

## Особенности полиморфизма минусинского климатипа сосны обыкновенной в культурах Ширинской сухой степи

И. В. ТИХОНОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН  
660036 Красноярск, Академгородок

### АННОТАЦИЯ

Более высокая устойчивость минусинского климатипа сосны в культурах Ширинской сухой степи по сравнению с другими климатипами из степной и лесостепной зон Сибири базируется на двух наиболее подходящих для новых условий морфологических формах сосны. Их характеристики сходны с частью деревьев местного ширинского климатипа. Однако по сравнению с ним минусинский климатип в более жестких условиях культуры отличается меньшим полиморфизмом и отсутствием наиболее распространенных в местной природной популяции форм сосны.

Известно, что в степи складываются крайне неблагоприятные для роста древесных растений условия. Немногие виды способны адаптироваться к комплексу стрессовых факторов, характерных для этой природной зоны. Среди них - сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), известная своей устойчивостью к дефициту почвенной влаги и неприхотливостью. О высоком адаптивном потенциале вида свидетельствуют его обширный ареал и проникновение отдельных популяций за пределы лесной зоны. Однако в степи сосна встречается не повсеместно. Например, в Ширинской сухой степи вид занимает лишь 0,2 % всей покрытой лесом площади (в предгорьях Западного Саяна) [1]. На территории собственно сухой степи отсутствуют даже единичные деревья.

В то же время, как показывает многолетний опыт введения вида в культуру в Ширинской степи, сосна способна акклиматизироваться даже к таким крайне суровым условиям. Сравнивались различные климатипы сосны из сходных местообитаний: Бурятии, Алтая, Тувы, Хакасии, Минусинского и Ужурского лесхозов Красноярского края.

И только сосна минусинского происхождения оказалась устойчивой к новым условиям, остальные погибли еще на ранних стадиях онтогенеза. Для выявления свойств минусинского климатипа сосны, обеспечивших ему высокую жизнеспособность при адаптации к условиям Ширинской сухой степи, изучался полиморфизм деревьев в культурах. Надежность выводов повышается благодаря привлечению двойного контроля (экологического - природная ширинская популяция и генетического - минусинская популяция) к оценке изменчивости признаков сосны в культурах Ширинской степи.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Исследования проводили в 40-летних культурах сосны в Ширинской сухой степи, в минусинской и ширинской природных популяциях. Средняя плотность минусинской популяции составляет 750 деревьев на 1 га с небольшими отклонениями. Это разновозрастный послепожарный древостой 30—50 лет. Ширинская "островная" популяция отличается большой неравномерностью размещения

деревьев на площади в зависимости от их возраста и экспозиции склона (от 200 до 3000 шт./га). Возраст деревьев колеблется от 20 до 190 лет. Пробная площадь заложена на участке с преобладанием деревьев 25–50 лет и густотой 950 шт./га. Для сравнения в насаждениях отобраны деревья одного возраста с культурами. Густота посадки искусственного насаждения составляет 3300 шт./га, деревья на площади распределены равномерно (2 x 1,5 м). Насаждение создано из семян, выращенных в питомнике в 3 км от опытного участка из семян, собранных в минусинском ленточном бору.

Сбор фактического материала проводился с 1995 по 2000 г. Для сравнительного анализа в природных популяциях отобраны деревья одного возраста с посадками. В каждом насаждении проведена таксация по стандартной методике [2], измерены анатомо-морфологические параметры хвои, мужских и женских шишек, пыльцы и семян, качество семян, а также другие признаки, дополняющие оценку состояния деревьев (см. табл. 2). Всего на каждом дереве учтено 58 характеристик. Морфометрические признаки учитывали у 30–60 деревьев в каждом насаждении. Хвою отбирали с пяти однолетних побегов в средней части кроны в конце вегетационного сезона (август–сентябрь), мужские стробилы (по 20 шт.) — в период массового пыления сосны (первая декада июня), женские шишки (по 20–25 шт.) — в ноябре — феврале. Окраску шишек и семян определяли, исходя из описаний Л. Ф. Правдина [3] и В. Л. Черепнина [4]. Анатомические признаки хвои и морфологические признаки пыльцы измеряли под микроскопом МБИ-3. Состояние деревьев оценивали на основе рекомендаций А. В. Лебедева [5] и М. М. Котова [6], а также по 5-балльной шкале (от 0 до 4 баллов) В. А. Алексеева [7]. Качество пыльцы исследовали с помощью стандартной методики [8, 9]. Качество семян определяли рентгенографическим методом [10].

Морфоструктуру насаждений изучали с помощью компонентного и кластерного анализов [11–14]. Классификация популяций осуществлялась посредством кластирования, проведенного методом взвешенной парной группировки с арифметическим средним. Ме-

рой сходства отдельных фенотипов послужило взвешенное Евклидово расстояние  $E_{j_k}$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение характеристик двух природных популяций показало, что в ширинском бору деревья имеют меньшую высоту, у них меньше диаметры ствола и кроны; хвоя меньших размеров, более узкая и плоская, содержащая большее число устьиц и смоляных каналов, которые у части деревьев погружены в паренхиму; шишки мельче, преимущественно серо-зеленые, яйцевидной формы, с плоским и бугорчатым апофизами щитка. В минусинской популяции преобладают коричневошишечные формы с крючковатым и бугорчатым апофизами щитка (табл. 1).

В условиях культуры наблюдается значительное снижение показателей роста деревьев минусинского климатипа сосны по сравнению с материнской популяцией. Ухудшается их состояние. Отмечено, что при адаптации к условиям Ширинской сухой степи деревья первой репродукции более пластичны в отношении изменения радиального прироста, но в большей мере сохраняют темпы роста в высоту [15].

Размеры хвои — одного из наиболее чувствительных органов растений — в культурах уменьшаются в сравнении с обеими природными популяциями, что связано не только с ухудшением условий местообитания, но и почти в 3 раза большей, чем в ширинской популяции, густотой культур. Для всех исследуемых насаждений отмечено продольное сворачивание хвои, особенно заметное в насаждениях Ширинской степи (различия достоверны,  $p > 0,95$ ). Поперечный срез хвои имеет форму не полукруга, как описано в литературе [3, 16, 17 и др.], а вогнутого полумесяца. Описания отклонений по конфигурации среза хвои приводились в литературе и ранее в связи с нарушениями морфогенеза у аномальных семян сосны [18]. Отсутствие сопутствующих этому явлению отклонений от типичного анатомического строения хвои позволяет отнести этот факт к разряду «нормальных» адаптивных изменений. Все перечисленные особенности в строении вегетативной сферы деревьев в условиях

Характеристики некоторых признаков деревьев на пробных площадях в минусинской и ширинской популяциях и культурах сосны обыкновенной

| Признак                           | Насажение             |         |               |         |                     |         |
|-----------------------------------|-----------------------|---------|---------------|---------|---------------------|---------|
|                                   | Минусинская популяция |         | Насажение P1  |         | Ширинская популяция |         |
|                                   | <i>M</i>              | $\pm m$ | <i>M</i>      | $\pm m$ | <i>M</i>            | $\pm m$ |
| Высота дерева, м                  | 9,7                   | 0,2     | 7,6           | 0,2     | 7,2                 | 0,2     |
| Диаметр ствола, см                | 27,7                  | 0,72    | 14,5          | 0,65    | 18,4                | 0,44    |
| » кроны, м                        | 5,7                   | 0,4     | 3,1           | 0,2     | 3,9                 | 0,2     |
| Протяженность кроны, %            | 70,3                  | 1,6     | 65,3          | 1,2     | 64,1                | 1,2     |
| Длина хвои, мм                    | 55,2                  | 2,09    | 44,4          | 0,94    | 46,9                | 1,01    |
| Ширина », мм                      | 1,69                  | 0,074   | 1,06          | 0,02    | 1,24                | 0,02    |
| Толщина », мм                     | 0,68                  | 0,02    | 0,33          | 0,01    | 0,42                | 0,01    |
| Число смоляных каналов, шт.       | 8,2                   | 0,50    | 7,1           | 0,20    | 10,1                | 0,21    |
| Число устьиц на 1 мм <sup>2</sup> | 87,7                  | 2,36    | 98,8          | 2,90    | 95,7                | 2,04    |
|                                   | 41,2                  | 0,81    | 35,1          | 1,33    | 34,7                | 0,64    |
| Длина шишек, мм                   | 20,6                  | 0,34    | 15,7          | 0,34    | 18,1                | 0,50    |
| Диаметр », мм                     | 1,97                  | 0,03    | 2,25          | 0,07    | 1,88                | 0,04    |
| Индекс формы шишек                | 9,5                   | 1,3     | 23,5          | 1,8     | 22,9                | 1,4     |
| Число чешуи <i>f. plana</i> ,     | 31,3                  | 2,2     | 18,3          | 1,3     | 22,8                | 1,5     |
| <i>f. gibba</i> ,                 | 26,4                  | 2,38    | 8,8           | 1,3     | 10,4                | 1,67    |
| <i>t. reflexa</i> , шт.           | 18,5                  | 0,69    | 15,8          | 0,82    | 14,3                | 0,76    |
| Длина микростробиллов, мм         |                       |         |               |         |                     |         |
| Окраска шишек*, %                 | 33,3/20,0/46,7        |         | 77,3/13,6/9,1 |         | 66,7/20,0/13,3      |         |
| Окраска микростробиллов", %       | 66,0/25,0/9,0         |         | 93,4/6,6/0    |         | 63,3/26,7/6,7       |         |

\* Соотношение различных по окраске женских шишек форм: 1 - песочные, зеленовато-серые; 2 - коричневые; 3 - темно-коричневые.

"Доля деревьев с желтой (1), розовой (2) и красной (3) окраской микростробиллов.

большого дефицита влаги способствуют снижению ее потерь на транспирацию.

Ухудшение условий для роста сосны затрагивает и генеративную сферу деревьев: уменьшаются размеры женских и мужских шишек, возрастает доля светлоокрашенных форм женских шишек (песочной и серо-зеленой). Уменьшается число деревьев с преобладанием крючковатой формы апофизов щитка шишек. Учитывая то, что некоторые из указанных признаков часто используются в качестве фенотипических маркеров генетического разнообразия популяций [19-24 и др.], можно предположить, что установленные различия являются следствием естественного и искусственного отбора. В отличие от обеих природных популяций, где имеются все формы шишек, в культурах отсутствуют деревья с ширококонусовидными шишками. Это существенно снижает возможности для отбора наиболее устойчивых к новым условиям генотипов. Доля такой формы в ширинской по-

пуляции довольно велика и составляет 40 % от общего числа деревьев по сравнению с 6,7 % в минусинской популяции.

Для изучения характера дифференциации насаждений и оценки степени выявленных между ними различий применялся компонентный анализ признаков. Преимущество метода заключается в том, что в анализ небольшого числа главных компонент вовлекается весь комплекс исходных признаков.

Анализ показывает, что первые семь главных компонент описывают 70 % сопряженной изменчивости 58 признаков сосны. Первая главная компонента, доля которой составляет 26,3 % обобщенной дисперсии признаков (ОДП), может быть охарактеризована как компонента «роста и состояния деревьев, а также связанных с ними размеров и форм хвои и шишек» (табл. 2). Вторая компонента, абсорбирующая 13,1 % ОДП, отражает улучшение состояния деревьев с уменьшением размеров ствола, кроны и хвои, она

## Собственные векторы первых семи главных компонент для признаков деревьев минусинского и ширинского климатипов сосны

| Признак | Коэффициент для компонент |         |         |         |         |         |         |
|---------|---------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
|         | I                         | II      | III     | IV      | V       | VI      | VII     |
| 1       | 2                         | 3       | 4       | 5       | 6       | 7       | 8       |
| x1      | 0,4017                    | -0,5757 | -0,2404 | -0,2046 | 0,0037  | -0,0790 | -0,0938 |
| x2      | 0,6725                    | -0,4466 | 0,0294  | -0,0888 | -0,4316 | 0,0038  | 0,0420  |
| x3      | -0,4036                   | 0,0162  | -0,2340 | -0,0667 | 0,6243  | -0,0544 | -0,0800 |
| x4      | 0,5047                    | -0,4181 | 0,1769  | -0,2714 | -0,3847 | -0,2372 | 0,2713  |
| x5      | 0,7195                    | -0,2750 | 0,1876  | -0,1114 | -0,3670 | -0,1916 | 0,0660  |
| x6      | 0,6414                    | -0,3890 | 0,1239  | -0,2039 | -0,3874 | -0,2579 | 0,1889  |
| x7      | 0,4185                    | -0,5767 | 0,0924  | -0,3295 | -0,1486 | -0,2929 | -0,0633 |
| x8      | 0,6828                    | -0,0010 | 0,0931  | -0,0232 | -0,1632 | 0,0077  | -0,0460 |
| x9      | 0,2137                    | -0,3987 | -0,2268 | 0,0197  | 0,0350  | 0,1263  | -0,2150 |
| x10     | -0,1112                   | 0,1443  | 0,2842  | 0,0872  | -0,3461 | -0,1364 | 0,3188  |
| x11     | 0,1746                    | -0,1631 | -0,2278 | -0,1124 | 0,0646  | -0,0970 | 0,1317  |
| x12     | 0,3274                    | 0,4996  | 0,1262  | 0,1771  | -0,2565 | 0,3047  | -0,0016 |
| x13     | 0,3584                    | 0,4507  | 0,2507  | 0,2308  | -0,1348 | 0,2372  | -0,2878 |
| x14     | 0,6457                    | -0,1987 | 0,0557  | -0,0470 | -0,1518 | 0,0550  | -0,1211 |
| x15     | 0,3111                    | 0,3939  | 0,2827  | 0,2884  | -0,0989 | 0,3019  | -0,0517 |
| x16     | 0,1691                    | -0,1767 | -0,1384 | -0,3360 | 0,5659  | -0,0589 | -0,0052 |
| x17     | 0,5484                    | -0,2868 | -0,1681 | -0,0897 | 0,0152  | 0,2515  | -0,0701 |
| x18     | 0,7258                    | -0,4104 | -0,1745 | 0,0632  | -0,0186 | -0,0293 | -0,3740 |
| x19     | 0,7615                    | -0,3852 | -0,2423 | 0,0385  | 0,0572  | 0,3051  | 0,1474  |
| x20     | -0,4917                   | 0,1478  | 0,0853  | -0,1633 | 0,0505  | 0,2213  | 0,4549  |
| x21     | -0,3915                   | 0,1248  | 0,1310  | -0,0311 | -0,0376 | -0,4957 | -0,6121 |
| x22     | -0,3835                   | -0,0752 | -0,1105 | -0,1930 | 0,1186  | 0,2452  | 0,3139  |
| x23     | 0,3665                    | 0,2430  | 0,3013  | 0,3174  | -0,1829 | 0,3960  | -0,1468 |
| x24     | -0,5871                   | 0,3831  | 0,1405  | -0,0635 | -0,2356 | -0,1983 | -0,1556 |
| x25     | -0,2627                   | 0,5445  | 0,3535  | 0,1883  | -0,1864 | -0,0968 | -0,1505 |
| x26     | 0,7665                    | -0,2511 | -0,0401 | 0,1008  | -0,0918 | 0,3146  | -0,1282 |
| x27     | 0,7478                    | -0,3814 | -0,3053 | -0,0297 | 0,0556  | 0,2563  | 0,1054  |
| x28     | -0,2392                   | 0,3224  | 0,0231  | 0,1537  | -0,1751 | -0,3370 | 0,2603  |
| x29     | 0,7241                    | -0,3036 | -0,2121 | 0,0397  | -0,0920 | -0,1463 | -0,0681 |
| x30     | -0,2661                   | 0,1426  | 0,1254  | -0,0354 | 0,0127  | 0,2323  | 0,0322  |
| x31     | 0,6845                    | 0,0480  | -0,0780 | 0,5921  | 0,2501  | -0,2070 | 0,0847  |
| x32     | 0,7292                    | 0,0435  | -0,0793 | 0,5791  | 0,1765  | -0,1403 | 0,0266  |
| x33     | 0,4690                    | 0,1396  | 0,0157  | 0,6664  | 0,2545  | -0,2972 | 0,1939  |
| x34     | 0,5743                    | -0,0705 | -0,1844 | 0,1202  | 0,2431  | -0,0719 | 0,0393  |
| x35     | -0,0420                   | 0,4081  | 0,2478  | 0,6267  | -0,0605 | -0,2109 | 0,2170  |
| x36     | 0,6751                    | -0,0556 | -0,0800 | 0,4476  | 0,1666  | -0,0976 | 0,0903  |
| x37     | 0,6451                    | -0,3096 | -0,2534 | 0,0569  | 0,2423  | 0,0499  | -0,1168 |
| x38     | 0,7211                    | -0,0007 | -0,0640 | 0,5993  | 0,2013  | -0,1323 | 0,0917  |
| x39     | 0,3509                    | 0,3930  | 0,1479  | 0,1774  | -0,2460 | 0,2144  | 0,0870  |
| x40     | 0,4932                    | -0,0923 | 0,7111  | -0,2034 | 0,2388  | -0,0381 | 0,0731  |
| x41     | 0,6177                    | -0,0728 | 0,5050  | -0,0952 | 0,0896  | 0,0132  | 0,0747  |
| x42     | 0,4594                    | 0,1472  | 0,8360  | -0,1279 | 0,1156  | -0,0052 | -0,0384 |
| x43     | 0,4996                    | 0,1481  | 0,8002  | -0,1397 | 0,1066  | 0,0069  | -0,0220 |
| x44     | 0,4764                    | 0,1463  | 0,8267  | -0,1305 | 0,1210  | -0,0050 | -0,0462 |
| x45     | 0,4749                    | 0,0956  | 0,8250  | -0,1477 | 0,1576  | -0,0041 | -0,0281 |
| x46     | 0,0443                    | 0,2873  | 0,3997  | -0,0409 | 0,0946  | 0,1595  | -0,1552 |
| x47     | 0,0748                    | -0,0683 | 0,4073  | -0,3060 | 0,2942  | 0,0939  | 0,3024  |
| x48     | 0,1436                    | -0,0266 | 0,6820  | -0,3128 | 0,2685  | -0,1648 | 0,1012  |
| x49     | 0,2640                    | 0,1134  | 0,7424  | -0,2045 | 0,1890  | -0,0328 | -0,1410 |
| x50     | 0,5748                    | 0,6539  | -0,3494 | -0,2897 | 0,0187  | -0,0798 | 0,0159  |

|          | 1       | 2      | 3      | 4       | 5       | 6       | 7       | 8       |
|----------|---------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|
| x51      |         | 0,6074 | 0,5973 | -0,3841 | -0,2869 | 0,0316  | -0,0698 | 0,0314  |
| x52      |         | 0,5886 | 0,6318 | -0,3747 | -0,2900 | 0,0194  | -0,0551 | 0,0028  |
| x53      |         | 0,5441 | 0,6990 | -0,3000 | -0,2850 | 0,0032  | -0,0804 | -0,0130 |
| x54      |         | 0,5496 | 0,6594 | -0,3699 | -0,2645 | 0,0329  | -0,0373 | -0,0256 |
| x55      |         | 0,6239 | 0,5735 | -0,3736 | -0,2709 | 0,0608  | -0,0495 | 0,0178  |
| x56      |         | 0,4905 | 0,6932 | -0,3235 | -0,2819 | -0,0071 | -0,0650 | -0,0317 |
| x57      |         | 0,4584 | 0,5480 | -0,3339 | -0,2143 | -0,0285 | -0,0795 | 0,1184  |
| x58      |         | 0,5226 | 0,4533 | -0,2704 | -0,2096 | -0,0293 | 0,0595  | 0,0336  |
| Expl.Var | 15,2243 | 7,5792 | 7,1992 | 3,9863  | 2,5659  | 1,9954  | 1,7300  | 1,7300  |
| Prp.Tot1 | 0,2625  | 0,1307 | 0,1241 | 0,0687  | 0,0442  | 0,0344  | 0,0298  | 0,0298  |

**П р и м е ч а н и е .** Признаки: высота дерева, м (x1); диаметр ствола, см (x2); отношение высоты к диаметру ствола (x3); длина проекции кроны в направлении 3-В, м (x4); длина проекции кроны С-Ю, м (x5); площадь проекции кроны, м<sup>2</sup> (x6); протяженность кроны, % (x7); состояние дерева, балл (x8); прямизна ствола, балл (x9); форма кроны, балл (x10); половой тип дерева, балл (x11); угол отхождения от ствола скелетных ветвей, град (x12); продолжительность жизни хвои, лет (x13); толщина коры, мм (x14); интенсивность секреции смолы, балл (x15); длина побега, см (x16); длина хвои, мм (x17); ширина хвои, мм (x18); толщина хвои, мм (x19); отношение длины к ширине хвои (x20); отношение ширины к толщине хвои (x21); степень вогнутости хвои (x22); число смоляных каналов, шт. (x23); положение смоляных каналов в паренхиме верхней части хвои, балл (x24); положение смоляных каналов в паренхиме нижней части хвои, балл (x25); ширина проводящего пучка, мм (x26); высота проводящего пучка, мм (x27); число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> нижней поверхности хвои, шт. (x28); число рядов устьиц на одном листе, шт. (x29); размер устьичной щели, мкм (x30); длина шишки, мм (x31); диаметр шишки, мм (x32); индекс формы шишки (отношение диаметра к длине) (x33); окраска шишки (x34); число семенных чешуй в шишке с плоской формой апофиза щитка (x35); число семенных чешуи в шишке с бугорчатым апофизом щитка (x36); число семенных чешуи в шишке с крючковатым апофизом щитка (x37); общее число семенных чешуи в шишке (x38); число семян в шишке (x39); длина мужских стробилов, мм (x40); длина пыльцевого зерна, мкм (x41); высота пыльцевого зерна, мкм (x42); относительная длина пыльцевого зерна (x43); длина воздушного мешка, мкм (x44); деформации воздушных мешков, балл (x45); доля пыльцевых зерен с асимметричными воздушными мешками, % (x46); доля деформированных и нарушенных пыльцевых зерен, % (x47); доля проросшей пыльцы, % (x48); длина пыльцевых трубок, мкм (x49); длина семени, мм (x50); ширина семени, мм (x51); толщина семени, мм (x52); отношение длины к ширине семени (x53); длина крылышка, мм (x54); ширина крылышка, мм (x55); отношение длины к ширине крылышка (x56); качество семян (доля полнозернистых), % (x57); окраска семян (x58).

может быть интерпретирована как компонента "эффективности функционирования вегетативной сферы деревьев". Вектор третьей компоненты (ее доля составляет 12,4 % ОДП) показывает тенденцию к несовместимости продуктов мужской и женской генеративной сферы (пыльцы и семян) на одном дереве. Она может быть объяснена как компонента "половой дифференциации растений". Доли последующих четырех главных компонент уменьшаются от 6,9 до 3 %. Они выделяют независимое от других учетных признаков варьирование "размеров и формы женских шишек", "габитуса деревьев" и (в 6-й и 7-й компонентах) "анатомических признаков и форм хвои".

Ординация насаждений на плоскостях первых семи главных компонент показывает, что минусинской популяции свойственны отмеченные в 1-й (положительные доли >0,5 у

28 особей) и в 5-7-й главных компонентах особенности в сопряженной изменчивости признаков сосны (рис. 1, а, б). Векторы 2-й (положительные доли >0,5 имеют 24 дерева), 3-4-й и 6-7-й главных компонент характеризуют особенности дисперсии признаков в ширинской популяции. Облака точек искусственного насаждения перекрываются с обеими популяциями (чаще с ширинской) в разных сочетаниях главных компонент — со 2-й по 7-ю. Наибольший вклад сосен насаждения отмечен во 2-3-ю и 5-ю компоненты. Как видим, насаждения Ширинской степи отличаются от минусинской популяции более компактным строением вегетативной сферы деревьев, большей половой дифференциацией древостоев и формой хвои в поперечном сечении. В целом, минусинский климатип отличает от ширинского климатипа габитус деревьев — формирование более

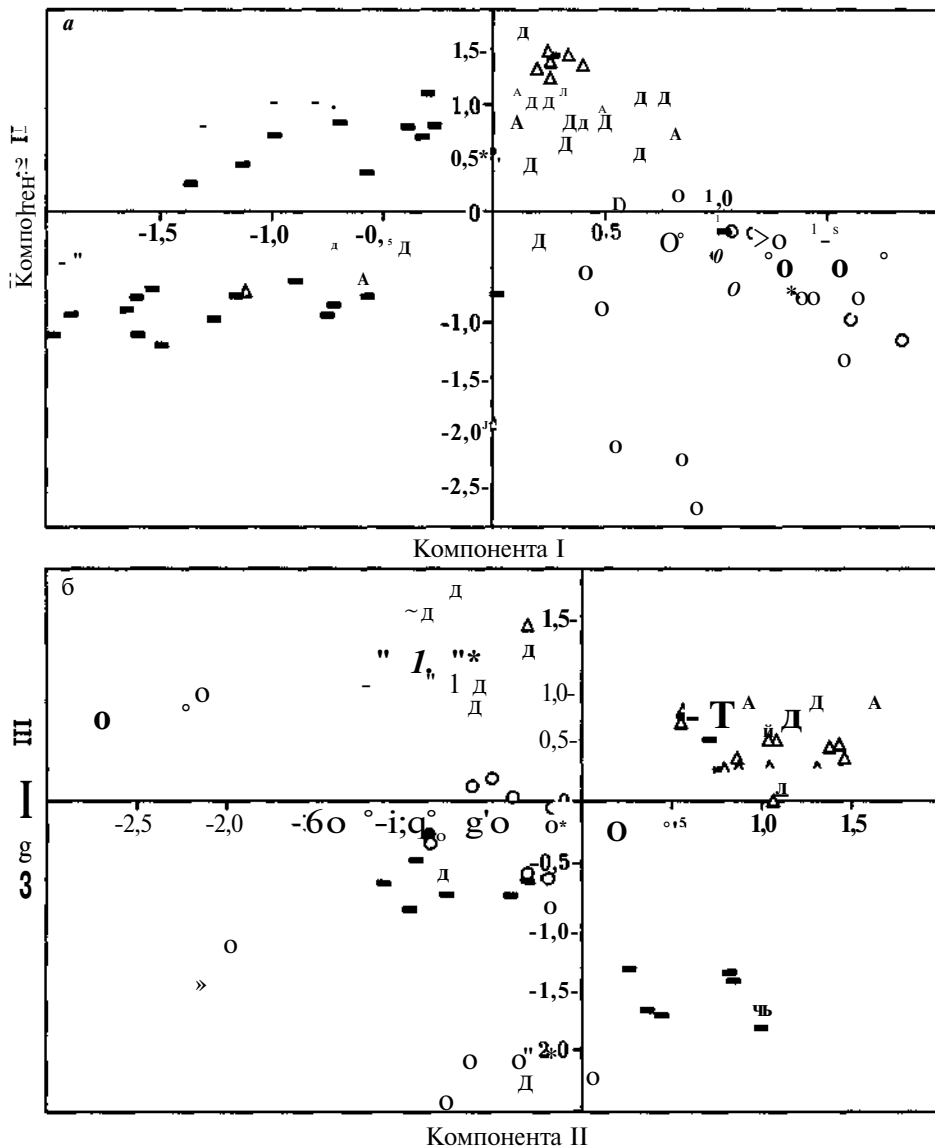


Рис. 1. Ординация популяций на плоскости: а - I и II, б - II и III главных компонент.

вытянутых по стволу крон с большей интенсивностью роста побегов, а также несколько иной тип варьирования признаков женских шишек

Для классификации насаждений послужили следующие признаки: относительные длины хвои, женских шишек, пыльцы и семян, диаметр шишек, расположение смоляных каналов в паренхиме хвои, окраска шишек и семян.

В минусинской популяции выделено три кластера и две сопутствующие формы. Кластеры, состоящие из 11, 8 и 6 деревьев, выделяются на уровне  $E = 0,8-0,9$ , сопут-

ствующие формы - на уровне  $E = 1,51-1,04$ . Признаками-дискриминаторами в этой популяции выступают относительные длины хвои и шишек (рис. 2).

В ширинской популяции выделяются четыре кластера, расстояние между которыми  $0,73-0,86$  (рис. 3). Три сопутствующие формы различаются на уровне  $E = 1,08-0,75$ . Как видим, ширинская популяция отличается большей гетерогенностью и разнообразием морфологических форм, но сходство между ними выше. Признаками-дискриминаторами служат формы пыльцы, хвои и шишек, а также расположение смоляных каналов в хвое.

Tree Diagram for 27 Cases  
Weighted pair-group average  
Euclidean distances

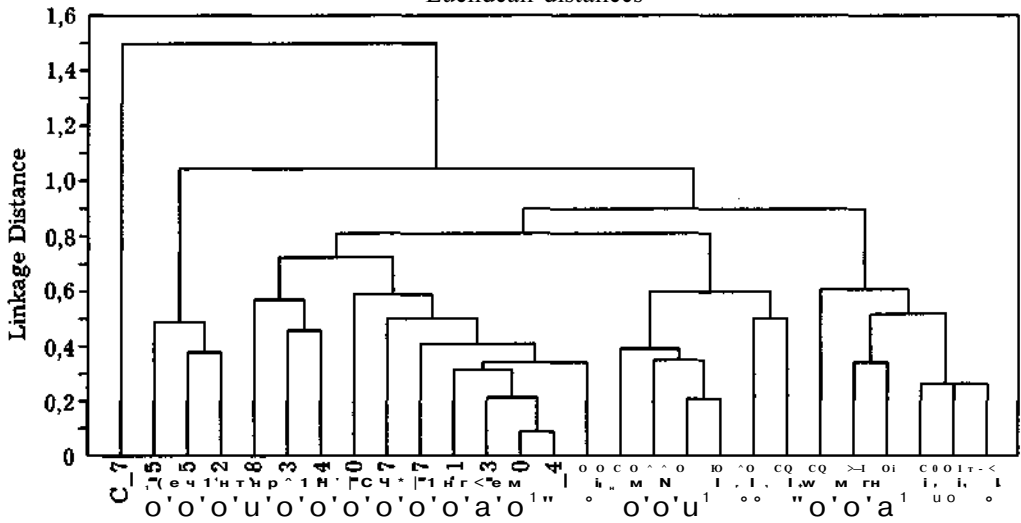


Рис. 2. Дендрограмма сходства минусинской популяции сосны.

В культурах отмечен самый низкий уровень сходства между кластерами. Здесь выделено только два кластера и две редкие формы (рис. 4). Первый кластер выделяется на уровне  $E = 1,88$  и состоит из 10 деревьев, второй - на уровне  $E = 1,03$  (из 17 деревьев). Большой вес в выделении кластеров в этом насаждении имеют те же признаки, что и в ширинской популяции, что подтверждает их высокую адаптационную значимость. Любо-

пытно, что описания кластеров во многом совпадают с характеристиками третьего кластера и одной немногочисленной формы минусинской популяции и третьего и четвертого кластеров ширинской популяции. Вероятно, именно эти формы являются наиболее адаптированными к условиям Ширинской сухой степи и на их базе осуществляются дальнейшие микроэволюционные преобразования вида.

Tree Diagram for 30 Cases  
Weighted pair-group average  
Euclidean distances

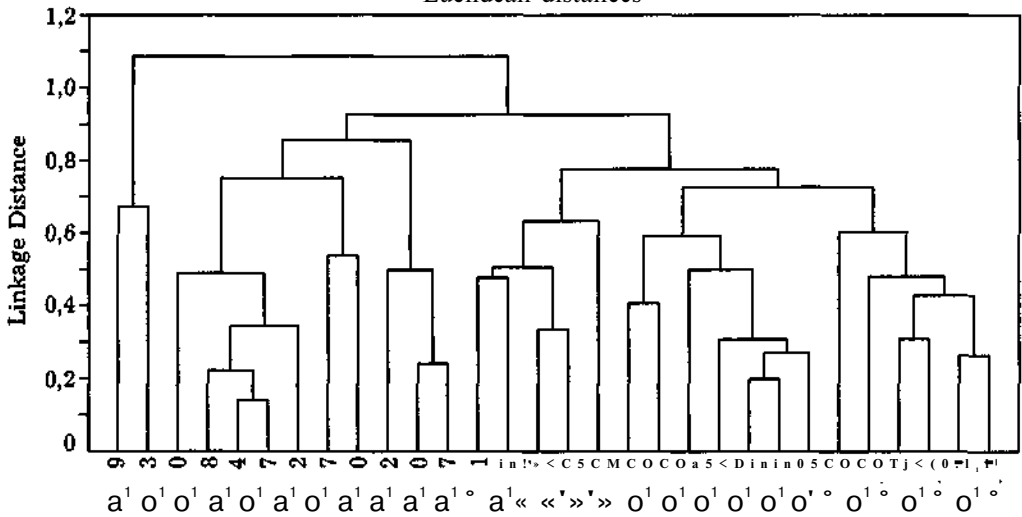


Рис. 3. Дендрограмма сходства ширинской популяции сосны.

Tree Diagram for 30 Cases  
Weighted pair-group average  
Euclidean distances

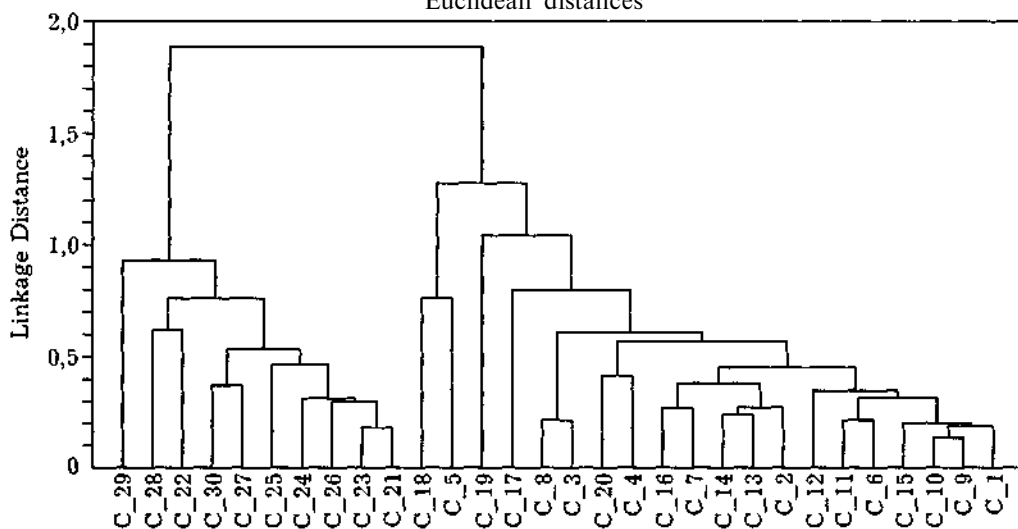


Рис. 4. Дендрограмма сходства искусственного насаждения.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Минусинский климатип сосны обыкновенной в культурах Ширинской сухой степи характеризуется меньшим полиморфизмом. Здесь выделено только два существенно различающихся между собой кластера. Их характеристики совпадают с некоторыми кластерами минусинской и ширинской природных популяций. Однако вес представленных сходными кластерами групп в природных популяциях различен. Морфологические формы выделенных в искусственном насаждении кластеров свойственны большому числу деревьев ширинской популяции, а не минусинской. Вероятно, именно они являются наиболее приспособленными к условиям Ширинской сухой степи и обеспечивают более высокую устойчивость минусинского климатипа сосны по сравнению с другими испытанными климатипами степной и лесостепной зон Сибири. Интересно, что даже в весьма благоприятных для роста условиях Минусинской степи их роль, хотя и не самая значимая, все-таки весомая.

Меньшее разнообразие морфологических форм деревьев в культурах объясняется влиянием как естественного, так и искусственного отбора. На первый фактор указывает большее сходство искусственного насажде-

ния с ширинской популяцией не только по ряду признаков экологически чувствительных органов деревьев, но и по некоторым признакам фенам — генетическим маркерам. Уменьшение полиморфизма насаждений в культуре является следствием существования меньшего числа «подходящих» для условий Ширинской сухой степи генотипов сосны. На влияние искусственного отбора указывает отсутствие ширококонусовидной формы сосен, доля которой в ширинской популяции составляет около 40 %.

Ростовые и габитуальные характеристики сосен в культурах несут больше сходных черт с материнской популяцией, однако отмечается уменьшение интенсивности роста ствола и кроны деревьев.

В стрессовых местообитаниях возрастает роль сцепленных с полом признаков сосны и половой структуры насаждения в целом. Обратная корреляция качественных признаков пыльцы и семян, отмеченная в насаждениях Ширинской сухой степи, ведет к частичному разделению генеративных функций деревьев и усилению двудомности сосны. Это существенно снижает вероятность инбридинга и позволяет уменьшить затраты ресурсов отдельных растений на производство семенного потомства с высокими качественными характеристиками.



## ЛИТЕРАТУРА

1. А. А. Баченко, Вопросы полезащитного и защитного лесоразведения, Красноярск, 1963, 168-188.
2. И. Н. Зарудный, В. С. Моисеев, И. В. Логвинов, Основы лесного хозяйства и таксация леса, М., 1979, 304.
3. Л. Ф. Правдин, Сосна обыкновенная, М., 1964, 190.
4. В. Л. Черепнин, Изменчивость семян сосны обыкновенной, Новосибирск, 1980, 183.
5. А. В. Лебедев, *Лесной жури.*, 1995, 1, 43-47.
6. М. М. Котов, Л. А. Забиякина, Н. П. Индюкова, Экология, 1982, 4, 83-85.
7. В. А. Алексеев, *Лесоведение*, 1989, 4, 51.
8. В. А. Поддубная-Арнольди, Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы, М., 1976, 508.
9. З. П. Паушева, Практикум по цитологии растений, М., 1988, 271.
10. М. А. Щербакова, Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом, Красноярск, 1965, 35.
11. С. А. Айвазян, И. С. Енюков, Л. Д. Мешалкин, Прикладная статистика. Основы моделирования и первичная обработка данных, М., 1983, 471.
12. В. М. Шмидт, Математические методы в ботанике: Учеб. пособие, Л., 1984, 288.
13. М. А. Шемберг, Береза каменная, Новосибирск, 1986, 174.
14. Л. А. Животовский, Популяционная биометрия, М, 1991, 271.
15. И. В. Тихонова, Адаптация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к условиям Ширинской степи, Красноярск, 2000, 4-5.
16. А. В. Побединский, Сосна, М., 1969, 125.
17. П. Д. Крамер, Т. А. Козловский, Физиология древесных растений, М., 1983, 20-21.
18. И. А. Фрейнберг, Н. А. Кислицына и др., *Лесоведение*, 1992, 2, 60-63.
19. В. Н. Сукачев, Лесные породы, ч. 1. Хвойные, Л., 1928.
20. Г. Ромедер, Э. Шенбах, Генетика и селекция лесных пород, М., 1962.
21. С. А. Мамаев, Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале), М., 1973, 282.
22. М. П. Абатурова, К.В. Зворыкина, Л.Ф. Правдин и др., Особенности формирования популяций сосны обыкновенной, М., 1984, 126.
23. А. И. Видякин, *Лесоведение*, 1991, 3, 45-52.
24. М. Г. Романовский, Полиморфизм древесных растений по количественным признакам, М., 1994, 94.

## Specific Features of Polymorphism of the Minusinsk Climatype of Pine in the Cultures of the Shira Dry Steppe

I. V. TIKHONOVA

Higher stability of the Minusinsk climatype of pine in the cultures of the Shira dry steppe in comparison with other climatypes from the forest and forest-steppe zones of Siberia is based on two morphological forms of pine which are most suitable for the new conditions. The characteristics of these forms are similar with those of a part of the trees of the local Shira climatype. However, in comparison with it, the Minusinsk climatype under more severe conditions is distinguished by lower polymorphism and the absence of pine forms which are most widespread in the local natural population.