среднего и Южного Урала его седловины и западного подножия высокогорной части Южного Урала — Шаля, Кузино, Теплая Гора, Висим, Нязепетровск; 6. Округ предстепных боров восточного склона Южного Урала — Екатеринбург, Ревда, Тугулым, Талица; 7. Округ средней тайги, восточного склона Среднего Урала и прилегающей равнины — Кытлым, Косьвинский Камень.

Из характеристики этих округов [8] видно, что к западу от водораздела преобладают еловые и елово-пихтовые леса, а к востоку — сосновые. Причем, как показали наши исследования, в ельниках Предуралья и западного склона Уральского хребта преобладает гибридная ель сибирская, к востоку от водораздела половина и больше елей в лесах представлены типичной елью сибирской (табл. 1).

Однако следует сказать, что структура популяции ели сибирской на Среднем Урале зависит и от других факторов. Внимательный анализ данных показывает, что популяции с большим или меньшим процентом гибридных особей могут обитать в сходных условиях. Так, популяции с 40-60% гибридных особей характеризуются следующим размахом значений: 1) долготы — от 57° 45' до 64° 40'; 2) годовой температуры от -0,6°C до +0,9°C; 3) годового количества осадков от 375 до 562 мм; 4) высоты над уровнем моря от 100 до 400 м. Эти же характеристики условий обитания популяций с процентом гибридных особей более 65% во многом «перекрываются»: 1) долгота — от 56° 15' до 58° 30'; 2) годовая температура от -2,0°C до +2,5°C; 3) годовое количество осадков от 337 до 814 мм; 4) ВНУМ от 100 до 500 м. По-видимому, определенную роль сыграла история расселения двух видов елей, поскольку влияние других возможных факторов не доказано — географическая широта местности (следовательно, зональные особенности) на указанной территории и тип леса не оказывают влияния на структуру популяции.

ВЫВОДЫ

Проведенные исследования структуры популяций ели, определяемые по фенам межвидового масштаба и проценту гибридных особей, выявили следующие особенности влияния природных факторов Среднего Урала на формирование этой структуры:

1. Популяции ели, обитающей на Среднем Урале, содержат от 40 до 90% гибридных особей с преобладанием у них признаков ели сибирской. Популяции ели, располагающиеся западнее водораздела, имеют от 90% до 65% гибридных особей, а более восточные популяции — от 40% до 60%.

2. Особенности соотношения гибридных форм и типичной ели сибирской в популяциях исследованной территории на 52% определяются влиянием комплекса природных факторов, преобладающую роль среди которых играют меридиональные: удаленность от зоны интрогрессивной гибридизации и меридиональное расположение Уральского хребта.

ЛИТЕРАТУРА

1. Реймерс Н. Ф. Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы. М.: Журнал «Россия молодая», 1994. 307 с.
2. Попов П. П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1999. 169 с.
3. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Классики советской генетики (1920-1940 гг.). Л.: Наука. Ленинградское отд-ние, 1968. С. 9-50
4. Гашев С. Н. Статистический анализ для биологов (Пакет программ «STATAN — 1996»). Тюмень: Изд-во ТГУ, 1998. 51 с.

5. Гашева Н. А. Опыт применения кластерного и дискриминантного анализа при описании структуры популяции ели по форме семенной чешуи // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2000. Выпуск 2. С. 113-116.
6. Гашева Н. А., Попов П. П. Критерии применимости радикальных признаков елей в качестве фенотипов // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2002. Выпуск 3. С. 105-110.
7. Кулаичев А. П. Методы и средства анализа данных в среде Windows. STADIA. М.: НПО «Информатика и компьютеры», 1999. 344 с.
8. Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.
9. Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высшая школа, 1985. 158 с.
10. Бобров Е. Г. История и систематика родов *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. 1971. Вып. 7. С. 5-40.
11. Григорьев Ю. Ю., Зеланд М. Г., Яцков А. А. Человек, климат и растительность в голоцене. М.: ЦБНТИлесхоз, 1988. 6 с.
12. Морозов Г. П. Биологические особенности древесных пород с генетико-эволюционной точки зрения // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 27-44.

Иван Евгеньевич ЛИХЕНКО —
заведующий лабораторией селекции
скороспелой пшеницы и качества зерна
НИИ сельского хозяйства
Северного Зауралья,
кандидат сельскохозяйственных наук

УДК 633.11:631.524.01

ИЗОГЕННЫЙ МЕТОД В МОДЕЛИРОВАНИИ И СЕЛЕКЦИИ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ

АННОТАЦИЯ. Дана оценка современного состояния вопроса использования изогенного метода в моделировании и селекции сортов пшеницы. Показана его эффективность в решении теоретических и практических задач селекционной науки.

Recent problems of isogenic method application in wheat variety modeling and breeding are assessed. Its efficiency in solving theoretical and practical plant breeding purposes is demonstrated.

Модель — это научный прогноз, показывающий, каким сочетанием признаков должны обладать растения, чтобы обеспечить заданный уровень продуктивности, устойчивости и других требуемых производством качеств. Всесторонне разработанная модель должна содержать следующее:

- характеристику условий выращивания, для которых создается модель, с доказательством реальности планируемого уровня урожайности;
- описание всех селекционно-значимых признаков;
- доказательства правильности (перспективности) выбранных параметров признаков;
- генетический анализ признаков;
- указания на доноры важнейших признаков [1].

Не следует отождествлять понятие «модель» с перечнем требований, предъявляемых к сорту. Модель сорта — это научный прогноз, который должен быть обосно-