

С.Н. Привалихин

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ *PICEA ABIES* (L.) KARST. В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Picea abies (L.) Karst., изменчивость, семенные чешуи, Украинские Карпаты

Введение

Ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.) – один из ключевых видов лесных экосистем, который имеет важное экологическое и экономическое значение не только для Украины [3, 13, 14], но и для большинства европейских государств [4, 7, 17, 18, 20–26]. Однако нерациональное ведение лесного хозяйства в Украинских Карпатах привело к низкой устойчивости еловых насаждений искусственного происхождения [3, 12–14], а последствия таких мероприятий, названное в литературе «еломанией» [3, 13], до сих пор сказываются на благосостоянии жителей западного региона нашей страны и Украины в целом. Согласно данным М.А. Голубца [3], в современном лесном покрове Украинских Карпат *P. abies* представлена двумя морфологическими группами – тупочешуйчатой (привозной) и острочешуйчатой (естественной карпатской и привозной).

Для восстановления чистых и смешанных лесов, эдификатором которых является *P. abies*, а субэдификаторами могут выступать пихта белая (*Abies alba* Mill.), бук лесной (*Fagus sylvatica* L.) и сосна кедровая европейская (*Pinus cembra* L.), необходимо использовать семена и посадочный материал карпатского происхождения [3, 12]. Характерными признаками природных карпатских ельников могут служить показатели семенных чешуй женских шишек [3].

Цель и задачи исследований

Цель работы – изучить изменчивость показателей семенных чешуй и расчетных коэффициентов *P. abies* в популяциях Украинских Карпат как возможных феномаркеров природных карпатских ельников.

Задачи: 1) изучить изменчивость показателей семенных чешуй и расчетных коэффициентов *P. abies* в популяциях Украинских Карпат; 2) проанализировать возможность использования коэффициентов сужения (C_n) и вытянутости (C_p) чешуй в качестве феномаркеров.

Объекты и методика исследований

Объектом исследования были растения *P. abies* в шести популяциях Украинских Карпат: Хомяцкой (27 деревьев; 1300–1350 м н.у.м.); Бредулецкой (26; 700 м н.у.м.); Быстрицкой, низ (26; 700 м н.у.м.); Синевирской (27; 900 – 1000 м н.у.м.); Осмолодской, низ (26; 790 м н.у.м.); Осмолодской, верх (28; 1525 м н.у.м.). Более детальная информация о расположении популяций на территориях природно-заповедного фонда Украинских Карпат приведена в наших предыдущих публикациях [10, 22]. Для анализа использовали чешуи из центральной части шишки, где они представляют собой довольно постоянную или типичную для особи форму [3, 8, 9, 16]. У каждого дерева из средней части шишек отбирали 8–12 семенных чешуй, у которых с помощью штангенциркуля измеряли длину семенной чешуи (H), ширину семенной чешуи в самой широкой части (D), расстояние от конца наружной части семенной чешуи до линии расположения самой широкой части чешуи (h), размеры чешуи на расстоянии $0,1 D$ от конца наружной части семенной чешуи (d) (рис. 1) [8, 9]. Всего было проанализировано 1502 чешуи женских шишек.

На основании полученных замеров рассчитывали относительные показатели, характеризующие форму, пропорции и др. Это показатель относительной ширины чешуи – отношение ширины к длине (ИФЧ), а также показатели сужения верхней или наружной части чешуи – $C_n=d/D$ и вытянутости или выступа – $C_p=h/D$.

Под определением фен понимали – отдельный дискретный, альтернативный, наследственно обусловленный признак особи [9].

Статистическую обработку данных проводили по Г.Ф. Лакину [5], анализ изменчивости признаков – по шкале С.А. Мамаева [6], для сравнения средних был использован метод Тьюки [11].

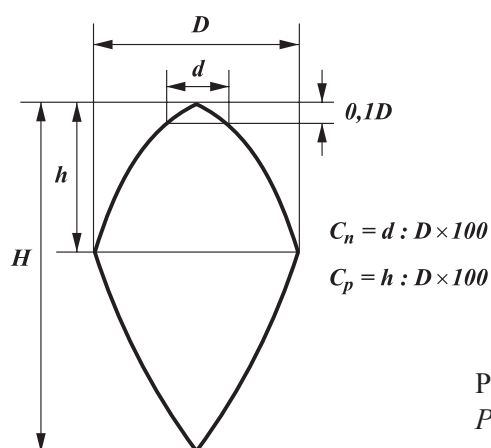


Рис. 1. Линейные размеры семенных чешуй *Picea abies* (L.) Karst.

Результаты исследований и их обсуждение

Длина семенных чешуй в шести популяциях варьировала от 25,2 мм в популяции Осмолодская, верх до 30,7 мм в Бредулецкой популяции (табл.1). Эти же популяции отличались наименьшим и наибольшим значениями ширины чешуй, соответственно 14,4 мм и 18,0 мм (см. табл.1). Достоверные отличия по этим признакам попарно наблюдали между двумя высотными (Осмолодская, верх; Хомяцкая) и четырьмя низинными популяциями. Достоверных отличий не было выявлено между двумя высотными (Осмолодская, верх; Хомяцкая) популяциями, а также в парах Бредулецкая – Быстрицкая, низ и Синевицкая – Осмолодская, низ.

Таблица 1. Средние показатели абсолютной длины, ширины и индекс формы чешуи (ИФЧ) семенных чешуй шишек из шести популяций *Picea abies* (L.) Karst. в Украинских Карпатах

Популяция	Длина, М±m, мм	CV, %	Ширина, М±m, мм	CV, %	ИФЧ, М±m, %	CV, %
Хомяцкая	26,0±0,4	8,2	15,3±0,3	8,9	59,1±1,1	9,4
Бредулецкая	30,7±0,4	8,2	18,0±0,3	8,8	58,6±0,8	7,9
Быстрицкая, низ	29,1±0,5	8,3	17,6±0,2	7,0	60,5±1,0	8,3
Синевицкая	27,5±0,5	9,0	16,0±0,2	6,4	58,6±1,0	9,2
Осмолодская, низ	27,5±0,3	6,7	16,6±0,2	8,4	60,6±0,9	8,7
Осмолодская, верх	25,2±0,3	9,3	14,4±0,2	9,2	57,3±0,9	11,0
В среднем по популяциям	27,5±0,2	10,8	16,1±0,1	11,6	58,9±0,4	9,4

Примечание. Здесь и далее в таблице: М±m – среднее значение±ошибка, CV–коэффициент вариации.

В среднем по популяциям длина семенных чешуй в карпатской части ареала составила 27,5 мм, ширина чешуй – 16,1 мм (см. табл. 1.). Показатели абсолютной длины и ширины семенных чешуй в шести популяциях *P. abies* Украинских Карпат характеризовались низким значением коэффициента вариации по шкале С.А. Мамаева [6]. Линейные размеры чешуй в средней части шишки различаются между деревьями в популяциях, между популяциями в пределах ареала *P. abies* и в целом по видам рода *Picea* [3, 8, 9]. Как было показано на обширном материале на территории, простирающейся от Карпат и Беловежской пущи до Витима и Олекмы (Якутия), географическая вариация показателей ширины чешуй несколько меньше вариации показателя их длины, оба показателя характеризуются значительной географической и внутривидовой изменчивостью [9].

В последнее время исследователи все больше внимания стали уделять относительным показателям формы семенных чешуй [1, 3, 8, 9], поскольку они меньше подвержены влиянию различных экологических факторов [8–10]. Такие показатели, как отношение ширины к длине (или длины к ширине) или отношение длины верхней части к общей длине чешуи, легко определить [1, 3, 8–10].

Показатель индекса формы чешуи варьировал от 57,3 % до 60,6 % и в среднем составил 58,9 % (см. табл.1), что подтверждает ранее высказанное мнение о превалировании в природных древостоях *P. abies* Украинских Карпат острочешуйчатых форм [3]. Согласно данным М.А. Голубца [3], у группы острочешуйчатых форм елей показатель ИФЧ колеблется в пределах 58,4–62,3%, а у тупочешуйчатых (искусственных) 67,3–75,1%. Однако необходимо отметить, что в исследованных нами популяциях встречались деревья, в которых ИФЧ превышал 67,3 %. Это указывает на то, что в таких популяциях проводился частично подсев привозными семенами, а в высокогорных популяциях (Хомяцкая; Осмолодская, верх), возможно, такие деревья появились вследствие разноса семян птицами из популяций, находящихся на низких и средних высотах.

Все эти показатели отражают лишь соотношение ширины и длины чешуй шишек *P. abies*, но не характеризуют особенности верхней или наружной их части, по которым представители рода *Picea* и их популяции существенно различаются [3, 8–10].

Таковыми показателями, характеризующими форму верхней части чешуй, являются коэффициенты сужения (C_n) и вытянутости (C_p), по которым П.П. Поповым проведен анализ фенотипической изменчивости [8, 9] в пределах ареалов *P. abies* и *P. obovata* Ledeb. на территории СНГ. Характер изменчивости этих коэффициентов в пределах любой популяции постепенный, непрерывный, а распределение особей (по C_n и C_p) в большинстве случаев не отличается от нормального распределения [8, 9].

Определение C_n и C_p через отношение к наибольшей ширине (D) более точное, чем, например, к общей длине чешуи (H), потому что ширину можно определить с меньшими погрешностями. При срезании чешуи с оси шишки основание ее не видно, поэтому длина чешуи может измениться по сугубо технологическим причинам. Отсюда и возможные погрешности в определении показателей C_n и C_p , если их определять относительно длины чешуй [9, 10].

В наших исследованиях коэффициенты сужения (C_n) и вытянутости (C_p) чешуй шишек у *P. abies* Украинских Карпат изменялись в широких пределах (табл. 2), коэффициенты вариации этих показателей изменялись от 10,3 до 17,4 %. Достоверных отличий по коэффициентам сужения и вытянутости не наблюдалось ни в одной паре сравнения популяций. Несмотря на низкий и средний уровень изменчивости коэффициентов сужения и вытянутости [6], отсутствие дискретности признаков (феноклинов) не позволяет использовать их в качестве феномаркеров в карпатской части ареала. Однако, по значениям коэффициента вытянутости чешуй шишек существенные отличия (метод Тьюки) наблюдали между высокогорными и низинными популяциям *P. abies*, что позволяет использовать этот коэффициент в качестве феномаркера по высотному градиенту в случае подтверждения на большем количестве высокогорных популяций.

Таблица 2. Изменчивость коэффициентов сужения (C_n) и вытянутости (C_p) семенных чешуй шишек из шести популяций *Picea abies* (L.) Karst. в Украинских Карпатах

Популяция	Коэффициент сужения		Коэффициент вытянутости	
	$M \pm m$, %	CV, %	$M \pm m$, %	CV, %
Хомяцкая	21,7±0,7	16,7	80,0±1,7	11,2
Бредулецкая	20,5±0,5	13,4	78,0±1,7	10,8
Быстрицкая, низ	21,4±0,7	17,1	76,2±1,5	10,3
Синевирская	22,5±0,7	17,4	77,0±1,9	12,9
Осмолдская, низ	20,6±0,5	13,3	74,1±1,8	12,3
Осмолдская, верх	21,4±0,5	17,2	80,8±2,4	15,3

В дальнейшем необходим поиск других фено- и/или геномаркеров природных ельников Украинских Карпат. В качестве феномаркеров могут выступать, например, размер ранней заболонной древесины (the size of the early sapwood) [25], а геномаркеров – изоферменты [4, 7, 10, 19, 24] или ДНК маркеры [17-20]. Так, митохондриальный локус ДНК *nad1* ряд авторов [20, 25] предлагают использовать для исследования популяционной подразделенности популяций *P. abies*, а по изоферментному локусу *Gdh* в природных популяциях *P. abies* в Европе была выявлена клинальная изменчивость [4, 10, 19, 24].

Таким образом, характер изменений коэффициентов сужения (C_n) и вытянутости (C_p) чешуй шишек в пределах ареала *P. abies* Украинских Карпат не выявил четкой географической (клинальной) изменчивости, как было показано в других частях ареала [8, 9, 16]. Причиной отсутствия у *P. abies* в Украинских Карпатах клинальной изменчивости по этим фенопризнакам может быть подсев семян чужеродного происхождения, и/или низкая степень подразделенности и дифференциации популяций, которая была выявлена нами ранее с помощью электрофоретического анализа изоферментов [10, 22]. Так, средняя генетическая дистанция Нея (D_N) составила незначительную величину – 0,005, что позволяет популяции *P. abies* Украинских Карпат рассматривать как единую мегапопуляционную систему [10, 22].

Заключение

Показатель индекса формы чешуй шишек в шести популяциях *P. abies* Украинских Карпат в среднем составил 58,9%, что свидетельствует о превалировании в природных древостоях *P. abies* Украинских Карпат остроchешуйчатых форм. Однако, в исследованных популяциях встречались тупочешуйчатые формы *P. abies*. Это указывает на присутствие в таких популяциях деревьев не карпатского (искусственного) происхождения, появившихся вследствие подсева привозными из Западной Европы семенами.

Коэффициенты сужения (C_n) и вытянутости (C_p) чешуй шишек, характеризующие форму верхней части семенных чешуй, отличаются средним уровнем изменчивости у *P. abies* в Украинских Карпатах. У изученных шести популяций не прослеживается географической (клинальной) изменчивости по этим коэффициентам с юго-востока на северо-запад, следовательно, они не могут быть рекомендованы в качестве феномаркеров природных ельников в карпатской части ареала.

Дальнейшие исследования должны быть направлены на изучение генетической изменчивости *P. abies* в природных популяциях, что в большей степени уже сделано на основе изоферментов [10, 22] и частично – с помощью микросателлитных локусов [2]. Однако, в связи с огромным геномом хвойных [15], таких исследований недостаточно для создания резерватов семян местного происхождения с известными генетическими показателями. Необходимы государственные программы по изучению геномов древесных видов, прежде всего, главных лесообразующих пород – *Pinus sylvestris* L., *P. abies*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica* и других.

Благодарности

Автор выражает благодарности сотрудникам отдела популяционной генетики Донецкого ботанического сада НАН Украины д.б.н., проф. И.И. Коршикову, к.б.н., м.н.с. А.Е. Демковичу, инженеру И.В. Макогон за ценные предложения и консультации при написании статьи.

1. Видякин А.И. Фены лесных и древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) / А.И. Видякин // Экология. – 2001. – № 3. – С. 197–202.
2. Генетическая изменчивость ели европейской по данным микросателлитных локусов / Е.А. Мудрик, Д.В. Политов, М.М. Белоконь, С.Н. Привалихин // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее: матер. конф. молодых ученых, Екатеринбург, 21–25 апреля 2008 г. – Екатеринбург, 2008. – С. 154–157.
3. Голубец М.А. Ельники Украинских Карпат / Михаил Андреевич Голубец. – Киев : Наук. думка, 1978. – 263 с.
4. Гончаренко Г.Г. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов. – Гомель: ИЛ НАН Б, 2001. – 197 с.

5. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. Учеб. пособие для биол. спец. вузов / Георгий Филиппович Лакин ; [4-е изд., перераб. и доп.]. – М.: Высш. шк. – 1990. – 352 с.
6. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) / Станислав Александрович Мамаев. – М. : Наука, 1973. – 282 с.
7. *Политов Д.В.* Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии: автореф. дис. на соискание ученой степени доктора биол. наук: спец. 03.00.15 «Генетика»/ Д.В. Политов. – Москва, 2007. – 47 с.
8. *Попов П.П.* Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири / П.П. Попов // Лесоведение. – 1999. – № 1. – С. 68–73.
9. *Попов П.П.* Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем / Петр Петрович Попов. – Новосибирск: Наука, 2005. – 231 с.
10. *Приваліхін С.М.* Популяційно-генетичне різноманіття ялини європейської (*Picea abies* (L.) Karst.) в Українських Карпатах: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.15 «Генетика» / С.М. Приваліхін. – Київ, 2008. – 21 с.
11. *Приседський Ю.Г.* Статистична обробка результатів біологічних експериментів / Юрій Георгійович Приседський. – Донецьк: Кассиопея, 1999. – 210 с.
12. *Стойко С.М.* Причины ветровалов и буреломов в карпатских ельниках и меры борьбы с ними / С.М. Стойко // Лесное хозяйство. – 1965. – № 9. – С. 12–15.
13. *Українські Карпати. Природа* / М.А. Голубец, А.Н. Гаврусевич, И. К. Загайкевич [и др.]. – Киев: Наук. думка, 1988. – 208 с.
14. *Шеляг-Сосонко Ю.Р.* Ліси України: біорізноманітність та збереження / Ю.Р. Шеляг-Сосонко // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 58, №5. – С. 519–529.
15. *Ahuja M.R.* Evolution of genome size in conifers / M.R. Ahuja, D.B. Neale // *Silvae Genetica*. – 2005. – Vol. 54, № 3. – P. 126–137.
16. *Borghetti M.* Geographic variation in cones of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) / M. Borghetti, R. Giannini, P. Menozzi // *Silvae Genetica*. – 1988. – Vol. 37. – P. 178–184.
17. *Chevarria M. V.* Genetic characterisation of populations from the European natural range of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) by means of EST markers: Die Dissertation wurde am. / Maryna Valdivia Chevarria. – Munchen, 2005. – 81 p.
18. *Eriksson G.* An introduction to forest genetics / G. Eriksson, I. Ekberg, D. Clapham. – Swedish Univ. of Agric. Sciences (SLU), Uppsala, Sweden. – 2006. – 186 p.
19. *Geburek T.* Isozymes and DNA markers in gene conservation of forest trees / T. Geburek // *Biodiversity and Conservation*. – 1997. – Vol. 6. – P. 1639–1654.
20. *Geburek T.* Conservation and management of forest genetic resources in Europe / T. Geburek, J. Turok. – Zvolen: Arbora Publishers, 2005. – 693 p.
21. *Identification of molecular markers for selected wood properties of Norway spruce *Picea abies* L. (Karst.) I. Wood Density* / T. Markussen, A. Tusch, B.R. Stephan [et al.] // *Silvae Genetica*. – 2004. – Vol. 53, № 2. – P. 45–50.
22. *Korshikov I.I.* Genetic structure of populations of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) from Ukrainian Carpathians / I.I. Korshikov, S.N. Privalikhin // *Russian Journal of Genetics*. – 2007. – Vol. 43, № 12. – P. 1364–1372.
23. *Krutovski K.V.* Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian *P. obovata* Ledeb., spruce species studies by isozyme loci / K.V. Krutovski, F. Bergmann // *Heredity*. – 1995. – Vol. 74, № 5. – P. 464–480.
24. *Lewandowski A.* Allozyme variation of *Picea abies* in Poland / A. Lewandowski, J. Bucznyk // *Scand. J. For. Res.* – 2002. – Vol. 17. – P. 487–494.
25. *Sub-montane Norway spruce as alternative seed source for a changing climate? A genetic and growth analysis at the fringe of its natural range in Austria.* / E. Schiessl, M. Grabner, G. Golesch [et al.] // *Silva Fennica*. – 2010. – Vol. 44, № 4. – 615–627.
26. *Technical guidelines for genetic conservation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.).* / V. Koski, T. Skroppa, L. Paule [et al.] – Rome: IPGRI. – 1997. – 42 p.

УДК 581.15: 581.9 (477.8)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ *PICEA ABIES* (L.) KARST.
В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ УКРАИНСКИХ КАРПАТ
С.Н. Привалихин

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Изучена изменчивость показателей семенных чешуй *Picea abies* (L.) Karst. в шести природных популяциях Украинских Карпат. Коэффициенты сужения (Cn) и вытянутости (Cp), характеризующие форму верхней части семенных чешуй, отличаются низким и средним уровнями изменчивости этого признака. У изученных шести популяций не прослеживается географической (клинальной) изменчивости по этим коэффициентам с юго-востока на северо-запад, а следовательно они не могут быть рекомендованы в качестве феномаркеров в карпатской части ареала.

UDC 581.15: 581.9 (477.8)

VARIABILITY OF SEED SCALES INDEXES OF *PICEA ABIES* (L.) KARST.
IN NATURAL POPULATIONS OF UKRAINIAN CARPATHIANS
S.N. Privalikhin

Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

Variability of seed scales of *Picea abies* (L.) Karst. in six natural populations of Ukrainian Carpathians was studied. The coefficients of narrowing (Cn) and projection (Cp), characterizing the shape of the upper part of seed scales distinguish by low and middle variability degree. The populations considered have no geographical (clinal) variation by these coefficients from southeast to northwest and therefore they can not be recommended as phenomarkers in the Carpathian area.