

УДК 630*581*6:630*165.3

**ВЛИЯНИЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ
НА ГЕНЕТИЧЕСКУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСНЫ В ПРИОБЬЕ:
СОСТАВ ТЕРПЕНТИННЫХ МАСЕЛ ХВОИ**© 2004 г. В. В. Тараканов¹, А. Е. Самсонова², Ю. Н. Ильичев¹¹ Западно-Сибирский филиал Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
630082 Новосибирск, а/я 45, ул. Жуковского, 100/1² Научно-исследовательский институт лесной генетики и селекции
394087 Воронеж, ул. Ломоносова, 105

Поступила в редакцию 19.09.2003 г.

Изучена изменчивость состава терпентинных масел хвои в выборке насаждений *Pinus sylvestris* L. из лесостепной и таежной зон Западной Сибири. По высоконаследуемым компонентам - α -пинену и Δ^3 -карену - наиболее контрастны географически удаленные популяции (различия между средними концентрациями монотерпенов 18-19%). В лесостепной зоне искусственные насаждения характеризуются повышенным содержанием α -пинена (больше на 8.7%), а производные насаждения на бывших гарях - Δ^3 -карена (больше на 10.4%). Различия между соседними насаждениями из контрастных типов леса таежной зоны проявляются только по содержанию α -пинена (7.2%), а между участками внутри насаждений и "волнами" послепожарного возобновления - практически отсутствуют.

Сосна обыкновенная, состав терпентинных масел хвои, Западная Сибирь.

Сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. - уникальная по народнохозяйственному значению, обширности ареала, степени экологической пластичности и уровню генетического полиморфизма лесообразующая порода России [10, 14, 19]. Однако закономерности формирования пространственной популяционной структуры этой породы изучены слабо, что сдерживает совершенствование программы по сохранению и рациональному использованию ее генетических ресурсов. Можно лишь утверждать, что в связи с перекрестным способом опыления, относительно большими в сравнении с другими хвойными породами радиусами разлета семян и пыльцы и экологической пластичностью сосна в равнинных условиях образует большие панмиктичные популяции со слабыми межпопуляционными барьерами [6, 16].

Широтная и высотная зональность климата приводят к выраженной клинальной изменчивости морфологических и адаптивных признаков, наследственно обусловленный характер которой подтвержден в испытательных географических культурах [6]. Специфика пространственной популяционной структуры поддерживается, очевидно, геоморфологическими особенностями территории. При этом важнейшим фактором ее становления, обусловившим повышенный уровень внутривидовой изменчивости, является смешение "миграционных потоков" из различных рефугиумов в голоцене [2]. В Западной Сибири и примыкающих к ней районах станции переживания сосны

в ледниковые периоды находились, по-видимому, в низкогорьях Среднего и Южного Урала, Казахского мелкосопочника, Алтая и Салаирского кряжа [8, 14, 20]. Отдельные изоляты могли существовать в непосредственной близости от ледника, в пользу чего свидетельствует раса якутской сосны, произрастающая в зоне вечной мерзлоты [6].

На естественно сложившуюся картину популяционной структуры вида наложила отпечаток лесопромышленная и лесохозяйственная деятельность человека, усилившаяся в последние столетия. Концентрированные и приисковые рубки, участвовавшие крупные пожары, создание искусственных лесов, загрязнение и другие факторы способствуют "эрозии генофонда" популяций, которая выражается в резких сдвигах генных частот, снижении уровня адаптивного генетического полиморфизма и повышении концентрации вредных мутаций [12].

Взаимодействие естественных и антропогенных факторов в формировании популяционной структуры сосны в Западной Сибири, в том числе в районах ее интенсивного промышленного освоения (лесостепь и южная тайга), практически не изучены. Можно указать лишь на единичные работы по сравнительной оценке уровней генетической дивергенции популяций сосны из техногенно нарушенных и "фоновых" местообитаний таежной зоны [25]. Отчасти такое положение обуслов-

Таблица 1. Перечень исследуемых насаждений и образцов

Квартал выдел	Насаждение	Состав	Полнота	Густота, экз га ⁻¹	Возраст, лет*	Класс бонитета	Тип леса	Число образцов	Год
Лесостепь: Алтайский край, Озерский лесхоз, Озерское лесничество									
Питомник	Клоновая плантация	10С	-	210	17 + 3	I	С.рт	75	1996
								32	1999
Лесостепь: Новосибирская обл., Сузунский лесхоз, Шипуновское лесничество									
Кв. 56, в. 20	Лесные культуры	10С	-	4000	10 + 2	I-II	С.рт	48	1997
Кв. 88, в. 1	Естественное, исходное	10С + Б	1.0	-	110(20)	I-II	С.бр	52	1996
Кв. 88, в. 8	Естественное, производное на гари	10С + Б	1.0	-	30-40	I-II	С.бр	77	1997
Кв. 88, в. 8	То же	9С1Б	1.0	-	30-40	I-II	С.бр	93	1997
Южная тайга: Томская обл., Улу-Юльский лесхоз, Аргат-Юльское лесничество									
Кв. 68, в. 16	Естественное	10С	0.8	-	90(20)	IУ	С.мя, "суходол"	76	1994
Кв. 68, в. 16	»	10С	0.3	-	90(20)	Уа	С.сф, "болото"	49	1994

* В скобках - возраст подроста, густота подроста - 1-1.5 тыс. экз. га⁻¹.

Примечание. С.рт, С.бр, С.мя, С.сф - сосняк разнотравный, брусничный, мшисто-ягодниковый и сфагновый соответственно.

лено методическими проблемами. На современном уровне развития лесной генетики для характеристики генетической структуры популяций древесных растений используют различные подходы: анализ частот фенотипов, популяционно-географические испытания на однородном экологическом фоне, изучение электрофоретической изменчивости белков и ферментов, анализ состава монотерпеновой фракции эфирных масел. Оптимальный вариант заключается в поэтапном сочетании различных подходов [4]. На первом этапе исследований мы ограничились использованием последнего метода. Его положительными сторонами являются: 1) несомненная генетическая обусловленность изменчивости по меньшей мере некоторых компонентов терпентинных масел - например, Δ^3 -карена и β -пинена [1, 15, 21, 28]; 2) относительно низкая трудоемкость методик сбора и анализа образцов, особенно при использовании хвои; 3) наличие литературных данных о географической изменчивости исследуемых признаков [21, 23]; 4) адаптивный характер изменчивости состава терпентинных масел [11, 13, 21, 22]. Слабой стороной метода является недостаточная изученность генетической природы изменчивости состава терпентинных масел.

В связи с изложенным основная цель исследований заключалась в качественном сопоставлении уровней генетической дивергенции популяций приобской сосны, возникающих под воздействием антропогенных и естественных факторов (искусственное лесовосстановление, пожары; "волны" возобновления, типологические особен-

ности, географические различия). В этой связи решались две задачи: 1) оценка степени наследуемости состава терпентинных масел в условиях приобских боров; 2) анализ состава терпентинных масел по наследственно устойчивым компонентам в системе объектов, включающей естественные и искусственные популяции приобской сосны.

Исследования были инициированы в конце 1980-х годов С.А. Петровым (НИИЛГиС) и продолжены нами на территории Западной Сибири в рамках ГНТП "Российский лес" (1.1.2 и 001.01).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в 1994-1999 гг. Система объектов включала искусственные и естественные насаждения сосны из лесостепной зоны и естественные насаждения этой же породы из южной тайги Западной Сибири (табл.1). В выборку включали насаждения в возрастном диапазоне 10-40 лет. Наследуемость (H^2) состава терпентинных масел оценивали на клоновой плантации сосны методом дисперсионного анализа [16]. Воздействие пожара исследовалось в Сузунском лесхозе сопоставлением подроста исходного не тронутого пожаром спелого насаждения с производными молодняками, возобновившимися на гари. В молодняках было заложено 2 пробных площади (пр.пл.), находящиеся на удалении 100 (пр.пл.1) и 650 м (пр.пл.2) от исходного насаждения. Для оценки степени различий между "волнами" послепожарного возобновления в соответствии с

предварительно выявленной возрастной неоднородностью выборки при анализе были подразделены на первое (преобладающий возраст 41-43 лет) и второе (29-31 лет) "поколения". Возраст деревьев на пр.пл.1 определяли подсчетом годичных колец на кервах древесины, взятых в области корневой шейки. На пр.пл.2 "поколения" вычленили косвенным путем, на базе уравнения регрессии диаметра ствола на возраст модельных деревьев.

В Томской обл. для сравнения типологических различий выборки подростка были взяты в приспевающих сосняках контрастных групп типов леса - мшисто-ягодниковой и сфагновой. Выборки подростка во всех случаях осуществляли в "окнах" полога с площади около 0.2 га на насаждение.

Для изучения состава эфирных масел на лесосеменных плантациях использовали 1-летнюю хвою, во всех остальных случаях - 2-летнюю. Образцы в виде побегов с хвоей собирали с наступлением устойчивых отрицательных температур (ноябрь) и до анализа хранили в замороженном состоянии. Побеги заготавливали в средней части южного сектора кроны деревьев. Экстракцию масел из хвои осуществляли в сернокислом эфире. Образцы до анализа хранили в запаянных стеклянных ампулах [17].

Состав монотерпеновой фракции эфирных масел хвои анализировали в лаборатории генетики НИИЛГиС методом газожидкостной хроматографии. Хроматограф - ЛХМ-8 с пламенноионизационным детектором, колонка из нержавеющей стали 5000 × 3 мм, газ-носитель - гелий. В качестве неподвижной фазы использовали хроматон-N-NW-HMDS, пропитанный 15% карбоваксом 20M (зернение 0.200-0.250). Температура колонки 80°C, испарителя - 150°C. Расход воздуха 300, водорода 30, гелия 35-40 мл мин⁻¹. Объем вводимой пробы 10 мкл. Детали методики описаны ранее [17]. Всего было проанализировано свыше 500 образцов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Значительная наследственная обусловленность изменчивости содержания монотерпенов в эфирных маслах сосны - α -пинена, Δ^3 -карена, β -пинена и др. - несомненна [15, 21, 22, 28]. Но характер генетической изменчивости содержания, например Δ^3 -карена, дискусионен, что может быть следствием популяционно-географической специфики [1, 26-29]. Приводятся данные и в пользу определенной экологической и онтогенетической лабильности состава терпентинных масел [3, 7, 17, 21]. Отсюда понятна необходимость предварительной оценки степени наследуемости состава терпентинных масел в популяциях Приобья. С этой целью анализировали эколого-генетическую изменчивость исследуемых показате-

лей на прививочной одновозрастной плантации сосны в условиях Приобских боров Алтая.

Состав монотерпеновой фракции эфирных масел в наших экспериментах близок к соответствующим данным из цитируемой литературы по сосне обыкновенной. В условиях лесосеменных плантаций преобладают по составу α -пинен (50.0%), Δ^3 -карен (24.6%), камфен (7.5%) и β -пинен (4.2%); из остальных компонентов наиболее представлен α -терпинен (3.5%), наименее - 1.8-цинеол (0.8%). По ряду компонентов - индексу " α -пинен/ Δ^3 -карен" (П/К), β -фелландрену, лимонену, β -пинену - наблюдаются существенные отклонения распределений от нормальных. Они обусловлены характером межклоновой изменчивости, так как распределения "внутри клонов", построенные по отклонениям первичных оценок от средних для соответствующих клонов, близки к нормальным. По этой причине, а также учитывая устойчивость дисперсионного анализа к отклонениям от "нормальности" распределений в равномерных комплексах [4, 24], для изучения структуры изменчивости признаков использовали дисперсионный анализ.

Основной материал был получен в однофакторной схеме на 25 клонах сосны (табл. 2). В остальных схемах действовали "типичные" раметы 4-8 клонов, различающихся по уровню содержания основных компонентов. Цель дополнительных экспериментов заключалась в оценке относительной роли онтогенетических (табл. 2, комплексы ДК 2, 3), возрастных (ДК4) и метеорологических (ДК5) факторов. Вклад дисперсии между клонами в общую дисперсию (долю влияния клонов) вычисляли общепринятым способом, исходя из структуры средних квадратов [4, 24]. В комплексах 2-5 вклад клонов в общую дисперсию может быть несколько завышен в связи с отсутствием повторностей (рамет) на клон.

Наибольшими коэффициентами (табл. 3) характеризуются прежде всего Δ^3 -карен (минимальная оценка 95.4%), а также α -пинен (86.1%). В этой связи они вполне могут выполнять роль "маркеров" генетической структуры популяций приобской сосны. Несколько ниже наследуемость индекса данных компонентов П/К (69.3%), который сильнее реагирует на фактор "годы", что отмечалось в литературе [7, 17]. Учитывая, что наибольшие отклонения в составе терпентинного масла наблюдаются в годы высокой солнечной активности [7], а также то, что наши исследования охватывают период "спокойного солнца" (1994-1997 гг.), индекс " α -пинен/ Δ^3 -карен" также был использован для сопоставления насаждений, хотя его информативность как генетического маркера, по-видимому, менее высока.

Искусственные насаждения близки между собой по среднему содержанию в терпентинных

Таблица 2. Характеристика дисперсионных комплексов (ДК), используемых для оценки долей влияния клонов в изменчивости содержания монотерпенов

№ ДК	Комплекс	Классификация	Источники изменчивости	Число наблюдений				Структура среднего квадрата по фактору <i>I</i>
				<i>I</i>	<i>J</i>	<i>n</i>	<i>N = IJn</i>	
1	1-факторный	-	Клоны (<i>I</i>), раметы (<i>n</i>)	25	-	3	75	$\sigma_{\text{ост}}^2 + 3\sigma_I^2$
2	»	-	Клоны (<i>I</i>), ветви внутри кроны (<i>n</i>)	4	-	4	16	$\sigma_{\text{ост}}^2 + 4\sigma_I^2$
3	2-факторный "без повторений"	Перекрестная	Клоны (<i>I</i>), порядок ветвления (<i>J</i>)	8	2	1	16	$\sigma_{\text{ост}}^2 + 2\sigma_I^2$
4	То же	»	Клоны (<i>I</i>), возраст деревьев (<i>J</i>)	8	2	1	16	$\sigma_{\text{ост}}^2 + 2\sigma_I^2$
5	»	»	Клоны (<i>I</i>), годы (метеоусловия) (<i>J</i>)	8	2	1	16	$\sigma_{\text{ост}}^2 + 2\sigma_I^2$

Примечание. $\sigma_{\text{ост}}^2$, σ_I^2 , σ_J^2 - дисперсии "остаточная", по факторам *I* и *J* соответственно.

Таблица 3. Доли влияния клонов в изменчивости содержания монотерпенов, вычисленные по результатам анализа различных дисперсионных комплексов, %

№ ДК	α -пинен (П)	Δ^3 -карен (К)	Соотношение П/К	Кам-фен	β -пинен	α -терпинен	Терпинолен	Трициклен	Лимонен	β -фелландрен	1.8 цинеол
1	93.8*	97.8*	95.9*	63.3*	61.7*	77.4*	33.1*	86.3*	51.8*	23.7*	57.9*
2	86.1*	98.7*	95.7*	51.0*	80.7*	65.5*	60.0*	94.4*	47.6*	28.3	26.8
3	99.0*	99.9*	99.6*	82.7*	51.4*	88.8*	48.8	53.1*	62.0	24.0	39.8
4	93.9*	98.6*	83.4*	49.4	0.0	13.0	89.8*	54.7	65.2	10.0	4.6
5	90.8*	95.4*	69.3*	70.7*	27.6	78.1*	0.0	26.4	0.0	0.0	11.3

* $P < 0.05 \dots 0.001$.

Примечание. № ДК по табл. 2.

маслах Δ^3 -карена и индекса П/К (табл. 4), лишь по α -пинену обнаруживаются достоверные различия ($t = 2.17$; $P < 0.05$). Практически не различаются между собой поколения послепожарного возобновления в Сузунском лесхозе. Участки молодняков, расположенные на различном удалении от исходного насаждения (пр.пл.1, 2), также довольно близки и отличаются лишь по индексу ($t = 2.33$; $P < 0.05$). В целом среди лесостепных объектов наиболее контрастны, с одной стороны, исходные и производные насаждения, с другой - естественные и искусственные насаждения. В первом случае обращает на себя внимание повышенное содержание Δ^3 -карена в производных насаждениях; во втором - α -пинена в искусственных насаждениях. Еще контрастнее географические различия: таежные сосняки характеризуются максимальным содержанием α -пинена (59-66%) и индексом П/К, минимальным содержанием Δ^3 -карена (около 9%). При этом дифференциация близко расположенных друг к другу насаждений из сильно отличающихся местообитаний ("суходол-

болото") обнаруживается только в отношении α -пинена, но отсутствует по Δ^3 -карену.

Уровни генетической дифференциации насаждений, возникающие под воздействием различных факторов, представлены на рисунке. Факторы по убыванию их значимости располагаются в следующем порядке: популяционно-географические > антропогенные (искусственное лесовосстановление и пожары) \geq контрастно-типологические ("ценопопуляционные") > микропопуляционные (участки внутри насаждений и "поколения" возобновления).

Географическая изменчивость по составу терпентинных масел изучалась А.В. Чудным, Е.П. Проказиным [23], А.И. Чернодубовым, Р.И. Дерюжиным [21]. Непосредственное сравнение результатов этих работ с нашими затруднено отличиями в методиках. В первой работе приведен более широкий спектр географических пунктов, но анализ осуществлен по живице; во второй анализ осуществлен по эфирным маслам хвои, но спектр географических пунктов сужен.

Таблица 4. Среднее содержание высоконаследуемых монотерпенов в терпентинных маслах различных насаждений, %

Вид насаждений	<i>n</i>	α -пинен (П)	Δ^3 -карен (К)	Соотношение П/К
Лесостепь: искусственные насаждения				
Лесосеменные плантации	75	50.2 \pm 1.6	24.3 \pm 1.5	5.0 \pm 0.9
Лесные культуры	48	55.1 \pm 1.6	21.2 \pm 1.6	5.3 \pm 1.0
Среднее	123*	52.6 \pm 1.1	22.7 \pm 1.1	5.1 \pm 0.7
Лесостепь: естественные насаждения				
Исходное насаждение	52	45.7 \pm 1.3	21.3 \pm 1.1	3.1 \pm 0.5
Молодняки на гари				
пр.пл. 1, "поколение" 1	42	42.6 \pm 1.9	33.5 \pm 2.0	2.5 \pm 0.8
» "поколение" 2	35	40.9 \pm 1.9	32.0 \pm 1.7	1.6 \pm 0.2
среднее по пр.пл. 1	77*	41.8 \pm 1.3	32.7 \pm 1.3	2.0 \pm 0.4
пр.пл. 2, "поколение" 1	47	45.5 \pm 2.1	28.7 \pm 2.0	4.6 \pm 1.3
» "поколение" 2	46	43.4 \pm 2.5	32.6 \pm 2.3	4.7 \pm 1.6
среднее по пр.пл. 2	93*	44.5 \pm 1.6	30.7 \pm 1.5	4.7 \pm 1.0
Среднее	222*	44.0 \pm 0.8	28.2 \pm 0.8	3.3 \pm 0.4
Южная тайга: естественные насаждения				
Мшистоягодного типа ("суходол")	76	58.7 \pm 1.2	8.7 \pm 0.8	11.6 \pm 0.9
Сфагнового типа ("болото")	49	65.9 \pm 1.2	9.2 \pm 1.2	14.6 \pm 1.5
Среднее	125*	62.3 \pm 0.9	9.0 \pm 0.7	13.1 \pm 0.9

* Сумма.

Таблица 5. Концентрация α -пинена и Δ^3 -карена в эфирном масле в насаждениях сосны Западной Сибири [21, 23]

Подвид, экотип	Эфирные масла		Подрайон	Живица		Эфирные масла (расчетные данные)	
	α -пинен	Δ^3 -карен		α -пинен (а)	Δ^3 -карен (б)	α -пинен (0.89 а)	Δ^3 -карен (0.66 б)
Лапландская	58.1-59.5	14.7-16.1	Север Сибири (I)	65-75	8-14	58-67	5-9
Сибирская, Обский	45.1-48.0	12.0-18.0	Урало-западносибирский (IY ₁)	55-60 (42.4)*	25-30 (33.9)*	49-54 (38)*	17-20 (22)*
Кулундинская	45.0-53.1	12.6-21.3	Северо-Казахстанский (Y ₁)	50-55	25-35	45-49	20-23

* Данные по Сузунскому лесхозу Новосибирской обл.

При этом исследования проведены преимущественно на географических культурах. Последние различаются по возрасту, заложены в различных условиях европейской части России и в основном потомствами разных насаждений (лесхозов). Тем не менее анализ корреляций между содержанием Δ^3 -карена в живице [23, с. 498] и в эфирных маслах [21, с. 69-73] для пар насаждений из одинаковых лесосеменных районов [9] выявил достоверную "географическую" корреляцию $r = 0.527$

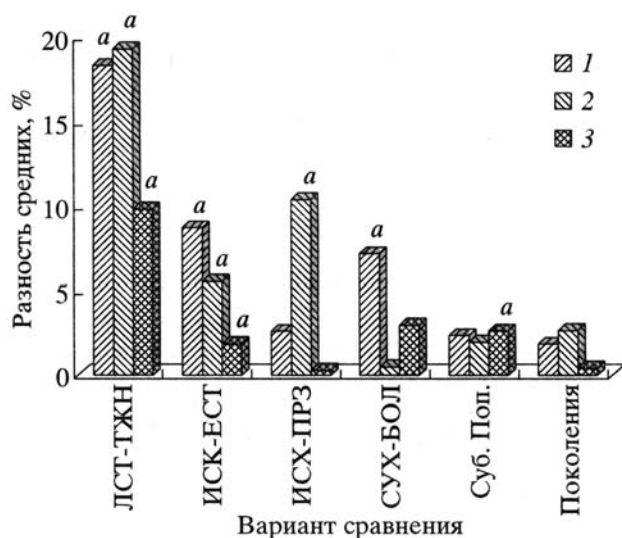
($k = 27$; $P < 0.01$). Это свидетельствует о реальности и временной устойчивости картины географической изменчивости сосновых лесов в пределах ареала, а также лишней раз подчеркивает связь между составом терпентинных масел в различных органах, обнаруживаемую на индивидуальном уровне [21]. Исходя из результатов цитируемых авторов, мы рассчитали по 27 "общим" географическим точкам соотношение между концентрацией компонентов в эфирных маслах и жи-

вице. Содержание α -пинена в эфирном масле составило 0.893 от его содержания в живице, а Δ^3 -карена - 0.662. Используя эти коэффициенты как "переводные", можно грубо сравнить наши данные с литературными (табл.5).

Тенденция к возрастанию содержания α -пинена и понижению Δ^3 -карена при продвижении с юга на север сохраняется и в нашем материале (табл. 4), при этом таежные насаждения довольно близки по анализируемым показателям к подрайону "I" А.В. Чудного. В принципе, укладываются в интервал оценок по Обскому экотипу и Урало-Западносибирскому подрайону [21, 23] и данные по исходному насаждению Сузунского лесхоза, а также, хотя и в меньшей степени, по искусственным насаждениям лесостепной зоны. Наиболее сильно выделяется и требует объяснения чрезмерная "каренистость" послепожарных молодняков Сузунского лесхоза.

В этой связи правомерны по меньшей мере два предположения. Первое заключается в недостаточной изученности и вариабельности генетической структуры сосняков Приобья, в том числе в лесостепной зоне. Например, в работе [23] диапазон изменчивости по Δ^3 -карену для Казахстано-Алтайского района (V) включает оценки от практически минимальных (9%) до максимальных (47%), что явно свидетельствует о гетерогенности сосны в этой части ареала. Второе объяснение, к которому мы склоняемся в большей степени, заключается в воздействии "подсочки" и пожаров. Механизм такого воздействия может базироваться на большей смолопродуктивности "пиненистых" деревьев [5, 13, 15], которые чаще "подсаживаются" при добыче живицы и соответственно сильнее страдают от огня. Возможно, дополнительное селективное воздействие оказывает и повышенная устойчивость "каренистых" деревьев к некоторым вредителям и болезням [11, 13, 21, 22], что повышает успешность их размножения в послепожарный период. Отметим, что уцелевшее при пожаре "исходное" насаждение Сузунского лесхоза не было подсочено.

В заключение остановимся на особенностях дивергенции объектов по α -пинену. Незначительная дифференциация участков насаждений из экологически неконтрастных местообитаний согласуется с данными А.В. Чудного [22]. Вместе с этим в контрастных типах леса таежной зоны характер наблюдаемой изменчивости по α -пинену соответствует данным Н.З. Ворончихина с соавт., свидетельствующим об увеличении содержания этого компонента в насаждениях из более влажных местообитаний с близким залеганием грунтовых вод [3]. Та же тенденция слабо просматривается при сопоставлении пр. пл. 1 и 2, заложенных соответственно на относительно повышенном и пониженном участках мезорельефа



Разность между средними значениями содержания в терпентинных маслах α -пинена (1), Δ^3 -карена (2) и индекса П/К (3) при вариантах сравнения насаждений: ЛСТ-ТЖН - естественные насаждения лесостепной и таежной зоны, ИСК-ЕСТ - искусственные и естественные (исходные) насаждения лесостепной зоны, ИСХ-ПРЗ - исходные и производные (на гари) насаждения лесостепной зоны, СУХ-БОЛ - суходольные и болотные насаждения таежной зоны, Суб. Поп. - "субпопуляции" - пр. пл. 1 и 2 в производном насаждении лесостепной зоны, поколения 1 и 2 в производном насаждении, $a - P < 0.05$.

(табл. 4). С этой точки зрения объяснимо и повышение концентрации α -пинена в искусственных насаждениях, так как заготовка семян и селекционная инвентаризация насаждений лесостепной зоны преимущественно осуществляются в оптимальных по влагообеспеченности условиях.

Заключение. Таким образом, в изученной системе объектов антропогенное воздействие на генетическую структуру популяций сосны не превышает ранга географических факторов, но является существенным. Если полагать, что близкорасположенные насаждения из контрастных местообитаний "суходол-болото" имеют ранг аллопатрических популяций [18], то, по-видимому, оно сопоставимо с рангом межпопуляционных различий внутри "экотипов". При этом антропогенное воздействие имеет разнонаправленный характер, что проявляется в увеличении в искусственных лесах доли генотипов с повышенным содержанием α -пинена, а в молодняках на бывших гари - генотипов с повышенным содержанием Δ^3 -карена. Для разрешения вопроса о типичности выявленных тенденций и проверки выдвинутых гипотез необходимы дальнейшие исследования, которые должны базироваться на более тщательном изучении популяционной структуры вида с использованием монотерпенов и "фенов", маркирующих "миграционные потоки" сосны из различных рефугиумов времен плейстоцена [2, 13].

Авторы признательны А.И. Ирошникову и В.П. Демиденко за обсуждение проблемы, В.И. Пакулину, А.М. Беседовскому, А.В. Абашеву, В.И. Бессонову, Д.И. Гольдину и В.И. Воробьеву за помощь в организации полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бауманис И.И., Роне В.М., Биргелис Я.Я. Генетическая характеристика монотерпенов хвои в популяциях сосны обыкновенной // Отбор лесных древесных. Рига: Зинатне, 1978. С. 83-94.
2. Видякин А.И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части России // Экология. 1995. № 5. С. 356-362.
3. Ворончихин Н.З., Булгаков А.Н., Корепанов А.А., Дружинин Н.А. Состав терпентинных масел сосны обыкновенной в разных типах леса // Растительные ресурсы. 1979. Т. 15. Вып. 2. С. 286-291.
4. Готов Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3-10.
5. Дрочнев Я.Г. Изменчивость состава живичного скипидара сосны обыкновенной // Растительные ресурсы. 1979. Т. 15. Вып. 2. С. 184-192.
6. Ирошников А.И. Географические культуры хвойных в Южной Сибири // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 4-110.
7. Исаков Ю.Н. Эколого-генетическая изменчивость и селекция сосны обыкновенной: Автореф. ... дис. д-ра биол. наук: 03.00.15; 06.01.05. СПб., 1999. 36 с.
8. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 255 с.
9. Лесосеменное районирование основных лесобразующих пород в СССР / Под ред. Чеботаревой И.Н. и др. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 368 с.
10. Морозов Г.Ф. Избр. тр. Т. 1. М.: Лесн. пром-сть, 1970. 560 с.
11. Пентегова В.А., Дубовенко Ж.В., Ралдугин В.А., Шмидт Э.Н. Терпеноиды хвойных растений. Новосибирск: Наука, 1987. 97 с.
12. Петров С.А. Генетические ресурсы лесобразующих видов, пути их сохранения и рационального использования // Лесоразведение и лесомелиорация. 1987. Вып. 1. С. 1-32.
13. Полтавченко Ю.А., Рудаков Г.А. Эволюция биосинтеза монотерпенов в семействе сосновых // Растительные ресурсы. 1973. Т. 9. Вып. 4. С. 481-493.
14. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная (изменчивость, внутривидовая систематика и селекция). М.: Наука, 1964. 189 с.
15. Проказин Е.П., Чудный А.В., Бардышев И.И., Зенько Р.И., Горбачева Н.В., Карачун Т.П. Состав терпентинных масел как генетический признак семенного и вегетативного потомства сосны обыкновенной // Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. М.: ВНИИЛМ, 1975. С. 214-225.
16. Пути генетического улучшения лесных древесных растений / Под ред. Мелихова И.С. М.: Наука, 1985. 240 с.
17. Самсонова А.Е., Болгова Т.Б., Белякова Е.Ю., Исаков Ю.Н., Петров С.А. К вопросу об использовании биохимических признаков для генетической оценки деревьев сосны обыкновенной // Генетические основы лесной селекции и семеноводства. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1982. С. 127-132.
18. Санников С.Н. Изоляция и типы границ популяций у сосны обыкновенной // Экология. 1993. № 1. С. 4-11.
19. Семериков Л.Ф., Исаков Ю.Н., Тараканов В.В., Семериков В.Л., Готов Н.В. О генетико-селекционном аспекте сохранения и улучшения лесов России // Лесохоз. информ. (науч.-техн. информ. сб.). М.: ВНИИЦлесресурс, 1998. № 9-10. С. 3-12, 29-40.
20. Смирнов В.Е. Полувековой опыт лесовосстановления в ленточных борах Казахстана и Алтая. Алма-Ата: Кайнар, 1966. 132 с.
21. Чернодубов А.И., Дерюжкин Р.И. Эфирные масла сосны: состав, получение, использование. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1990. 112 с.
22. Чудный А.В. Структура популяций сосны обыкновенной в разных экологических условиях (на примере биосинтеза монотерпенов) // Экология. 1978. № 6. С. 37-42.
23. Чудный А.В., Проказин Е.П. Географическая изменчивость состава терпентинных масел сосны обыкновенной на территории СССР // Растительные ресурсы. 1973. Т. 9. Вып. 4. С. 494-503.
24. Шеффе Г. Дисперсионный анализ. М.: Наука, 1980. 512 с.
25. Шурхал А.В., Животовский Л.А., Подогас А.В., Семериков В.Л., Семериков Л.Ф., Воронин В.А., Ракицкая Т.А. Генетическая дифференциация сосновых // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: Матер. Междунар. симпоз. (25-30 сентября 1989 г., Воронеж). М.: Госкомлес СССР, ИЮФРО, 1989. С. 114-115.
26. Baradat P., Yazdany R. Genetic expression for monoterpenes in clones of *Pinus* grown on different sites // Scand. J. Forest Res. 1988. V. 3. № 1. P. 25-36.
27. Birks I.S., Kanovsky P.I. Interpretation of the composition of coniferous resin // *Silvae Genet.* 1988. V. 37. № 1. P. 29-39.
28. Hiltunen R. On variation, inheritance and chemical interrelationships of monoterpenes in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // *Annales academiae Scientiarum Fennicae. Series A.IY Biologica.* 1976. P. 4-54.
29. Yazdany R., Rudin D., Alden T., Lindgren D., Harbrom B., Ljung K. Inheritance pattern of five monoterpene in Scots pine // *Hereditas.* 1982. V. 97. P. 261-272.

**The Influence of Natural and Anthropogenic Factors
on Genetic Variability of Pine in the Ob River Basin:
Turpentine Composition of Oils in Needles**

V. V. Tarakanov, A. E. Samsonova, and Yu. N. Il'ichev

Variability of the turpentine oil composition in needles of *Pinus sylvestris* L. was studied in the forest-steppe and taiga zones (Western Siberia). Geographically distant populations are more contrasting in the contents of highly inherited components - α -pinene and Δ^3 -carene - in needles. The differences in the contents of these components in needles between mid-distant populations are 18-19%. Artificial forest stands of the forest-steppe zone are characterized by the higher (by 18-19%) concentrations of α -pinene in needles. Needles of derivative stands on former burnt areas have the higher (by 10.4%) Δ^3 -carene content. The differences among neighboring contrasting forest stands manifest itself only in the α -pinene content (7.2%). There are no differences in this parameter among plots within stands and forests at the different regeneration stages.