

СОПРЯЖЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ  
НА ЮГЕ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

© 2004 г. И. В. Тихонова, М. А. Шемберг

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 14. 05. 2002 г.

Сравнивается морфоструктура популяций сосны в Минусинской и Ширинской степях с учетом признаков вегетативных и генеративных органов деревьев. Выявлены особенности организации внутривидовой популяционной формовой изменчивости сосны. Доказывается, что несмотря на сходство суммарных весов семи главных компонент, популяции различаются по их характеристикам и вкладу в общую дисперсию. Установлены некоторые закономерности микроэволюционных преобразований вида в условиях Ширинской сухой степи.

*Сосна обыкновенная, островные популяции, сопряженная изменчивость, морфоструктура.*

Известно, что на юге трудно провести четкую границу ареала сосны обыкновенной, отдельные популяции которой выходят далеко за пределы лесной зоны. По мнению ряда исследователей [15, 19, 24, 25], этот вид здесь характеризуется прерывистой изменчивостью признаков, а также большим формовым и генетическим разнообразием.

Уникальность отдельных "изолятов" часто по множеству морфологических и физиологических признаков, и их самостоятельная ценность в качестве объектов для исследования изменчивости и процессов видообразования неоднократно отмечалась Л.Ф. Правдиным [19, 20]. Такое внимание заслуженно. Условия степей, в особенности сухих, окружающих сосновые боры, большей частью неблагоприятны для роста древесных растений, поэтому сам факт существования лесной растительности за пределами лесной зоны крайне интересен как в эколого-биологическом, так и в эволюционном плане. Особенно важно выявить механизмы устойчивости сосновых насаждений в степи, что и является целью данного исследования.

Поскольку разнообразие растительного покрова в экстремальной среде - один из ведущих факторов устойчивости экосистем, изучение особенностей организации формовой изменчивости лесных насаждений в степи приобретает особую актуальность. Известно, что сообщества, подверженные стрессовым воздействиям, как правило, представлены небольшим числом видов [5, 16, 28 и др.], однако при этом отмечаются повышенные их внутривидовые различия [4, 22, 23 и др.] и изменение взаимосвязей между

органами растений [10, 13, 22, 30]. Таким образом, изменчивость этих систем в большей степени распространяется на популяционный уровень.

Поскольку изменчивость отдельных признаков в некоторой степени абстрактна, а их проявления осуществляются согласованно не на уровне целостного организма, основное внимание в работе уделяется изучению сопряженной изменчивости различных признаков и органов

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКИ

Исследования проводились в Минусинских борных насаждениях и в совершенно не исследованной ранее небольшой островной популяции сосны обыкновенной, обнаруженной нами в Ширинской сухой степи. В Минусинских борах пробные площади заложены на южной окраине лесного массива. Это 45-летний одновозрастный чистый бруснично-березовый древостой, III класса бонитета. В Ширинской борной пробной площади заложены 750 деревьев на 1 га. Ширинской борной пробной площади относятся к категории грушево-разновозрастных древостоев, IV класса бонитета. Возраст деревьев колеблется от 20 до 160 лет. Плотность древостоя изменяется от 0,2 до 3,0 тыс. шт. га<sup>-1</sup>, в среднем составляет 1,05 тыс. шт. га<sup>-1</sup>.

В связи с высокой онтогенетической изменчивостью во взаимодействии систем органов для сравнительного анализа в обеих популяциях отобраны деревья одного возраста (3СМ). Чтобы исключить влияние разновозрастных деревьев на морфологическую структуру насаждения, в Ширинской пробной площади в Ширинской популяции заложена новая пробная площадь в Ширинской популяции. Заложена на участке, где основную массу составляют

вья 25^40 лет. Здесь густота древостоя достигает 900 шт. га<sup>-1</sup>.

В насаждениях (выборка не менее 100 деревьев) проведена таксация по стандартной методике [9]. У 30 из них учтено 65 анатомо-морфологических характеристик габитуса, хвои, мужских и женских шишек, пыльцы и семян. Форма кроны определялась по описаниям Е.Г. Мининой, И.Н. Третьяковой [14] и А.В. Сунцова [25]. Пол дерева определен исходя из предложенного С.А. Мамаевым [12] соотношения числа мужских и женских шишек в кроне. Схема определения пола деревьев нами несколько упрощена и отражает полярность половых групп. Выделены шесть половых типов деревьев: 1 - женские; 2 - преимущественно женские; 3 - смешанного типа (деревья с относительно равным развитием мужской и женской генеративных сфер); 4 - преимущественно мужские; 5 - мужские; 6 - деревья, не участвующие в репродукции.

Состояние деревьев оценивалось по методикам, разработанным В.А. Алексеевым [1] и А.В. Лебедевым [11]. Базовыми в определении формы и окраски женских, мужских шишек и семян были работы Л.Ф. Правдина [19] и С.А. Мамаева [13]. Качество пыльцы исследовано по стандартной методике [17, 18]. Качество семян определено рентгенографическим методом [33].

Хвоя (по пять пар хвоинок) была отобрана с десяти однолетних побегов в средней части кроны восточной и западной экспозиций. Анатомические признаки листа и параметры пыльцы (у 25-30 пыльцевых зерен) измеряли под микроскопом МБИ-3. Женские шишки (по 20 с каждого дерева) собирали в декабре - марте, все измерения проводили до их высыхания и раскрытия. Семена измеряли в 20-кратной повторности. Микростробилы собирали по 15-20 шт. на деревьях в период массового пыления сосны (в первой декаде июня).

Сопряженная изменчивость признаков и морфоструктура популяций оценивалась с помощью метода корреляционных плеяд [3, 26] и компонентного анализа [2, 6-8, 30, 32]. Предварительно изучался характер распределения признаков и уровни их варьирования.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Прежде чем перейти к анализу множественных корреляций признаков сосны, приведем некоторые общие морфологические характеристики насаждений. Таксационные показатели деревьев в Ширинском бору достоверно ( $p < 0.05, 0.01$ ) ниже, чем в Минусинском - меньше высота и диаметр ствола на высоте 1.3 м, а также диаметр и протяженность кроны (таблица). Около 7% сосен отличаются карликовым ростом и искривлениями ствола. Такие деревья встречаются в основном

на открытых каменистых участках. Необходимо отметить, что в Ширинской сухой степи деревья страдают не только от недостатка влаги, но и от сильных зимне-весенних ветров и поздних в них заморозков. Условия Минусинской степи в целом считаются достаточно благоприятными для роста сосны.

У сосен Ширинского бора в среднем более крупная и тонкая хвоя, она короче и содержит большее число устьиц на единицу площади поверхности. Наряду с этим наблюдается продольное строение хвои. Отмеченные признаки в целом способствуют более эффективному расходованию влаги. Интересно, что здесь в отличие от Минусинской популяции хвоя содержит большее число смоляных каналов, и это несмотря на меньшую ширину и толщину, так как имеется довольно тесная положительная связь признака с шириной хвои в обоих насаждениях ( $R_x = 0.64-0.67$ ). Кроме того, здесь встречается хвоя со смоляными каналами, частично или полностью погруженными в паренхиму - до 75% срезов на отдельных деревьях. Как известно, Л.Ф. Правдин [19] и С.А. Мамаев [13] по этому признаку выделяют только равные боры Северного Казахстана.

В минусинской популяции преобладают деревья с хвоей коричнево-шишечной формы с бугорчатой и крючковатой апофизами щитка. Большую часть составляют особи смешанного и женского типов сексуализации. В связи с половым диморфизмом растений в Ширинском бору чаще встречаются мужские (5) и преимущественно мужские (4) особи, доля сосен с равным развитием мужской и женской генеративных сфер значительно ниже. Здесь чаще (в 78% случаев) встречаются сосны с шишками светло-серой окраски и шаровидной формы, преобладают особи с плоской (f. *plana*) и бугорчатой (f. *gibba*) апофизами щитка, гораздо реже - с крючковатой (f. *reflexa*) шишки более мелкие. Собрания микростробил также мельче, большей частью окрашены в фиолетовый цвет, что характерно и для других южных популяций сосны [19, 29]. В целом ширинская популяция по отдельным характеристикам и сходные черты как с сосной Балгазынского бора в Тыве и Минусинскими борами, так и с соснами Бурятии и Северного Казахстана. Однако полного или существенного совпадения нет ни с одним из указанных описаний.

Для установления глубины различий между морфологически наиболее сближенными минусинской и ширинской популяциями сравнивалась морфоструктура насаждений. Анализ популяционной структуры базировался на гипотезе об адаптивных сдвигах в сопряженной изменчивости морфологических и анатомических признаков деревьев в стрессовых местообитаниях, на что указывали Е. Мюнх [34], И.И. Шмальгаузен

Признак	Насаждения в популяции			
	минусинской		ширинской	
	$\bar{X}$	$\pm S_x$	$\bar{X}$	$\pm S_x$
Высота дерева, м	9.7	0.15	7.5	0.17
Диаметр				
ствола, см	27.7	0.72	18.4	0.44
кроны, м	5.7	0.38	3.9	0.23
Протяженность кроны, %	70.3	1.55	64.1	1.15
Размеры хвои, мм				
длина	55.2	2.09	46.9	1.01
ширина	1.69	0.074	1.24	0.02
толщина	0.68	0.02	0.42	0.01
Число, шт.				
смоляных каналов	8.2	0.50	10.1	0.21
устийц на 1 мм <sup>2</sup>	87.7	2.36	95.7	2.04
Размеры шишки, мм				
длина	41.2	0.81	34.7	0.64
диаметр	20.6	0.34	18.1	0.50
Индекс формы шишки	1.97	0.027	1.93	0.04
Число чешуи шишки, шт.				
f. <i>plana</i>	9.5	1.29	22.9	1.44
f. <i>gibba</i>	31.3	2.17	22.8	1.52
f. <i>reflexa</i>	26.4	2.38	10.4	1.67
Длина микростробилов, мм	18.5	0.69	14.3	0.76
Окраска шишек* (a/b/c), %	33.3/20.0/46.7		66.7/20.0/13.3	
Окраска микростробилов** (a/b/c), %	66.0/25.0/9.0		63.3/26.7/6.7	

\* Соотношение форм, различающихся окраской женских шишек: *a* - песочные, зеленовато-серые; *b* - коричневые; *c* — темные, коричневые.

\*\*Доля деревьев с желтой (*a*), розовой (*b*) и красной (*c*) окраской микростробилов.

Примечание.  $\bar{X} \pm S_x$  - средняя величина с ошибкой.

В.М. Шмидт [32] и др. Такие изменения, по мнению Л.А. Животовского [8], могут наблюдаться уже в пределах одного поколения, а соотношение признаков может устойчиво сохраняться, оставаясь неизменным свойством особи [3, 21, 26]. Тем не менее, В.М. Шмидт [32] отмечает, что эволюция корреляционных структур протекает медленнее, чем изменения внешних признаков, и только путем одновременной перестройки незначительного числа связей при сохранении стабильности основной части корреляционного скелета организма.

В ходе исследований установлены как сходство, так и различия не только в характере взаимодействия отдельных признаков растений, но и в организации корреляционной структуры популяций в целом. Примечательно, что на более высоком уровне связей ( $R_x > 0.7$ ) популяции проявля-

ют больше общих черт. Так, в обеих популяциях обнаружено несколько общих, тесно связанных пар признаков, свойственных, вероятно, виду в целом, поэтому "неприкосновенных" при адаптации. К ним относятся параметры кроны дерева ( $R_x = 0.76-0.94$ ), соотношение размеров тела и воздушных мешков пыльцевого зерна ( $R_x = 0.83-0.95$ ), а также признаки, характеризующие форму среза хвои ( $R_x = 0.77-0.80$ ), форму семени ( $R_x = 0.68-0.74$ ) и крылышка ( $R_x = 0.70-0.83$ ). Однако установлено и несоответствие по такому же числу пар тесно связанных признаков. В ширинской популяции в отличие от минусинской отмечена сильная положительная связь протяженности кроны дерева и его высоты ( $R_x = 0.81$ ), размера семени и крылышка ( $R_x = 0.76$ ), соотношения числа чешуи с крючковатым и плоским апофизом щитка ( $R_x = 0.75$ ), связь большего числа парамет-

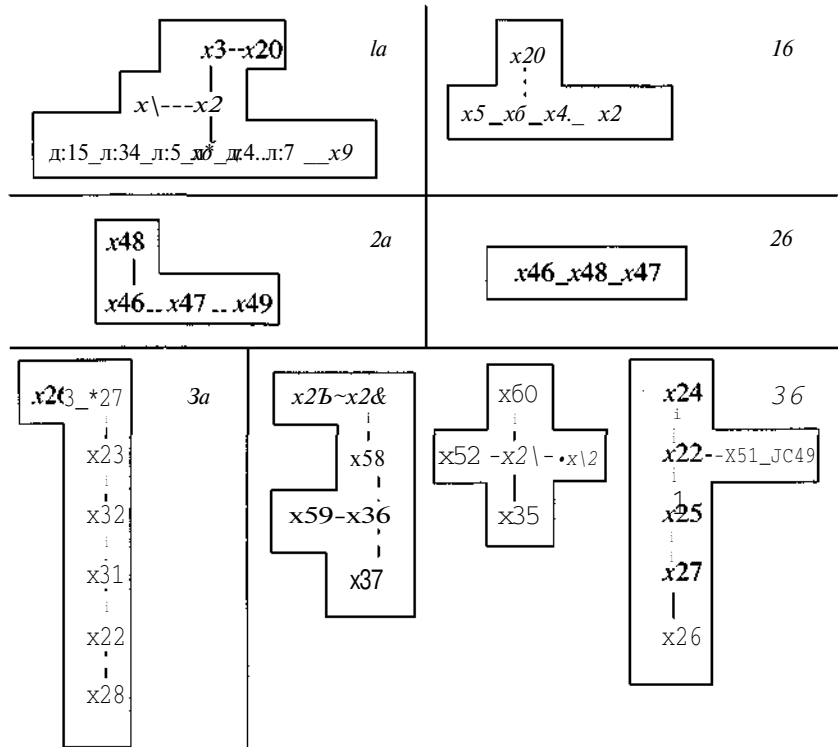


Рис. 1. Корреляционные плеяды габитуса (7), пыльцы (2) и хвои (J) в минусинской (а) и ширинской (5) популяциях сосны:  $x_1$  - высота;  $x_2$  - диаметр ствола;  $x_3$  -  $H/d$ ;  $x_4$  - проекция кроны 3-В;  $x_5$  - проекция кроны С-Ю;  $x_6$  - площадь проекции кроны;  $x_7$  - протяженность кроны, %;  $x_9$  - состояние дерева, балл;  $x_{12}$  — пол дерева; \*15 - толщина коры;  $x_{20}$  - длина побега;  $x_{21}$  - длина хвои; \*22 - ширина хвои;  $x_{23}$  - толщина хвои;  $x_{24}$  - относительная ширина хвои;  $x_{25}$  - относительная толщина хвои;  $x_{26}$  и  $x_{27}$  - показатели продольного сворачивания хвои;  $x_{28}$  - число смоляных каналов в хвое;  $x_{31}$  - высота проводящего пучка хвои;  $x_{32}$ , \*34 - число устьиц на ед. площади поверхности листа и их размеры; \*35 - длина шишки; \*36 - диаметр шишки;  $x_{37}$  — относительный диаметр шишки;  $x_{46}$  - высота пыльцевого зерна;  $x_{47}$  - длина пыльцевого зерна;  $x_{48}$  - длина воздушного мешка;  $x_{49}$  - доля асимметричных по форме пыльцевых зерен, %;  $x_{51}$  - доля проросшей пыльцы, %;  $x_{52}$  - длина пыльцевых трубок;  $x_{53}$  - ширина крылышка семени;  $x_{59}$  - относительная длина крылышка;  $x_{60}$  - полнозернистость семян, %. Теснота связи:  $0.5 < R_x < 0.7$  - пунктир;  $R_x > 0.7$  - сплошная линия.

ров пыльцы. В минусинской популяции обнаружены другие сильные связи, более слабые в ширинской популяции: между длиной и диаметром шишки ( $R_x = 0.75$ ), между диаметром кроны и числом устьиц на поверхности листа ( $R_x = 0.74$ ), а также последнего признака с толщиной коры дерева ( $R_x = 0.75$ ).

В обеих популяциях в отдельную плеяду выделяются признаки габитуса дерева с общим признаком-индикатором плеяды - площадью проекции кроны дерева. В минусинской популяции эта плеяда, составленная из 11 признаков, отличается наибольшей крепостью (0.75) и мощностью. В ширинской популяции такая же плеяда, при той же крепости (0.76) отличается меньшей мощностью (она включает только пять признаков). В отдельную плеяду выделяются и параметры пыльцы, наиболее связанные в ширинской популяции (0.94). Крепость минусинской плеяды составляет 0.72. В плеяду входят три признака в ширинской популяции и четыре - в минусинской (рис. 1).

Одна из особенностей структурной организации минусинской популяции - обособление параметров хвои в отдельную плеяду, в ширинской популяции они включены в состав трех плеяд, сочетающих признаки хвои, женских шишек и семян. Из них индикаторами двух плеяд являются признаки хвои. По-видимому, в более суровых условиях среды параметры хвои (наиболее чуткого к экологическим факторам органа) более жестко опережают количественные и качественные характеристики репродуктивных органов сосны. Можно считать, что таким образом устанавливается более тесная связь организации растительного организма с климатом через экологически чувствительные органы.

Метод корреляционных плеяд позволяет рассматривать морфоструктуру популяции как единый организм, но не дает возможности выделить скрытую неоднородность его внутренней организации - отдельные группы деревьев, различные по направленности и силе взаимодействия признаков в многомерном признаковом пространстве. Более чуткий и информативный в этом отно-

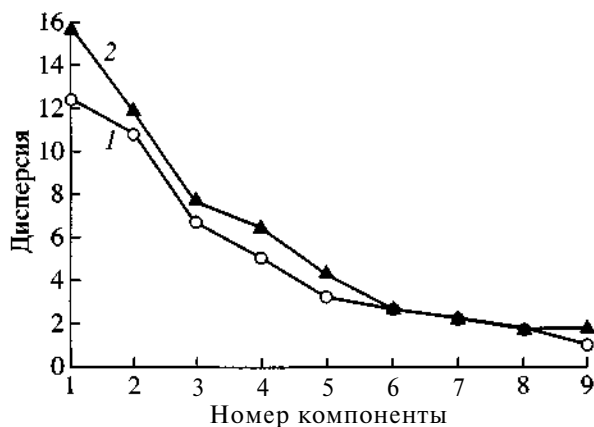


Рис. 2. Вклад главных компонент в суммарную дисперсию признаков сосны в минусинской (1) и ширинской (2) популяциях.

шении метод главных компонент позволил выявить некоторые "подводные" течения - векторы в сопряженной изменчивости признаков. Все измеряемые признаки были объединены в интегральные показатели (главные компоненты), что позволило работать сразу с комплексом признаков и проследить участие каждого из них во всех типах сопряженной изменчивости, описываемых первыми несколькими наиболее значимыми компонентами.

В минусинской популяции наибольший вес (долю в обобщенной дисперсии признаков) имеет компонента, включающая ростовые показатели деревьев и вобравшая 21.3% сопряженной изменчивости признаков (рис. 2). В ней наряду с увеличением признаков, характеризующих размеры и габитус деревьев (диаметр, сбежистость ствола и параметры кроны), наблюдаются увеличение толщины коры, числа рядов устьиц на нижней поверхности листа и улучшение состояния деревьев. При этом отмечается уменьшение интенсивности семеношения деревьев, длины побегов, продолжительности жизни хвои, абсолютного и относительного диаметров женских шишек.

Вторая компонента абсорбирует 18.5% дисперсии и характеризуется репродуктивной доминантой. Она отражает зависимость показателей семеношения сосны от условий произрастания и особенностей в организации листового аппарата. В ней увеличение размеров женских и мужских шишек, частоты встречаемости женских шишек с большим числом чешуи *f. reflexa* и общим числом чешуи в шишке сопряжено с увеличением интенсивности семеношения растений, размеров крылышка семени, качества пыльцы и семян. Все это имеет место наряду с увеличением длины хвои и размеров устьиц, а также с уменьшением их числа на единицу площади поверхности листа. В целом

первые две компоненты описывают 39.8% общей дисперсии признаков.

В третьей компоненте, вклад которой в общую дисперсию составляет 17.2%, наибольший положительный вес имеют размеры и форма хвои: уменьшаются ее длина и толщина, но увеличивается ширина. Вместе с тем уменьшаются размеры семян и длина собраний микростробилов, увеличивается отношение диаметра к длине женской шишки. Подчеркнем, что при этом возрастают размеры и качество пыльцы.

Вклад четвертой компоненты составляет 11.5% дисперсии. Наиболее весомыми в ней оказались признаки форм кроны и женских шишек, относительные диаметры которых уменьшаются. Причем больший вес в этой компоненте имеют преимущественно мужские (4) особи. Помимо названных в четвертую компоненту вошли признаки (число смоляных каналов и устьиц в хвое, частота встречаемости шишек с большим числом чешуи *f. plana* и *f. gibba*), увеличение которых совпадает с направлением вектора. Примечательно, что на уровне третьей и четвертой главных компонент в минусинской популяции проявились признаки, которые характерны для ширинской популяции в целом.

Пятая, шестая и седьмая главные компоненты абсорбируют соответственно 8.8, 5.6 и 4.4% дисперсии и во многом дополняют первые две компоненты. Любопытно, что высота дерева приобретает больший вес только в последней из рассмотренных нами компонент. Необходимо отметить, что в первой главной компоненте большим весом обладает не высота, а диаметр ствола и степень разрастания кроны. Это, а также положительная корреляция указанных характеристик с состоянием дерева подтверждает преимущество известной стратегии в росте и формировании габитуса сосны в условиях степи.

При анализе характера сопряженной изменчивости признаков сосны из ширинской популяции получено иное значение их весов в координатах главных компонент. Здесь уже в первой главной компоненте больший вклад в индивидуальную изменчивость вносят признаки, проявившиеся в минусинской популяции только в третьей и четвертой компонентах. Эта компонента включает в себя большее число признаков и имеет больший вес по сравнению с аналогичной компонентой минусинской популяции. Она абсорбирует 26.1% общей дисперсии признаков и характеризует сопряженную изменчивость размеров и формы вегетативных и генеративных признаков сосны.

Анализ компоненты показывает, что с увеличением ширины и толщины хвои и с уменьшением ее абсолютной и относительной длины пропорционально увеличиваются размеры проводящего пучка, число смоляных каналов, которые

погружаются в паренхиму хвои. Увеличение числа чешуи *f. reflexa* и уменьшение числа чешуи *f. plana* связано с увеличением общего числа чешуи и семян в шишке. Кроме того, увеличиваются относительный диаметр шишки, ширина семени и крылышка, снижается качество пыльцы. Большой вклад в эту компоненту вносят деревья, характеризующиеся смешанным типом сексуализации. Таким образом, компонентный анализ позволил выявить признаки "несовместимости" полов на одном дереве, отмеченные нами ранее в искусственных лесных насаждениях Ширинской степи [27]. Вероятно, по этой причине в ширинской популяции встречается меньше деревьев смешанного по количеству мужских и женских шишек типа сексуализации.

Вторая главная компонента отражает 19.8% обобщенной дисперсии признаков. В этой компоненте очевидна сопряженная изменчивость габитуса дерева с его вегетативными и генеративными признаками. Интересно, что во вторую компоненту включаются все характеристики форм: дерева, хвои, шишек и семян, когда наряду с увеличением размеров кроны дерева, абсолютного и относительного диаметра ствола и угла отхождения скелетных ветвей, синхронно уменьшается относительная длина шишки, семени и крылатки. Вместе с укорачиванием побегов хвоя удлиняется и сужается, в ней увеличивается число смоляных каналов и уменьшаются размеры устьиц. Очень важными, на наш взгляд, являются признаки, указывающие на половую несовместимость, состоящую в увеличении качества пыльцы наряду со снижением качества семян.

Обращает также на себя внимание разделение качественных характеристик семян и пыльцы между компонентами. Первая компонента отражает улучшение качества семян, а вторая - улучшение качества пыльцы. Эти различия сопровождаются изменениями в размерах листа: более короткого и широкого в первом случае и более длинного и узкого - во втором. Следовательно, отмеченная в ширинской популяции более сильная половая дифференциация древостоя, действительно, имеет важное приспособительное значение, поскольку обеспечивает формирование более качественного потомства на разных деревьях. Частичное разделение генеративных функций деревьев повышает устойчивость популяции в стрессовых местообитаниях не только в связи с экономией ресурсов, но и в отношении инбридинга. Отметим, что с помощью корреляционного анализа такая связь не выявлена.

Все следующие за двумя первыми компоненты отражают сопряженную изменчивость гораздо меньшего числа признаков, уменьшаются их вклады в каждую из компонент. Так, третья главная компонента охватывает только 12.7% диспер-

сии, четвертая - 11.1, пятая - 7.6, шестая - 4.8%. На уровне третьей компоненты наибольшее значение приобретают признаки пыльцы - увеличиваются ее размеры у части преимущественно мужских (4) особей популяции. Наряду с этим увеличивается число устьиц в хвое и толщина коры дерева, отмечается некоторое снижение интенсивности семеношения и снижение как числа чешуи *f. gibba*, так и общего числа чешуи в женской шишке.

Четвертая компонента определяет более активный рост сосны в высоту, который сопровождается увеличением протяженности кроны, уменьшением угла прикрепления скелетных ветвей, увеличением диаметра ствола, большей его прямой и толщиной коры, а также улучшением состояния деревьев. Параллельно указанному выше уменьшается отношение толщины к ширине хвои, чаще встречается хвоя, где смоляные каналы погружены в паренхиму, увеличиваются размеры женской шишки, величина воздушного мешка и качество пыльцы у части преимущественно мужских (4) и смешаннополых (3) деревьев. Таким образом, от второй к четвертой компоненте наблюдается последовательный отбор по типам координации габитуса, хвои и женских генеративных органов, в первую очередь с качеством пыльцы и показателями роста и состояния растений.

Пятая компонента дополняет характеристику четвертой и показывает взаимодействие качественных и количественных признаков аномальной по числу воздушных мешков пыльцы (предположительно полиплоидной) с параметрами хвои. Отметим, что в ширинской популяции изменчивость размеров и формы пыльцы (самого стабильного органа у сосны) почти в 3 раза выше, чем эти показатели в минусинской популяции и приводимые в литературе [13 и др.]. Они составляют соответственно 12.1-15.6 и 3.8-6.4%. Если учесть общеизвестный факт большей консервативности женской генеративной сферы и реактивности мужской, то можно предполагать, что доминанта признаков пыльцы, проявившаяся на уровне трех (3-5-й) главных компонент в ширинской популяции отражает высокую интенсивность микроэволюционных процессов, происходящих в ней.

Для оценки межпопуляционных различий проведен компонентный анализ с привлечением характеристик деревьев обеих популяций (рис. 3). Ординация популяций на плоскости первых двух главных компонент показывает, что основная масса деревьев в обеих популяциях составляет единую последовательность. Тенденции в сопряженной изменчивости признаков первой компоненты свойственны в большей степени деревьям минусинской популяции, облако точек которой вытянуто вдоль оси абсцисс. Ширинская популя-

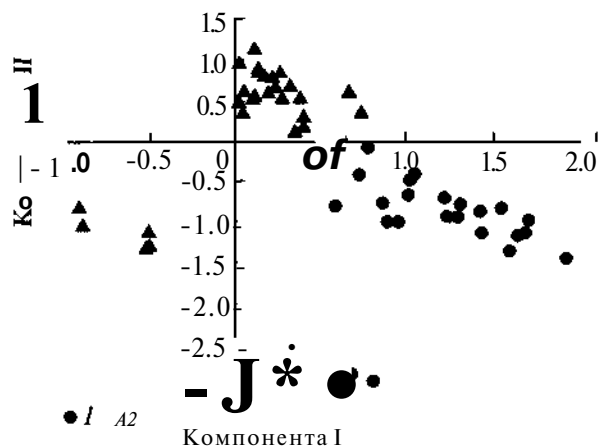


Рис. 3. Ординация минусинской (1) и ширинской (2) популяций на плоскости I—II главных компонент.

ция характеризуется более компактным крайним в этом ряду расположением и не перекрывается ни с одной из точек минусинской. Популяции различаются положением основных групп деревьев вдоль вектора второй главной компоненты. Помимо основных в каждой популяции имеются и сопутствующие формы, существенно отличающиеся от первых морфолого-анатомическими характеристиками и образующие вторую, общую для двух популяций, последовательность. Эти формы разделяются первой главной компонентой.

Анализ показывает, что вектор первой главной компоненты направлен на повышение интенсивности роста и размеров вегетативных и генеративных органов сосны, а вторая компонента включает большую часть тех же признаков, но со знаком минус наряду с поддержанием высоких качественных характеристик семенного потомства. В пределах третьей компоненты размах изменчивости таков, что популяции во многом перекрываются. Отметим, что в данном случае, когда в компонентный анализ вовлечены обе популяции, интерпретировать главные компоненты довольно сложно, поэтому их подробные характеристики здесь не приводятся.

**Заключение.** Две островные популяции, достоверно различающиеся по многим морфологическим показателям, обнаруживают больше общих черт при сравнении их морфоструктуры. В популяциях имеется несколько общих тесно связанных пар признаков. Несовпадение по такому же числу корреляций сопряжено с усилением различных для обеих популяций связей признаков.

В условиях сухой степи "разрушается" плеяда хвой, а ее признаки входят в состав трех плеяд, включающих признаки женских шишек и семян. Наблюдается усиление половой дифференциации насаждения, что повышает его устойчивость в стрессовых местообитаниях.

Все фенотипическое разнообразие деревьев обеих популяций укладывается на плоскости первых двух главных компонент в единый ряд морфоструктурных изменений. Адаптация сосны к условиям Ширинской сухой степи базируется на "крайних" для общего ряда формах. Деревья сопутствующих "малых" форм образуют вторую общую для двух популяций последовательность. Указанная закономерность свидетельствует о видовой общности и сходной организации генома двух островных популяций вида.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51.
2. Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ: Пер. с англ. М.: ГИФМЛ, 1963. 500 с.
3. Берг Р.Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // Вестник ЛГУ. 1959. Т. 9. № 2. С. 21.
4. Верхунов П.М. Изменчивость и взаимосвязь таксационных показателей в разновозрастных сосняках. Новосибирск: Наука, 1975. 204 с.
5. Гроссгейм А.А. Теория ксероморфогенеза и некоторые вопросы истории флоры // Проблемы ботаники. М.; Л., 1950. Вып. 1. С. 163-184.
6. Дубров А.М. Обработка статистических данных методом главных компонент. М.: Статистика, 1978. 135 с.
7. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
8. Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем. М.: Наука, 1995. 182 с.
9. Зарудный И.Н., Моисеев В.С., Логвинов И.В. Основы лесного хозяйства и таксация леса. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 304 с.
10. Карманова И.В., Рысина Г.П. Изучение механизмов устойчивости растений как фактор сохранения биоразнообразия лесных экосистем при антропогенном прессе // Тез. конф. "Биологическое разнообразие лесных экосистем". М., 1995. С. 253-255.
11. Лебедев А.В. Оценка жизнестойкости деревьев в рекреационных лесах // Лесн. журн. 1995. № 1. С. 43-47.
12. Мамаев С.А. Исследование роста и развития сосны обыкновенной в связи с задачами лесного семеноводства: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М.: ТСХА, 1956. 14 с.
13. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1973. 282 с.
14. Минина Е.Г., Третьякова И.Н. Геотропизм и полухвойных. Новосибирск: Наука, 1983. 197 с.
15. Минина Е.Г., Никифорова Е.Н., Сунцов А.В. Генезис островных популяций сосны и факторы их формирования // Сосна обыкновенная в Южной Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1988. С. 5-37.
16. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.

17. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 271 с.
18. Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М.: Наука, 1976. 508 с.
19. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 190 с.
20. Правдин Л.Ф. Современное учение о популяциях и вопросы эволюции // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск: УФ АН СССР, 1974. С. 13-21.
21. Романовский М.Г. Полиморфизм древесных растений по количественным признакам. М.: Наука, 1994. 94 с.
22. Ростова Н.С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. Популяции видов *Leucanthemum (Asteraceae)* в природе и в условиях культивирования // Бот. журн. 2000. № 1. С. 46.
23. Старова Н.В. Генетическое разнообразие, адаптивность и надежность популяционных систем хвойных // Тез. конф. "Биологическое разнообразие лесных экосистем". М., 1995. С. 112.
24. Сукачев В.Н. Кокчетавские горные леса // Землеведение. 1948. № 2 (62). С. 263-285.
25. Суницев А.В. Формовое разнообразие сосны обыкновенной в Центральной Туве // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1984. С. 124-132.
26. Терентьев В.П., Ростова Н.С. Практикум по биометрии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 152 с.
27. Тихонова И.В. Адаптация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к условиям Ширинской степи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Красноярск, 2000. 16 с.
28. Ханминчун В.М. Флора восточного Танну-Ола (Южная Тува). Новосибирск: Наука, 1981. 122 с.
29. Черепнин В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука, 1980. 181 с.
30. Шемберг М.А. Береза каменная. Новосибирск: Наука, 1986. 174 с.
31. Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса // Избр. тр. М.: Наука, 1983. 360 с.
32. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Учеб. пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.
33. Щербакова М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1965. 35 с.
34. Munch E. Investigation of the hormony of tree shape // Jahrb. wiss. Bot. 1938. B. 86. №4. P. 581-673.

## Interrelated Variability of Morphological Characteristics in Scots Pine in the South of Central Siberia

I. V. Tikhonova and M. A. Shemberg

Some morphological characteristics of growth, needles, male and female cones, pollen, and seeds in two isolated *Pinus sylvestris* L. populations (Minusinsk steppe and Shira dry steppe) were compared. These populations have many similar features, despite their some morphological parameters differ significantly. In the Minusinsk population, needles parameters are incorporated into one group, whereas in the Shira one, into three groups that combine various characteristics of female cones and seeds. Thus, under more severe environmental conditions, needle parameters determine more exactly qualitative and quantitative characteristics of pine reproductive organs. In the Shira dry steppe, morphological characteristics in pine trees correlate to each other to a greater degree, and the sexual differentiation of stands is higher. The phenotypic diversity of trees in both populations is within the same order of changes in the morphological structure and attests to the unity and similar genome organization of these isolated populations. Trees of accompanying "small" forms form the second series common for two populations (parallel to the first one). Adaptation of pine to conditions of dry steppe is based on "extreme" forms.