

Изменчивость количества семядолей у семян сосны обыкновенной производственной и опытной заготовки на Северо-Востоке Русской равнины

© 2010. А. И. Видякин, д.б.н., в.н.с.,
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,
e-mail: les@aiv.kirov.ru

Изучена изменчивость количества семядолей в выборках семян сосны обыкновенной производственной и опытной заготовки. Установлено, что частоты признака в сравниваемых выборках семян одинакового географического происхождения в большинстве случаев не различаются. Предложена методика использования среднего количества семядолей при изучении популяционно-хорологической структуры вида.

Changeability of the number of cotyledons of *Pinus sylvestris* L. seeds is considered in samples of production and experimental parties. It is stated that frequency characteristics in the samples compared are mostly similar if the samples are of the same geographical origin. The method of using a medium number of cotyledons while investigating population-chorologic structure of the species is offered.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, семена производственной и опытной заготовки, семядоли, изменчивость

Key words: *Pinus sylvestris* L., seeds in production and experimental parties, cotyledons, changeability

Введение

Известно, что значительная часть территории Русской равнины в плейстоцене была покрыта ледником [1 – 3]. Здесь обнаружены следы донского, окского, днепровского, московского оледенений. Они были разделены тёплыми межледниковыми эпохами. Последнее сильное похолодание, вызвавшее обширное материковое оледенение севера Европы было 18–22 тыс. лет назад. В области сплошного оледенения и на некотором расстоянии от неё, в так называемой перигляциальной зоне, лесов не было [4 – 7]. Древесная растительность в это время произрастала в ледниковых убежищах (рефугиумах), находящихся за пределами перигляциальной зоны в районах с относительно благоприятными условиями [1, 6, 8]. В каждом из них под влиянием специфики действия микроэволюционных факторов сформировалась определённая генетическая структура популяций. В голоцене в связи с потеплением климата одновременно из нескольких пространственно разобщённых центров происходила миграция древесной растительности в северные широты [3 – 9].

Поэтому современная популяционно-хорологическая структура древесных рас-

тений и сосны обыкновенной в частности должна отражать в себе как неоднородность генетической структуры популяций в прошлом, так и те эволюционно-генетические изменения, которые произошли в результате действия микроэволюционных процессов во время расселения видов и после занятия ими определённых ареалов. Данное положение подтверждено нами в процессе феногеографических исследований сосны обыкновенной на Северо-Востоке Русской равнины. Установлено, что популяционно-хорологическая структура вида представляет собой трёхуровневую иерархическую систему [10 – 13]. Первый уровень её включает локальные популяции, второй – группы популяций, третий – крупные ареальные подразделения, объединяющие группы популяций и, как правило, пересекающие несколько природных зон. Эти крупные ареальные подразделения были выделены на основании пространственной специфики и однородности значений частот комплекса генотипически детерминированных признаков, в том числе количества семядолей, которое является наиболее информативным маркером данного уровня структурной организации вида. Согласно нашей гипотезе [12], эти подразделения, названные миграционными комплексами, могут отражать пути расселе-

ния сосны обыкновенной в послеледниковое время.

Для проверки данной гипотезы, а также дальнейшего изучения популяционно-хорологической структуры вида и закономерностей её формирования необходимо установить границы миграционных комплексов. В наших предыдущих исследованиях достичь этого не удалось, так как границы этих ареальных подразделений выходили за пределы района исследований [12]. Установление их возможно при условии проведения феногеографических исследований на очень большой территории, включающей, например, всю Европейскую часть России и Урал. По нашим расчётам для этого необходимо будет определить количество семядолей примерно у 1,5 тысяч, популяционных выборок семян. С учётом существующей периодичности семяношения сосны обыкновенной, составляющей 4–5 лет, а на северном пределе распространения вида – 8–10 лет, для заготовки такого количества выборок потребуется несколько десятилетий. Поэтому необходим поиск новых методических подходов, существенно снижающих продолжительность периода сбора семян.

Одним из возможных вариантов решения этой проблемы может являться использование семян производственного сбора. Их можно взять на лесосеменных станциях из оставшейся неиспользованной при определении посевных качеств семян части средних образцов, которые в соответствии с существующими требованиями отбираются от каждой заготавливаемой в лесничествах партии семян [14]. В зависимости от величины обслуживаемой территории, а также долевого участия сосны обыкновенной в структуре лесного фонда в урожайный год на лесосеменную станцию может поступать до 100–150 средних образцов семян. В настоящее время в Европейской части России и на Урале имеется 34 лесосеменных станции. Таким образом, необходимое для анализа количество образцов семян с данной территории страны может быть получено за 1–2 урожайных года. При этом решается проблема массового получения семян для проведения широкомасштабного эксперимента по определению количества семядолей у сосны обыкновенной. Однако семена производственного сбора будут пригодными для эксперимента только в том случае, если по частотному распределению семядолей они не отличаются от контрольных популяционных выборок, взятых в том же лесничестве.

Целью наших исследований является изучение изменчивости количества семядолей

в выборках семян сосны обыкновенной производственной (ПР) и опытной (ОП) заготовки в лесничествах северо-восточной части Русской равнины и оценка возможности использования семян производственной заготовки при исследовании популяционно-хорологической структуры вида.

Материалы и методы

Для исследований используются 10 выборок семян сосны обыкновенной производственной заготовки, взятых на лесосеменных станциях Кировской области, Коми Республики и 7 опытных популяционных выборок, полученных нами из шишек, собранных на лесосеках со срубленных деревьев. Опытная популяционная выборка семян, используемая в эксперименте в качестве контроля, формировалась следующим образом. В каждом лесничестве с 70–80 деревьев собирали по 10 шишек, которые высушивали в термостате при $t=40^{\circ}\text{C}$. От каждого дерева данного образца, примерно пропорционально количеству шишек на нём и семян в собранных шишках, отбирали от 10 до 20 семян, которые ссыпали вместе, получая при этом популяционную смесь, включающую около 1 тыс. семян. Количество шишек на дереве определяли глазомерно во время их заготовки, а количество семян, полученных с каждого дерева, после извлечения их из шишек. Сформированная таким образом выборка семян будет, вероятно, наиболее полно отражать частоты семядолей в данной природной популяции сосны обыкновенной.

Все выборки семян производственной и опытной заготовки проращивали в специальном аппарате [15] при одинаковом температурном режиме ($t=24^{\circ}\text{C}$) [16] до момента полного расхождения семядолей у каждого проростка. От выборки семян для проращивания брали 4–5 проб по 100 семян в каждой. Затем подсчитывали количество семядолей у каждого проростка. Определяли количество встречающихся в выборке групп (классов) проростков по числу семядолей, абсолютные и относительные классовые частоты.

Результаты и обсуждение

Анализ общей изменчивости изучаемого признака показывает, что в выборках семян Вятскополянского, Афанасьевского, Суводского, Корткеросского лесничеств количество семядолей варьирует от 4 до 8, а Сысольского, Ертомского и в выборке семян опытной

Таблица 1

Распределение проростков сосны обыкновенной по количеству семян в выборках производственной и опытной заготовки семян в популяциях Северо-Восточной части Русской равнины

Номер выборки семян	Способ заготовки семян: производственный (ПР), опытный (ОП)	Единица измерения частоты проростков	Количество проростков						Среднее кол-во семян (M±m)
			с числом семян						
			4	5	6	7	8	Всего	
Вятскополянское лесничество Кировской области									
1	ПР	шт.	15	111	178	31	5	340	5,71±0,042
		%	4	33	53	9	1	100	
2	ПР	шт.	19	125	187	46	3	380	5,71±0,040
		%	5	33	49	12	1	100	
3	ПР (семенной участок)	шт.	6	54	183	81	9	333	6,10±0,042
		%	2	16	55	24	3	100	
4	ПР (семенной участок)	шт.	0	35	135	82	11	263	6,26±0,046
		%	0	13	51	31	5	100	
5	ОП	шт.	3	67	118	30	1	219	5,81±0,046
		%	1	30	54	14	1	100	
Афанасьевское лесничество Кировской области									
6	ПР	шт.	30	143	140	27	3	343	5,50±0,043
		%	8	42	41	8	1	100	
7	ОП	шт.	29	110	90	6	1	236	5,31±0,052
		%	12	46	38	3	1	100	
Суводское лесничество Кировской области									
8	ПР	шт.	12	53	82	10	4	161	5,63±0,064
		%	8	33	51	6	2	100	
9	ОП	шт.	24	81	124	12	1	242	5,52±0,048
		%	10	33	51	5	1	100	
Кирсинское лесничество Кировской области									
10	ПР	шт.	5	53	185	89	13	345	6,15±0,042
		%	1	15	54	26	4	100	
11	ОП	шт.	11	83	105	14	0	213	5,57±0,047
		%	5	39	49	7	0	100	
Сысольское лесничество Республики Коми									
12	ПР	шт.	14	60	87	13	0	174	5,57±0,057
		%	8	35	50	7	0	100	
13	ОП	шт.	23	76	123	14	0	236	5,54±0,048
		%	10	32	52	6	0	100	
Ертомское лесничество Республики Коми									
14	ПР	шт.	35	77	54	8	0	174	5,19±0,061
		%	20	44	31	5	0	100	
15	ОП	шт.	63	153	86	4	0	306	5,10±0,041
		%	21	50	28	1	0	100	
Корткеросское лесничество Республики Коми									
16	ПР	шт.	21	94	131	23	3	272	5,61±0,052
		%	8	35	48	8	1	100	
17	ОП	шт.	13	103	99	20	2	237	5,56±0,049
		%	6	44	42	8	1	100	

заготовки Кирсинского лесничества от 4 до 7. В Вятскополянском, Суводском, Кирсинском, Сысольском, Корткеросском лесничествах наиболее часто встречаются проростки с 6 семядолями, составляющие 50–55% выборки, а в Афанасьевском и Ертомском – с 5 семядолями. Среднее количество семядолей в выборках изменяется от 5,10 до 6,26 (табл.1).

В результате попарного сравнения выборок семян производственной и опытной заготовки по распределению классовых частот и среднему количеству семядолей установлено, что одни из них значительно различаются (выборки 3 и 5, 4 и 5, 10 и 11), другие являются сравнительно однородными (выборки 12 и 13, 16 и 17). Кроме того, имеются пары выборок, занимающие по данному показателю среднее положение между указанными крайними вариантами (табл. 1). Это даёт основание полагать, что по количеству семядолей сравнимые пары выборок одного географического происхождения (одного лесничества) могут быть одинаковыми или различными. Для оценки этого необходимо применение соответствующего статистического анализа. Данные нашего эксперимента представлены в виде рядов распределения классовых частот признака, для которых известны основные статистические показатели ($M \pm m$; σ ; S , %). Поэтому для сравнительной статистической оценки их вычислены значения критериев χ^2 [17] и t_{st} [18], которые приведены в табл. 2.

Анализ полученных данных показывает, что 6 из 10 вариантов сравнения (выборки 1-5, 2-5, 8-9, 12-13, 14-15, 16-17) статистически однородны, так как фактические значения критериев χ^2 и t меньше табличных при всех

уровнях значимости P . Выборки 3 и 5, 4 и 5, 10 и 11 статистически значимо различаются между собой по обоим критериям оценки при всех уровнях значимости P . Выборки 6 и 7 однородны по критерию χ^2 и статистически значимо различаются по критерию t при $P < 0,01$. В связи с неоднозначностью полученных оценок эти выборки можно считать статистически различными. Тогда 60 % сравниваемых выборок семян производственной и опытной заготовки будут статистически однородными и 40 % статистически значимо различными.

При этом в трёх случаях из четырёх причины различий установлены. Выборки семян № 3 и 4 были заготовлены на постоянных лесосеменных участках (ПЛСУ). В процессе их формирования проводился селекционный отбор лучших семенных деревьев. В результате этого генотипическая структура ПЛСУ стала иной, чем в местной природной популяции. Это привело к смещению природных популяционных частот семядолей и, как следствие, к статистически значимым различиям между выборками семян, заготовленными на ПЛСУ и в древостоях сосны естественного происхождения. Статистически значимые различия выборок Кирсинского лесничества обусловлены неоднородностью семян по географическому происхождению. Семена выборки № 10, считавшиеся местными (кирсинскими), фактически были заготовлены на лесосеменной плантации Вятскополянского лесничества, а опытная выборка (№ 11) – на территории Кирсинского лесничества. Причины различия выборок семян № 6 и 7 Афанасьевского лесничества неизвестны.

Таким образом, можно считать, что не менее 50–60% выборок семян, взятых на лесосе-

Таблица 2

Результаты статистической оценки однородности рядов распределения частот семядолей по критериям χ^2 и t_{st} в выборках семян производственной и опытной заготовки

№ п/п	Номера сравниваемых выборок	Значение критерия χ^2				Значение критерия t факт.
		факт.	табличное при P			
			0,05	0,01	0,001	
1	1-5	7,22	9,49	13,30	18,50	1,56
2	2-5	6,09	9,49	13,30	18,50	1,59
3	3-5	23,77	9,49	13,30	18,50	4,53
4	4-5	43,02	9,49	13,30	18,50	6,82
5	6-7	9,47	9,49	13,30	18,50	2,79
6	8-9	4,29	9,49	13,30	18,50	1,41
7	10-11	70,24	7,81	11,30	16,30	8,92
8	12-13	0,95	7,81	11,30	16,30	0,40
9	14-15	6,08	7,81	11,30	16,30	1,25
10	16-17	4,74	9,49	13,30	18,50	0,67

Примечание: для всех пар сравниваемых выборок t_{st} при $P_{0,05} = 1,96$; $P_{0,01} = 2,58$; $P_{0,001} = 3,29$

менных станциях, будут являться пригодными для изучения географической изменчивости семядолей у сосны обыкновенной. Получаемые при этом данные можно использовать как дополнительные сведения, значительно уточняющие характер пространственной изменчивости признака и границы определённых подразделений биохорологической организации вида, выявленные по результатам оценки специально заготовленных популяционных выборок семян.

Критерием достоверности различий выборок, наблюдаемых между средними \bar{X}_1 и \bar{X}_2 , является отношение разности $\bar{X}_1 - \bar{X}_2 = D$ к своей статистической ошибке (m_D), т. е. $t_\phi = \frac{D}{m_D}$ (1), где t_ϕ – критерий достоверности различий; D – разность средних значений сравнительных выборок; m_D – ошибка разности средних значений сравнительных выборок. [18]. На основании вычисленных статистических показателей рядов распределения частот по количеству семядолей (\bar{X} , σ) по данной формуле можно приблизительно определить максимальное значение разности средних двух сравниваемых выборок (D), при котором они будут статистически однородными ($t_\phi < t_{0,05}$), т. е. будут принадлежать к одной совокупности. Из выше приведённой формулы следует, что $D = t_\phi \times m_D$ (2). Максимальное значение t_ϕ , при котором среднее двух выборок не будет различаться между собой для $P_{0,05}$ и объёма рядов ($n > 120$), равно 1,95 [18]. Статистически значимо не различающиеся между собой выборки 1 и 5, 2 и 5, 8 и 9, 12 и 13, 14 и 15, 16 и 17 имеют объём $n = 250-350$ проростков, максимальное отклонение средних $D = 0,11$, пределы статистических ошибок отклонения средних $m_D = 0,063-0,078$. У выборок, статистически значимо различающихся между собой, ошибки отклонения средних изменяются примерно в тех же пределах ($m_D = 0,064-0,075$). Из формулы (1) следует, что при постоянном значении D величина t_ϕ будет возрастать при уменьшении статистической ошибки отклонения средних (m_D). Минимальное значение m_D в нашем эксперименте равно 0,063. Если принять $t_\phi = 1,95$, $m_D = 0,063$, то по формуле (2) $D = 1,95 \times 0,063 = 0,12$. Следовательно, можно считать, что сравниваемые по числу семядолей выборки будут являться однородными, если разность их средних значений будет равна 0,12 и менее. Вероятно, данная величина является очень высоким критерием оценки. Однако при таком методическом подходе можно без дополнительной, достаточно трудоёмкой статистической оценки с очень высокой степенью

вероятности утверждать, что вся совокупность выборок данного географического района, в которой разность минимального и максимального значения средних не превышает этот пороговый уровень, по числу семядолей будет являться статистически однородной. Все выборки, среднее значение которых выходит за пределы данной изменчивости, бракуются. Данный подход применим только при наличии большого количества выборок, которые будут получены за счёт проращивания семян производственного сбора.

Заключение

Методика феногеографических исследований популяционно-хорологической структуры сосны обыкновенной с использованием в качестве маркера среднего числа семядолей состоит в следующем. Выбирается район исследований, включающий значительную часть ареала вида, например, всю европейскую часть России. На карту района исследований через 50 км одна от другой наносятся взаимно перпендикулярные широтные и меридиональные трансекты. В районах пересечения их в урожайные годы на лесосеках со 100 срубленных деревьев собирается по 10 шишек. Шишки высушиваются в термостате и из них извлекаются семена. Одновременно с этим в лесосеменных станциях, находящихся в районе исследований, берётся по 1 тыс. семян сосны от каждого имеющегося среднего образца.

Все выборки семян опытной и производственной заготовки проращиваются при одинаковом температурном режиме до полного расхождения семядолей. У каждого проростка данной партии семян подсчитывается количество семядолей. В каждой выборке определяется количество трёх-, четырёх-, пяти-, шести-, семи-, восьми-, девятисемядольных проростков, а также среднее число семядолей. Средние значения числа семядолей опытных выборок наносятся на географическую карту. При этом в пределах определённых, как правило, очень больших географических районов значения признака будут относительно однородными и специфичными. Между данными районами проводится предварительная граница, которая в дальнейшем будет уточняться с помощью средних значений числа семядолей в выборках семян производственной заготовки. По каждому выделенному району определяются пределы изменчивости среднего числа семядолей опытных выборок. В результате наших

предыдущих исследований на Востоке Европейской части России выделены 4 крупных пространственно смежных географических района, в которых среднее значение признака изменяется в пределах 5,77-5,88; 5,52-5,66; 5,04-5,17; 5,27-5,40 [12]. Разница выборочных средних D в них соответственно составляет 0,11; 0,14; 0,13; 0,13, т. е. она почти полностью соответствует вычисленному нами предельному значению этого показателя, равному 0,12. Это подтверждает правильность наших расчётов.

После этого на географическую карту района исследований наносятся средние значения числа семян выборки семян производственной заготовки и проводится их анализ. В результате этого на географической карте оставляют только те выборки, средние значения которых находятся в пределах изменчивости средних опытных выборок данного выделенного географического района. Средние выборки, которые не соответствуют этому требованию, с карты удаляются. Таким образом, на географической карте появляется множество значений среднего числа семян, что позволяет уточнить и достаточно точно провести границы между крупными хорологическими подразделениями сосны обыкновенной, характеризующимися относительно однородными и специфичными значениями признака. На заключительном этапе исследований проводится статистическая оценка значимости различий между выделенными подразделениями вида.

Результаты апробации данной методики на Северо-Востоке Русской равнины показали, что она может успешно применяться при изучении популяционно-хорологической структуры сосны обыкновенной [13].

Литература

1. Вульф Е.В. Историческая география растений. М.- Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с.
2. Лаврова М.А. Основные этапы истории четвертичного периода севера европейской части СССР // Материалы по четвертичному периоду СССР. М.: АН СССР, 1952. Вып. 3. С. 123–129.
3. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с.

4. Горчаковский П.Л. История развития растительности Урала. Свердловск: Свердловское кн. изд-во, 1953. 144 с.

5. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 66. 286 с.

6. Кац Н.Я. Оледниковых убежищах и расселении широколиственных пород на Восточно-Европейской равнине в послевалдайское время // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57. Вып. 6. С. 52–63.

7. Сукачев В.Н. История растительности СССР во время плейстоцена // Растительность СССР. М.- Л.: АН СССР, 1938. Т. 1. С. 183–234.

8. Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: АН СССР, 1957. 404 с.

9. Лавренко Е.М. Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем // Журн. Русск. бот. общества. 1930. Т. 15. № 4. С. 351–363.

10. Видякин А.И. Миграция в голоцене и популяционная структура *Pinus sylvestris* L. на востоке европейской части России // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 2. Йошкар-Ола. 1998. С. 4–12.

11. Видякин А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. 2001. № 3. С. 197–202.

12. Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке европейской части России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 2004. 48 с.

13. Видякин А.И. Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Хвойные бореальной зоны. 2007. XXIV. № 2-3. С. 159–166.

14. Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации: утв. Федер. службой лес. хозяйства России 11.01.2000. М. 2000.

15. Редько Г.И., Родин А.Р., Трещевский И.В. Лесные культуры: учебник для вузов. М.: Лесная промышленность, 1980. 368 с.

16. ГОСТ 13056.6-97. Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести.

17. Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Храмов-Борисов Н.Н. Биометрия. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 263 с.

18. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Наука, 1990. 352 с.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект №09-04-00177-а).