

КЛАССИФИКАЦИЯ ВНУТРИВИДОВЫХ ФОРМ У *PICEA AJANENSIS* (PINACEAE)

В.В. Татаринов

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток

Стабильность сообществ, образованных популяциями различных видов, определяется главным образом устойчивостью фенотипов в этих популяциях. Поэтому изучение фенотипической изменчивости, особенно эдифицирующих видов, и биологического потенциала фенотипов дает возможность прогнозировать динамические процессы как в популяциях, так и в объединяющей их системе.

Накопление данных о фенотипическом разнообразии приводит к необходимости создания классификации этого разнообразия. Для некоторых видов рода *Picea*, являющегося одним из основных эдификаторов лесных сообществ умеренного пояса, такие классификации созданы, в частности, для *Picea abies* (L.) Karst. (Priehäusser, 1958; Парфенов, 1964; Голубец, 1968) и *P. obovata* Ledeb. (Мамаев, Некрасов, 1968). Для ели же аянской (*P. ajanensis* (Lind. et Gord.) Fisch. ex Carr.) и других близких видов из серии *Ajanenses* они отсутствуют. Наличие внутривидовой классификации у этого вида может помочь разобраться в сложной таксономии всей секции *Casieta*. Излишняя дробность и запутанность в классификационных построениях этой секции уже отмечались в литературе (Бобров, 1971, 1978; Манько, 1987; Урусов, 1995).

В наших исследованиях была поставлена цель – разработать классификацию внутривидовых форм у ели аянской, выявив предварительно спектр фенотипического разнообразия в ее локальных популяциях. В качестве признака-маркера фенотипов использовалась конфигурация внешней образующей семенной чешуи у шишек и ее изменчивость. Этот основной диагностический признак в систематике различ-

ных видов елей применялся и в создании классификаций внутривидовых форм у елей европейской и сибирской.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились на восточном макросклоне Южного Сихотэ-Алиня (Кавалеровский р-н Приморского края). Пихтово-еловые леса распространены здесь на горных склонах и в долинах. На горных склонах преобладают ельники папоротниковые, а в долинах – кустарниково-разнотравные. Для выявления фенотипического разнообразия было отобрано 200 плодоносящих деревьев с их последующим повалом (100 особей в долинном ельнике и 100 на горных склонах). В горном папоротниковом ельнике модели были распределены на двух участках по 50 особей. Эти участки были одинаковы по всем таксационным показателям древесного яруса, условиям местопроизрастания, экспозиции склонов и структуре нижних ярусов, но разделены небольшим водораздельным хребтом. Такое распределение их проведено с целью выяснения значимости местообитания и горного рельефа в отборе тех или иных фенотипов.

У модельных деревьев фиксировались разнообразные фенотипические количественные и качественные признаки как генеративных, так и вегетативных органов. Выбор признаков был обусловлен их значимостью в таксономии и ролью в обеспечении потенциала жизнестойчивости в расширении ареала.

В настоящей публикации приведены только результаты анализа изменчивости формы семенных чешуй и сделана попытка все многообразие выявленных фенотипов свести в определенные группы и тем самым создать классификацию внутривидовых форм у ели аянской. Рисунок внешней образующей семенной чешуи является наиболее важным диагностическим признаком при подразделении рода *Picea* на виды и внутривидовые формы (Юркевич, Парфенов, 1967; Мамаев, Некрасов, 1968; Бобров, 1978). Его генетическая изменчивость установлена для популяций елей европейской, сибирской и финской *P. fennica* (Regel) Kom. Форма семенной чешуи в средней части шишки остается постоянной в пределах кроны дерева на протяжении его жизни и может передаваться в потомстве (Schröter, 1898; Данилов, 1943;

Панин, 1959; Ростовцев, 1962; Kawecka, 1972; Щербакова, 1975; Мамаев, Попов, 1989; Татаринов, 1992).

Для того чтобы выявить фенотипы, принимались во внимание все детали в форме семенных чешуй, отличающие одну шишку от другой. Абсолютно сходные шишки откладывались, затем каждую шишку сравнивали с выделенными эталонными образцами. В один фенотип включались шишки с одинаковой формой семенной чешуи, её консистенцией, углом заострения верхнего края, поверхностью края, степенью вытянутости кончика, формой основания.

Выявленный спектр фенотипов демонстрируется на неметрической шкале, где представлены точные копии семенных чешуй и шишек эталонных образцов. Такая шкала позволяет сохранить наглядность и избежать потери информации, которая неизбежна при использовании метода средних гибридных индексов (Anderson, 1949; Morgenstern, Farrar, 1964; Милютин, Круклис, 1968; Roche, 1969; Морозов, 1976; Попов, 1980). Модификационный характер количественных признаков у семенных чешуй елей европейской и сибирской свидетельствует об их второстепенном значении в диагностике. Они представляют интерес лишь для детальных исследований индивидуальной и эндогенной изменчивости (Татаринов, 1992). В данной статье не рассматриваются методы, применяемые в анализе фенотипического состава популяций, так как всем этим методам, несмотря на ряд достоинств, свойственны схематичность, условность, формализация результатов и потеря части информации (Яблоков, 1980; Милютин, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По данным сравнительного анализа шишек, собранных с модельных деревьев, установлено, что в пределах кроны дерева у шишек текущей генерации и прошлых лет форма семенной чешуи в средней части остается постоянной. Это постоянство наблюдается как у ели аянской (196 моделей), так и у ели корейской *P. koraiensis* Nakai (4 модели). Такая закономерность отмечается и у кроющих чешуй, что уже было установлено для ели аянской В.Д. Фроловым (1993). Однако изменчивость рисунка внешней образующей кроющих чешуй у ели аянской специфична только для этого вида. Он может быть совершенно одина-

ковым у различных фенотипов и форм, установленных по конфигурации семенной чешуи, а у идентичных фенотипов наблюдается чаще всего различная форма кроющих чешуи. Поэтому данный признак-маркер (с учетом своих очень мелких размеров) может быть использован только в качестве вспомогательного в детальных фенотипических исследованиях у видов серии *Ajanenses*.

Все многообразие выделенных фенотипов (40) распределено по более крупным категориям. Они объединяют фенотипы по сходству генерализованной формы семенной чешуи, которая определяется главным образом расположением максимальной ширины чешуи, углом заострения верхнего края и степенью его вытянутости. В пределах внутривидовой формы фенотипы располагаются в порядке уменьшения угла заострения верхнего края, увеличения степени его изрезанности и вытянутости кончика. Выделено пять внутривидовых форм (рис. 1-5):

I. *f. oblongo-orbiculata* (продолговато-округлая), наибольшая ширина чешуи расположена в средней части (рис. 1);

II. *f. oblongo-ovaliata* (продолговато-овальная), наибольшая ширина чешуи также расположена в средней части (рис. 2);

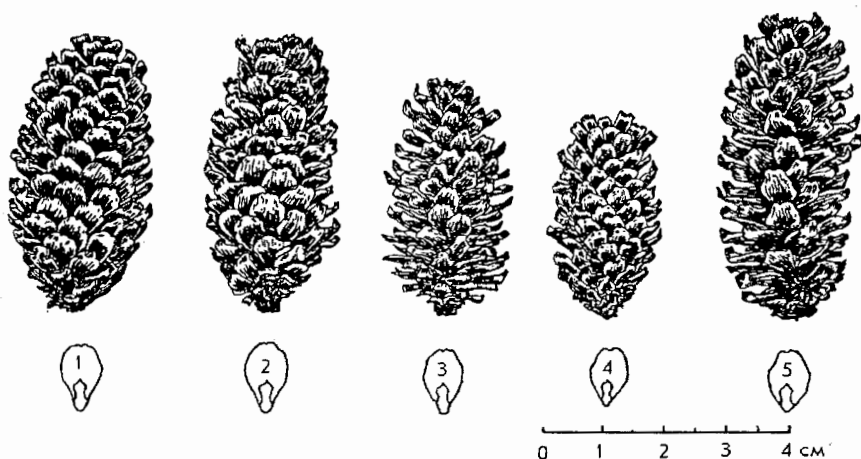


Рис. 1. Фенотипическая изменчивость у сибирской *f. oblongo-orbiculata*. Здесь и на рис. 2-5 цифры означают номера фенотипов у типовых образцов шишек. Рисунки шишек выполнены С.А. Волковой

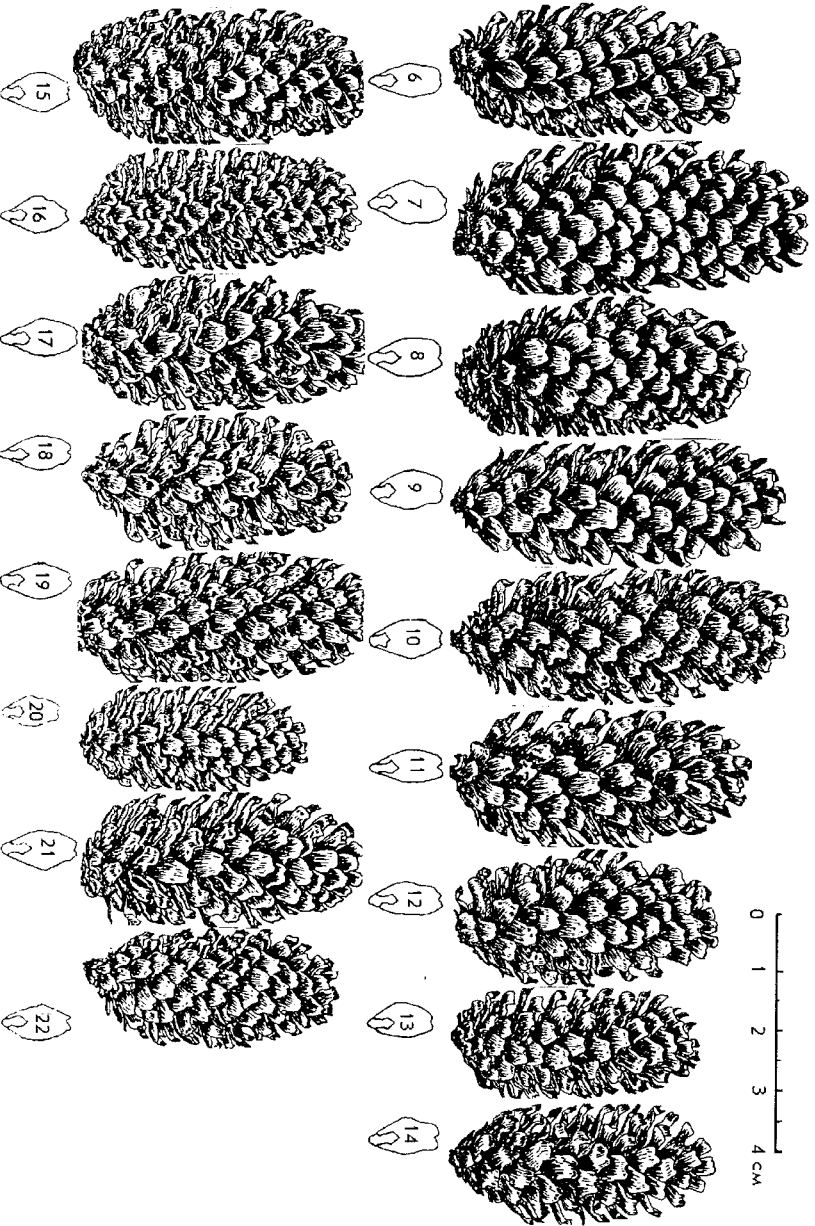


Рис. 2. Фенотипическая изменчивость у сиб. янской ф. облого-овалата

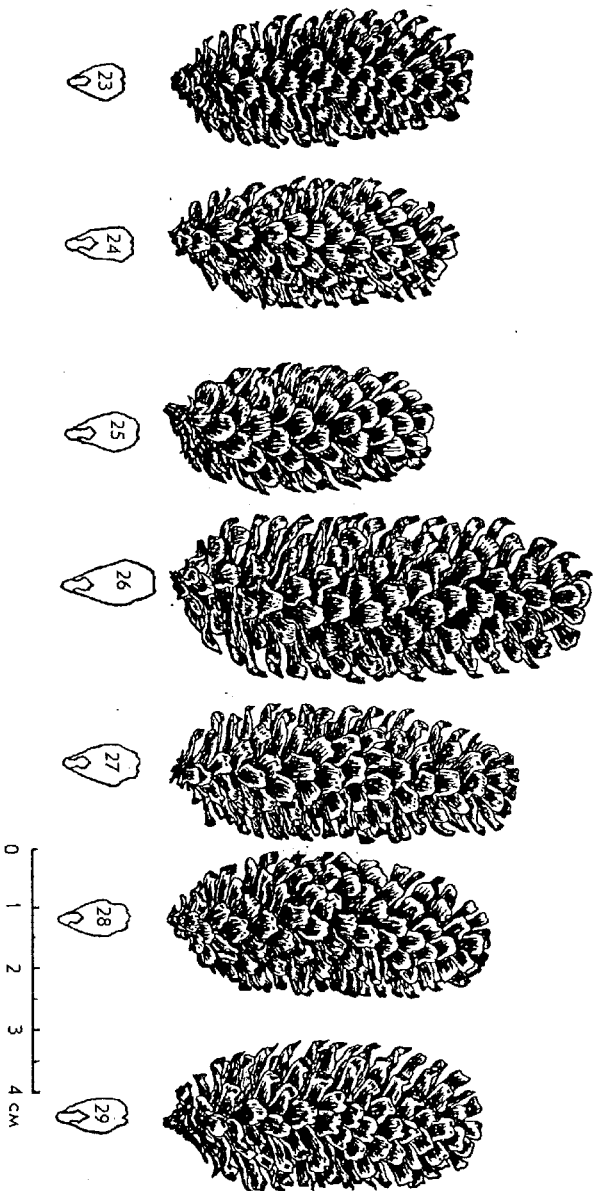


Рис. 3. Фенотипическая изменчивость у сибирской г. обильно-обочая

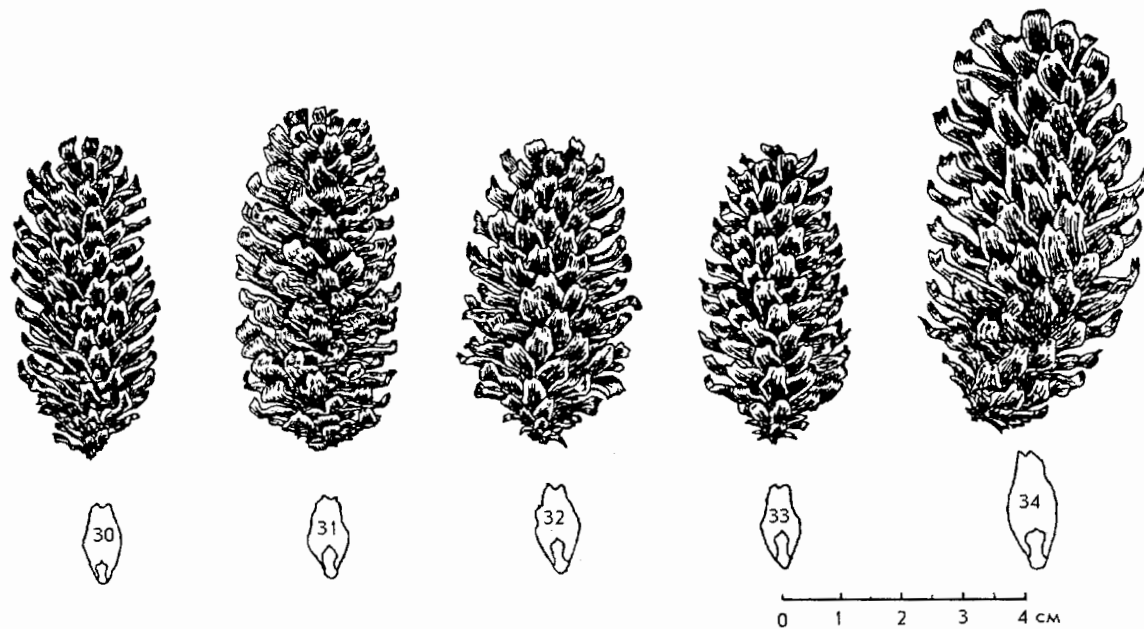


Рис. 4. Фенотипическая изменчивость у ели аянской f. *oblongo-ovata* *elongata*

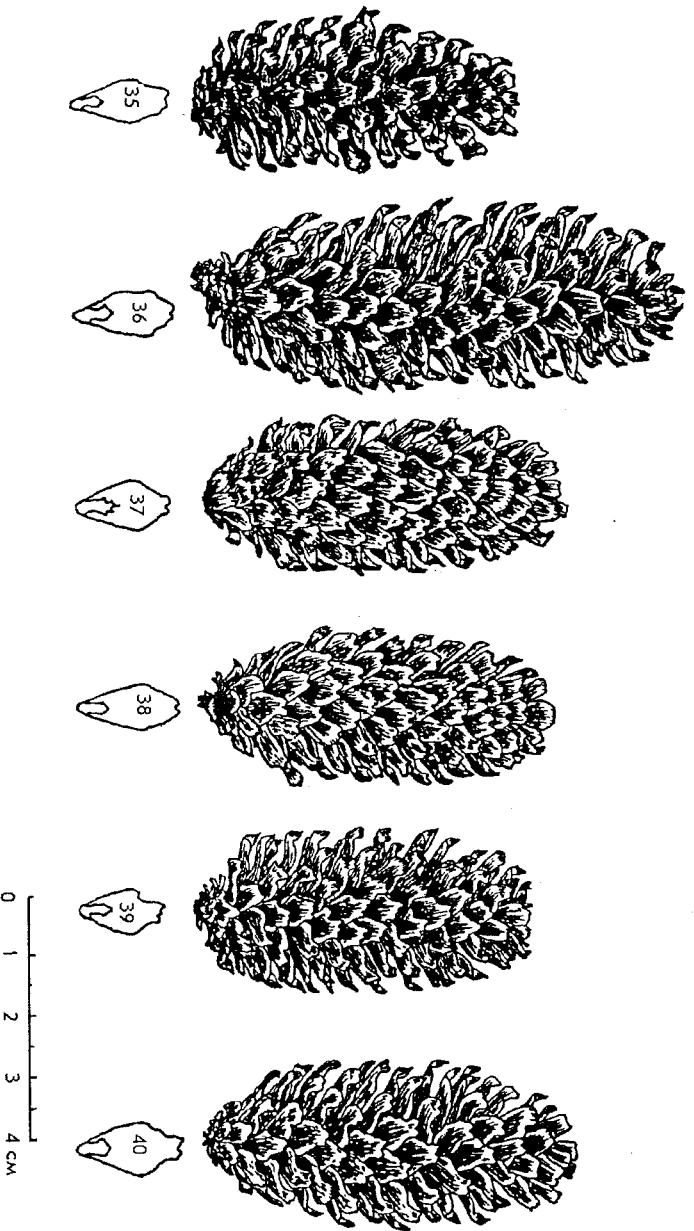


Рис. 5. Фенотипическая изменчивость у сиб. дикой ф. облыго-обочая слонгя

III. f. oblongo-obovata (продолговато-обратнойцевидная), наибольшая ширина чешуи расположена в верхней трети (рис. 3);

IV. f. oblongo-ovaliaata elongata (продолговато-овальная удлиненная), наибольшая ширина чешуи расположена в средней части, верхний край вытянут (рис. 4);

V. f. oblongo-obovata elongata (продолговато-обратнойцевидная удлиненная), наибольшая ширина чешуи расположена в верхней трети, верхний край вытянут (рис. 5).

В наибольшем количественном обилии представлены фенотипы f. oblongo-ovaliaata (см. таблицу). К этой форме относится около 54% от учтенных плодоносящих особей. Деревьев различных фенотипов f. oblongo-obovata значительно меньше – 23%. Процентное участие особей в каждой из остальных трех форм (округлой и острочешуйчатых) достигает только 7-8,5.

Существенных колебаний в численности деревьев у различных форм между долинным и горными ельниками не обнаружено. Эти колебания находятся в пределах 1-2 %. Более значительные колебания наблюдаются между двумя сообществами папоротниковых ельников

Количество особей в фенотипе и внутривидовой форме

Номера фенотипов и форм	Местообитание					
	Ельник папоротниковый (горный), модели 1-50	Ельник папоротниковый (горный), модели 51-100	Итого	Ельник кустарниково-разнотравный (долина), модели 101-200	Всего по трем местообитаниям	
I	1		1	2	3	
	2			2	2	
	3			3	3	
	4		3	3		3
	5	1	2	3	2	5
	Всего	1	6	7	9	16
	6	2	1	3		3
	7	3		3	2	5
	8	1	2	3	10	13
	9	3	2	5	2	7
	10		3	3	7	10
	11	1	1	2	1	3

Юбера фенгитив и фрм		Мстабтане				
		Ельник па- прогноко- вый (гр- ный), мде- ли 1-50	Ельник па- рогноко- вый (грный), мдели 51-100	Итго	Ельник кустар- никовразно- травный (допи- на), мдели 101-200	Всегого тремде- стаби- таням
II	12	2	2	4	4	8
	13	1	1	2	1	3
	14	1	3	4	2	6
	15		1	1	5	6
	16	3	2	5	2	7
	17		3	3	2	5
	18	3	1	4	1	5
	19				3	3
	20		1	2	6	8
	21		2	2	1	3
	22	1	5	6	4	10
	Всего	22	30	52	53	105
III	23	7	4	11	6	17
	24	3		3		3
	25	3		3	3	6
	26				1	1
	27	1	1	2	9	11
	28	2		2	1	3
	29	1		1	3	4
		Всего	17	5	22	23
IV	30	2		2		
	31		2	2		2
	32		1	1	3	24
	33				2	2
	34		2	2	2	4
		Всего	2	5	7	7
V	35	1		1		1
	36	1		1	2	3
	37		2	2	2	4
	38		1	1	1	2
	39	1		1		1
	40	3	1	4	1	5
		Всего	6	4	10	6

на горных склонах одной экспозиции (северо-восточной), но разделенных небольшим водораздельным хребтом. Общих фенотипов, относимых к форме IV, у них вообще не обнаружено, а у форм I – только по одному. Являясь барьером между двумя распадками, хребет, видимо, ограничивает взаимообмен при разносе семян и пыльцы у двух локальных популяций в одинаковых местообитаниях. Такой барьер для обмена генофондом отсутствует между популяциями долинного и горного ельников. Поэтому в долинном ельнике и наблюдается почти полный набор выявленных фенотипов.

Это свидетельствует о том, что в горных условиях более существенным фактором в заполнении экологических ниш различными фенотипами и внутривидовыми формами выступает рельеф. Особенности фитосреды конкретных сообществ в оптимальных экотопах горных и долинных ельников на Южном Сихотэ-Алине могут оказать влияние на особенности сохранения и отпада особей тех или иных форм.

Данные таблицы показывают, что в фенотипической структуре популяций в горных и долинном ельниках доминируют главным образом особи из средней части фенотипического спектра. В горных ельниках чаще встречаются фенотипы 9, 16, 22, 23, а в долинном – 8, 10, 20, 23, 27.

Высокая встречаемость перечисленных фенотипов в долинном ельнике вполне объяснима особенностью плодоношения их особей. Из общего количества деревьев, отнесенных к этим фенотипам, 58% имеют более 2000 шт. шишек на одном дереве, а у некоторых экземпляров эта величина достигает 7000 шт. Это наиболее высокая урожайность среди всех фенотипов в долинном ельнике. Особи, относимые к фенотипу 23, которые имеются в значительном количестве во всех местообитаниях, также продуцируют большое количество шишек на дереве. Их численность на дереве может достигать 10 000 шт. (ельник папоротниковый на горном склоне). Особи на горных склонах, включенные в фенотипы 9, 16, 22, не имеют каких-либо преимуществ в урожайности шишек по сравнению с другими фенотипами. Их незначительное преобладание в фенотипическом спектре объясняется, скорее всего, локальными особенностями фитосреды в процессе онтогенеза или повышенной устойчивостью к воздействию неблагоприятных факторов.

В данной статье рассмотрен спектр фенотипической изменчивости только у ели аянской, хотя в изученных ельниках единично встречается и ель корейская. Для выявления спектра фенотипической изменчивости *Picea koraiensis* требуется массовый материал с обширной территории, так как этот вид в пределах своего ареала везде в сообществах еловых лесов представлен ограниченным числом особей. Здесь необходимо отметить только, что гибридных фенотипов между елью аянской и елью корейской не обнаружено, хотя их особи могут соприкасаться кронами. Барьер для гибридного смешивания проявляется, вероятно, в различных сроках прохождения фенофаз. Созревают семена у ели корейской несколько позже, чем у ели аянской. Поэтому вполне возможно, что и сроки созревания пыльцы в мужских колосках и семяпочек в стробилах у этих видов также не совпадают.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленная классификация разнообразия фенотипов *Picea ajanensis* и их групп (внутривидовых форм) является основой для анализа изменчивости у азиатских и американских видов. Анализ только гербарного материала показывает близость и даже идентичность в форме семенных чешуй и консистенции шишек у различных видов, относимых не только одной серии *Ajanenses*, но и к другим сериям (*Pungentes*, *Likiangenses*) в пределах секции *Casicta*. Классификация не претендует на законченность, и ее фенотипический спектр может быть дополнен своеобразными фенотипами и формами из других ареалов, различных видов секции *Casicta*.

Также вполне возможно обнаружение формы с набором фенотипов продолговато-округлой конфигурации семенной чешуи и вытянутым верхним краем.

Наличие достаточно разработанной классификации фенотипической изменчивости и разнообразия форм внутри видов дает возможность решать не только таксономические проблемы. Изучение биологических особенностей фенотипов позволит выявить их устойчивость и потенциал к экспансии в различных адаптивных зонах. При такой

информации также можно прогнозировать динамические процессы в популяциях и в объединяющей их системе.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е.Г.* История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Нов. сист. высш. раст. 1971. Т. 7. С. 5-40.
- Бобров Е.Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.
- Голубец М.А.* Современная трактовка объема вида *Picea abies* (L.) Karst. и его внутривидовых таксонов // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 8. С. 1048-1062.
- Данилов Д.Н.* Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* Link // Бот. журн. 1943. Т. 28, № 5. С. 191-202.
- Карпенко А.С.* Формы слей в Удмуртии // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 2. С. 259-263.
- Карпенко А.С., Андреев М.П.* Формы слей в Кировской области // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 5. С. 470-484.
- Мамаев С.А., Некрасов М.С.* Изменчивость шишек ели в лесах Среднего Урала // Материалы по внутривидовой изменчивости и систематике растений. Свердловск, 1968. С. 55-70. (Тр. Ин-та экологии растений и животных; Вып. 60).
- Мамаев С.А., Попов П.П.* Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). М., 1989. 104 с.
- Манько Ю.И.* Ель аянская. Л., 1987. 280 с.
- Милютин Л.И., Кружлик М.В.* Опыт анализа гибридных популяций лиственницы в Забайкалье // Лесоведение. 1968. № 3. С. 100-104.
- Милютин Л.И.* Исследования популяций лиственниц методами фенетики // Фенетика популяций. М., 1982. С. 255-260.
- Морозов Г.П.* Фенотипическая структура популяций ели обыкновенной и сибирской // Лесоведение. 1976. № 6. С. 19-25.
- Панин В.А.* Особенности форм ели, отличающихся строением шишек // Лесн. хоз-во. 1959. № 7. С. 74-75.
- Парфенов В.И.* Исследование слесовых лесов и внутривидовой изменчивости ели обыкновенной на юге ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1964. 26 с.
- Попов П.П.* Изменчивость формы семенных чешуй и структура уральских популяций ели сибирской // Лесоведение. 1980. № 6. С. 19-25.
- Ростовцев С.А.* Биологические особенности потомства материнских деревьев ели, различающихся по характеру и степени шероховатости коры // Сборник работ по лесному хозяйству. М., 1962. Вып. 45. С. 112-149.
- Татаринов В.В.* Сингамсон слей Восточно-Европейской равнины. М., 1992. 335 с. Дсп. в ВИНИТИ 15.01.92. № 143-В92.
- Урусов В.М.* География хвойных Дальнего Востока. Владивосток, 1995. 251 с.
- Фролов В.Д.* Внутривидовой полиморфизм и структура популяций ели аянской на территории Сихотэ-Алиня: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1993. 22 с.
- Щербакова М.А.* Генэкологические особенности ели в северо-западной части ее ареала // Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск, 1975. С. 154-177.
- Юркевич И.Д., Парфенов В.И.* К вопросу о систематике *Picea abies* (L.) Karst. // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1967. Вып. 64. С. 41-48.
- Яблоков А.В.* Фенетика: эволюция, популяция, признак. М., 1980. 135 с.

- Anderson E.* Introgressive hybridization. N. Y., 1949. 109 p.
- Kawecka A.* Badania nad morfologicznym zczóznicowaniem świerka niektórych zespolach lésnych Puczcy Biolawieskiej // Pr. Inst. Bad. Lés. 1972. No. 413-416. S. 3-45.
- Morgenstern E.K., Farrar J. L.* Introgressive hybridization in red spruce and black spruce // Techn. Rep. Fac. Forest Univ. 1964. V. 4. P. 1-46.
- Priehäusser G.* Fichten-variantionen und Kombinationen des Bayer. Waldes nach phänotypischen Merkmalen mit Bestimmungsschlüssel // Forstwiss. 1958. Cbl. 77. S. 151-171.
- Roche L.* A genecological study of the genus *Picea* in British Columbia // New Phytologist. 1969. V. 68, No. 3. P. 505-554.
- Schmidt P.A.* Beitrag zur Systematik und Evolution der Gattung *Picea* A. Dietr. // Flora. 1989. Bd 182, H. 5/6. S. 435-461.
- Schröter C.* Über die Vielgestaltigkeit der Fichte // Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft. Zurich, 1898. Bd 43, H. 2-3. S. 1-130.