

УДК 630*181.1+575.17

ГИПОТЕЗА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНТЕГРАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ *Pinus sylvestris* L. В ДОЛИНЕ РЕКИ ОБЬ

Н. С. Санникова, Е. В. Егоров

Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202

E-mail: sannikovanelly@mail.ru, 31051978@mail.ru

Поступила в редакцию 31.10.2015 г.

Приведены результаты проверки одного из следствий развиваемой теории гидрохории хвойных (Санников, Санникова, 2008) – гипотезы генетической интеграции популяций сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. по направлению течения рек и поверхности озер. На основе сравнительного аллозимного анализа восьми популяций *P. sylvestris* L. на трансекте вдоль всей долины р. Обь (Телецкое озеро–Барнаул–Томск–Сургут–Ханты–Мансийск–Геологический–Березово–Сыня), с одной стороны, и 14 популяций на ее водоразделах со смежными реками (Енисей, Иртыш, Пур, Конда, Тавда, Надым и др.) – с другой, установлена вдвое меньшая средняя генетическая дистанция Неи (Nei, 1978) – 0.0024 ± 0.0015 между смежными популяциями первой группы популяций по сравнению со второй – 0.0049 ± 0.0009 . Соответствующий средний градиент генетических дистанций между популяциями, расположенными вдоль русла Оби, также на 70 % меньше (0.66 ± 0.43), чем на трансектах, ориентированных поперек водоразделов (1.40 ± 0.43). Вероятно, выявленные меньшие генетические дистанции и их градиенты между популяциями сосны обыкновенной вдоль течения Оби по сравнению с таковыми в поперечном направлении отражают большую скорость гидрохории ее семян в голоцене (до 800 км/1000 лет) по сравнению с анемохорией на водоразделах этой реки. В целом на основе обобщения результатов данного и предшествующих исследований авторов подтверждена гипотеза о более быстром (приоритетном) гидрохорном расселении и относительной генетической интеграции популяций сосны обыкновенной по течению рек по сравнению с анемохорным расселением на их водоразделах.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, популяция, гидрохория, генетическая дистанция, дифференциация, интеграция, водораздел, долина р. Обь.

DOI: 10.15372/SJFS20160511

ВВЕДЕНИЕ

Изучение способов, путей и скорости миграции популяций – их анемо-, гидро- и зоохории – одна из ключевых, но слабо разрабатываемых проблем современной эволюционной биологии популяций, в частности сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. Прогресс этого ключевого направления исследований мог бы способствовать успешному решению многих неясных, дискуссионных вопросов геогеографии и общей биогеографии популяций этого вида: о центрах их происхождения и расселения (рефугиумах), его путях и темпах и хорогенетической дивергенции в плейстоцене.

Ранее роль анемо- и гидрохории в расселении хвойных Сибири подчеркивали А. П. Абимов и А. Г. Лузганов (1977). Разностороннее экспериментальное изучение распространения семян различных видов флоры бореальной зоны Европы по течению горных рек проведено в университетах Умео и Хернесанда в Швеции (Nilsson, 1983; Johansson et al., 1996; Andersson et al., 2000). Показано, что пассивная гидрохория – важный фактор расселения семян многих видов растений и формирования фитоценозов приречной зоны. Однако количественные параметры времени плавания, а также устойчивости семян древесных растений, в том числе *P. sylvestris*, к различным срокам затопления, определяющие

вероятность и дальность их расселения вдоль рек, не выявлены.

Радиодатированные палинологические данные (Huntley, Birks, 1983; Lang, 1994; Cheddadi et al., 2006) свидетельствуют о весьма быстрой реколонизации популяций *P. sylvestris* в голоцене вслед за отступающими ледниками – со скоростью 600–1100 км/1000 лет из Альп к Балтике (Санников, Санникова, 2015) и из гор Южной Сибири на север Западной Сибири (Бляхарчук, 2010, 2012). Явно или неявно эти темпы связываются, главным образом, с анемохорией. Между тем, по эмпирическим данным (Шиманюк, 1955; Удра, 1988; Санников, Санникова, 2007), хотя пока еще далеко не достаточным, дальность эффективного распространения семян и расселения самосева сосны и других хвойных даже в оптимальных условиях (по семенной репродукции, высоте древостоя и факторам субстрата), в центре их ареала, не превышает 50–120 км/1000 лет. В перигляциальной же лесотундровой зоне расселения авангардных редколесий *P. sylvestris* она на порядок меньше (Санников и др., 2012). Парадоксально, но эти темпы в 5–20 раз ниже, чем регистрируемые по палеоботаническим данным.

Предшествующие лабораторные и натурные эксперименты и исследования авторов показали высокую плавательную способность и быстрое дальнейшее распространение семян ряда хвойных по течению рек, выявленную для многих видов лесной флоры бореальной зоны (Егоров и др., 2010). На этом основании авторами обоснован эскиз теории «гидрохории хвойных» (Санников, Санникова, 2008) в итоге эволюционной адаптации семян анемохорных видов (с крылатками) к плаванию и толерантности к длительному затоплению водой. В качестве ее следствия выдвинут тезис о большем генетическом сходстве (интеграции) популяций хвойных на трансектах вдоль речных русел по сравнению с таковым в поперечном направлении, на водоразделах. Гипотеза частично подтверждена результатами наших аллозимных исследований в бассейнах рек Средней и Западной Сибири (Санникова, Санников, 2007), но на количественном уровне данных для ее более надежной верификации, в том числе по бассейну р. Оби, недостаточно.

Сравнительное изучение гидро- и анемохории и проверка этой гипотезы на примере популяций *P. sylvestris* Западной Сибири, расположенных вдоль русла Оби, по сравнению с популяциями на смежных водоразделах – цель данной статьи.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для проверки гипотезы генетической интеграции популяций *P. sylvestris* вдоль русел рек выполнен систематизированный сравнительный аллозимный анализ восьми локальных популяций сосны обыкновенной, расположенных на трансекте вдоль русла Оби – от истоков р. Бии до низовьев: Телецкое озеро–Барнаул–Томск–Сургут–Ханты-Мансийск–Геологический–Березово–Сыня. Для сравнения проведен анализ аллозимно-генетической дифференциации 20 популяций этого вида на 14 трансектах поперек водоразделов Оби со смежными реками Западной Сибири (Енисей, Иртыш, Пур, Тавда, Конда, Надым и др.) (рис. 1).

Аллозимный анализ тканей терминальных почек латеральных побегов деревьев (по 30–48 деревьев в каждой популяции) выполнен общепринятыми методами (Корочкин и др., 1977) по 16 белковым локусам (в том числе 14 полиморфным) 10 ферментных систем: ADH, SKDH, 6-PGD, FDH, GDH, DIA, SOD, GOT, PGM, EST-f. Параметры полиморфизма и генетические дистанции Неи D_{N78} (Nei, 1978) между локальными популяциями вычислены на базе пакета программ BIOSYS (Swofford, Selander, 1981). Градиенты генетических дистанций (ГГД) определены как их отношения к расстояниям (км) между смежными популяциями, а генотаксономический ранг популяций – на основе геносистематической шкалы С. Н. Санникова и И. В. Петровой (2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Генетическая интеграция популяций в бассейнах рек. Анализ генетических дистанций Неи D_{N78} (Nei, 1978) на протяжении 2800 км вдоль русел рек Бия–Обь показал, что между популяционными выборками сосны, расположенными на расстоянии от 200–300 до 885 км друг от друга, они не превышают ранг субпопуляции (0.003–0.004) (см. таблицу).

Последовательно в направлении от верховьев к низовьям Оби генетические дистанции Неи D_{N78} составляют: Телецкое озеро–Барнаул – 0.003, Барнаул–Томск – 0.004, Томск–Сургут – 0.003, Сургут–Ханты-Мансийск – 0.001, Ханты-Мансийск–Геологический – 0.001, Геологический–Березово – 0, Березово–Сыня – 0.005. Средняя величина генетической дистанции Неи на обской трансекте $D_{N78} = 0.0024 \pm 0.0015$. По геносистематической шкале (Санников, Петро-

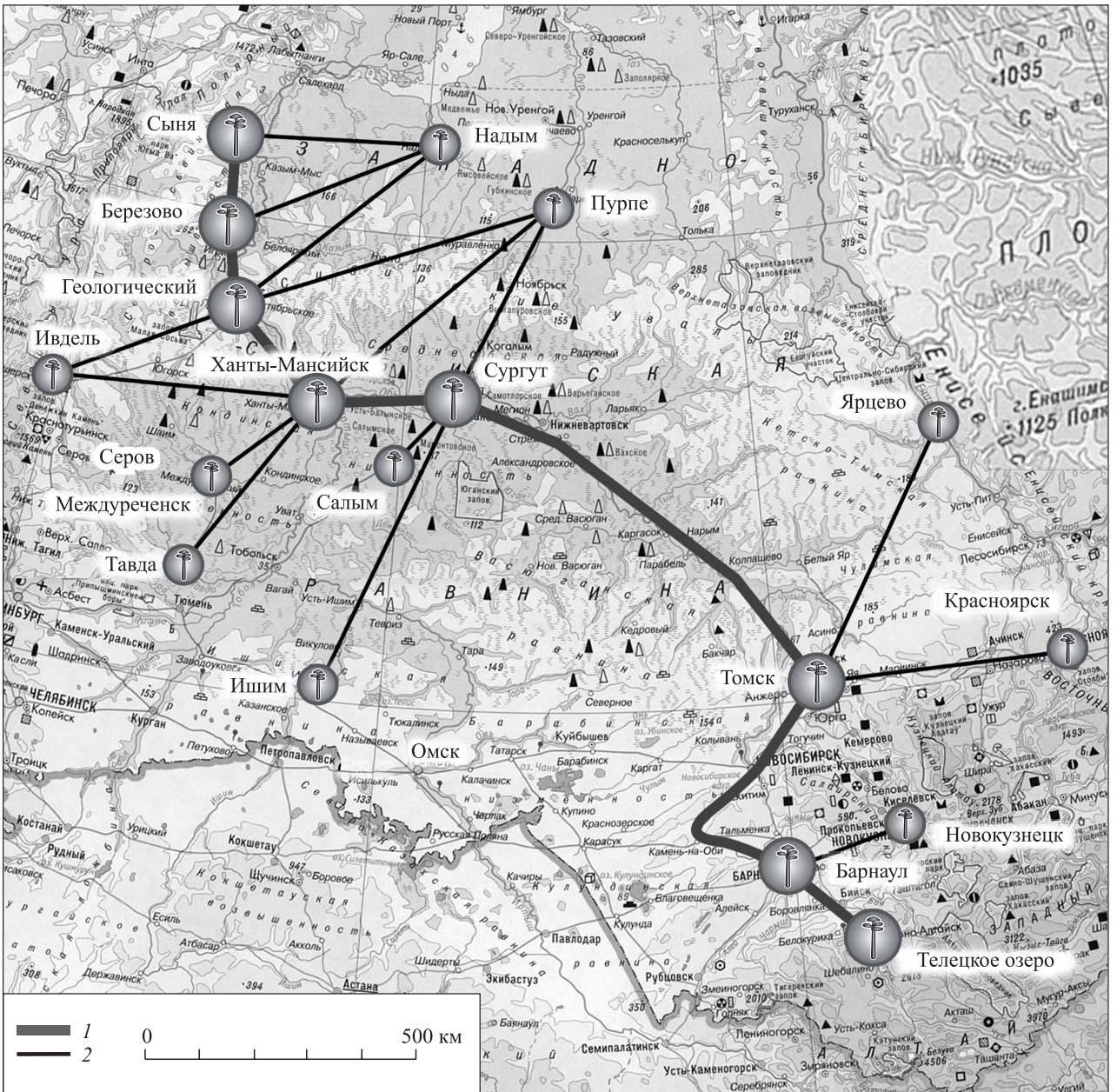


Рис. 1. Картограмма расположения популяций *Pinus sylvestris* L. в бассейне р. Обь. 1 – трансекта вдоль долины Оби; 2 – трансекты в направлениях от Оби на водоразделы со смежными реками.

ва, 2012) она соответствует рангу крайне слабо подразделенных (в сущности, генетически почти идентичных) субпопуляций, которые можно лишь условно выделить в пределах отдельной локальной популяции вида.

Таким образом, на протяжении всей долины Оби установлена крайне незначительная общая степень генетической дифференциации локальных популяций сосны обыкновенной, представляющих собой одну гигантскую линейную приречную метапопуляцию (рис. 2).

Эта гипотеза вполне справедлива для большей (около 1600 км) части долины р. Обь – от

Томска до Березово ($D_{N78} = 0$), что хорошо иллюстрируется и кластерной дендрограммой (рис. 3).

Несколько повышенные генетические дистанции в верховьях Оби–Бии ($D_{N78} = 0.003–0.004$), вероятно, связаны с влиянием горно-механической репродуктивной изоляции популяций (Санников, Петрова, 2003). Однако на всем протяжении рек Бия–Обь (Тельцево озеро–Сыня) аллозимная дифференциация только-только достигает нижнего уровня ранга локальной популяции ($D_{N78} = 0.008$). При этом на расстоянии от Барнаула до Березово дифференциация по-

Генетические дистанции между популяциями *Pinus sylvestris* и их градиенты в бассейне р. Обь

Пары популяций	Вдоль русла реки			Левые водоразделы			Правые водоразделы				
	D, км	D_{N78}	ГГД	Пары популяций	D, км	D_{N78}	ГГД	Пары популяций	D, км	D_{N78}	ГГД
То-Бн	310	0.003	0.97×10^{-5}	Сг-Иш	610	0.004	0.7×10^{-5}	Бн-Нк	225	0.006	2.7×10^{-5}
Бн-Тм	600	0.004	0.67×10^{-5}	Сг-См	170	0.002	1.2×10^{-5}	Тм-Кс	490	0.004	0.8×10^{-5}
Тм-Сг	885	0.003	0.34×10^{-5}	ХМ-Гв	390	0.005	1.3×10^{-5}	Тм-Яр	520	0.003	0.6×10^{-5}
Сг-ХМ	240	0.001	0.42×10^{-5}	ХМ-Мж	425	0.004	0.9×10^{-5}	Сг-Пп	400	0.005	1.3×10^{-5}
ХМ-Гл	270	0.001	0.37×10^{-5}	ХМ-Ив	420	0.005	1.2×10^{-5}	ХМ-Пп	550	0.009	1.6×10^{-5}
Гл-Бз	170	0.000	0.0×10^{-5}					Гл-Пп	585	0.006	1.0×10^{-5}
Бз-Сн	270	0.005	1.9×10^{-5}					Гл-Нд	465	0.009	1.9×10^{-5}
$M_x \pm m$	392 ± 200	0.0024 ± 0.0015	$(0.66 \pm 0.43) \times 10^{-5}$	$M_x \pm m$	403 ± 98	0.0040 ± 0.0008	$(1.1 \pm 0.20) \times 10^{-5}$	$M_x \pm m$	443 ± 88	0.0057 ± 0.0018	$(1.4 \pm 0.57) \times 10^{-5}$

Примечание. D – расстояние между популяциями, км; ГГД – градиент генетических дистанций D_{N78} . Шифры популяций: Бз – Березово, Бн – Барнаул, Гл – Геологическая, Ив – Ивдель, Иш – Ишим, Кс – Красноярск, Мж – Междуреченск, Нд – Надым, Нк – Новокузнецк, Пп – Пурпе, Сг – Сургут, См – Салым, Сн – Сыня, Тв – Тавда, Тм – Томск, То – Телецкое озеро, ХМ – Ханты-Мансийск, Яр – Ярцево.

пуляций *P. sylvestris* вдоль русла Оби не превышает уровня $D_{N78} = 0.003-0.004$, характерного для слабо подразделенных локальных смежных субпопуляций в пределах одного лесного массива (Санников, Петрова, 2003).

Аналогичная слабая аллозимная дифференциация популяций (на уровне $D_{N78} = 0.002-0.003$) на протяжении 800 км вдоль берегов Оби ранее была выявлена у пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. С. А. Семериковой (2008). По данным анализа митохондриальной ДНК (Семериков, 2007) также наблюдается значительное сходство спектров гаплотипов лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. между популяциями этого вида в Саянах и в низовьях Оби, куда высоковероятна гидрохория его семян вдоль Ангары и Оби.

Дифференциация популяций на трансектах поперек водоразделов. Анализ 14 генетических дистанций Неи D_{N78} между популяциями *P. sylvestris* на трансектах, пересекающих водоразделы смежных с долиной Оби речных бассейнов (притоков Оби и Енисея, см. таблицу и рис. 2), показал, что они в большинстве случаев достоверно выше, чем на трансекте вдоль русла Оби.

Так, в левой части бассейна Оби на трансектах Сургут-Ишим, Ханты-Мансийск-Тавда, Ханты-Мансийск-Междуреченск и т. д. D_{N78} находятся в пределах $0.004-0.005$ (в среднем 0.0040 ± 0.0008). Еще чуть больше они в правобережье Оби – от 0.003 до 0.009 (в среднем 0.0057 ± 0.0018). В целом же по бассейну лево- и правобережья Оби средняя генетическая дистанция по 14 парам трансект от долины к водоразделам реки составляет 0.0049 ± 0.0009 , т. е. вдвое выше, чем между популяциями на обской трансекте ($D_{N78} = 0.0024 \pm 0.0015$; см. таблицу).

Ранее нами выявлено, что в бассейнах других рек Западной Сибири (Тобола, Ишима) и Сибири (Селенги, Ангары) генетические дистанции Неи D_{N78} между равнинными и горными популяциями *P. sylvestris* вдоль русел рек в большинстве случаев в 1.5–3 раза больше ($D_{N78} = 0.009-0.032$), чем на трансектах поперек водоразделов ($D_{N78} = 0.003-0.012$) (Санникова, Санников, 2007).

Анализ градиентов генетических дистанций также показал достоверное ($p \leq 0.05$) превосходство уровней дифференциации популяций сосны обыкновенной на водоразделах Оби по сравнению с ГГД между популяциями вдоль русла этой реки. Так, средний ГГД на водоразде-

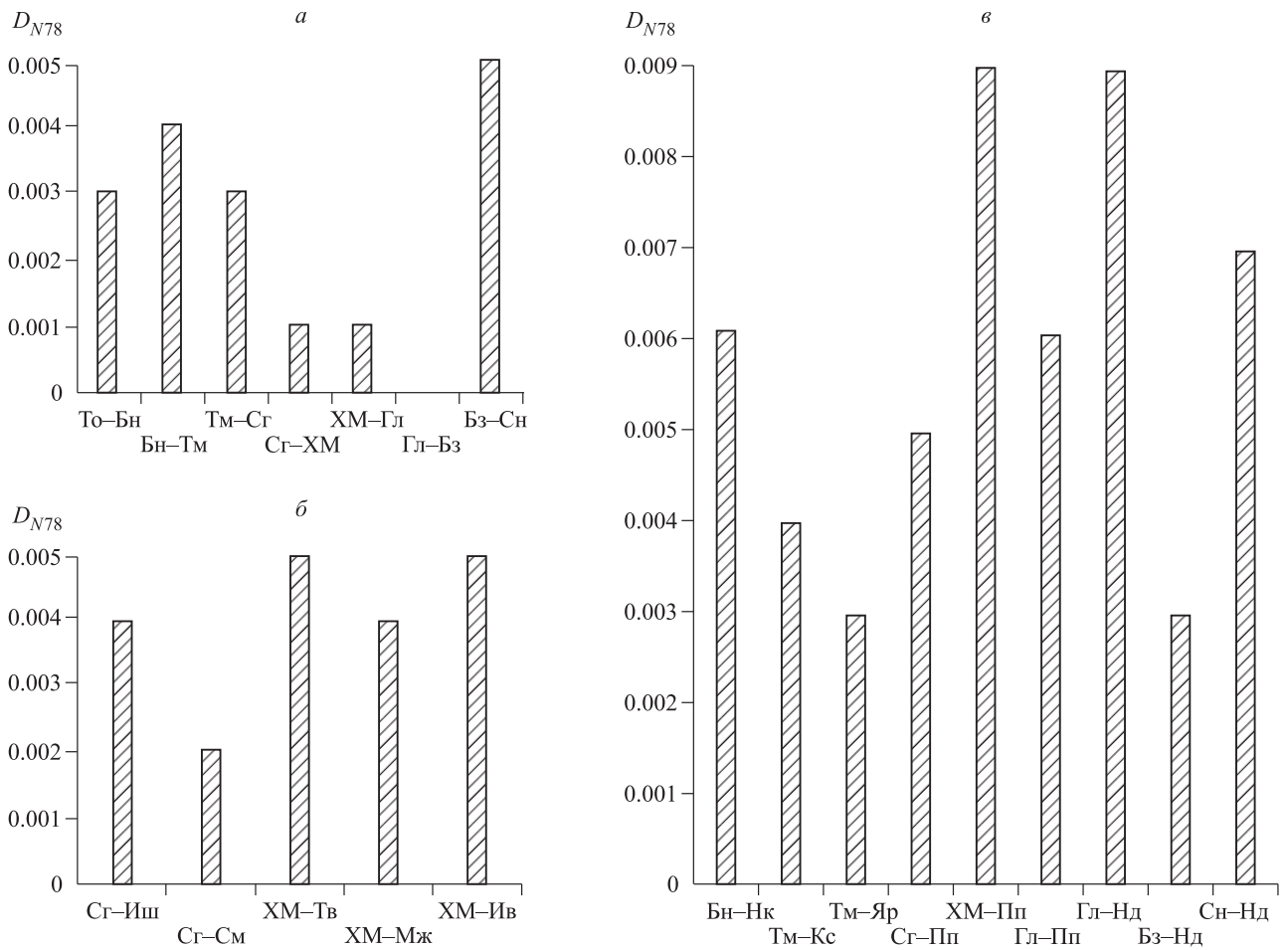


Рис. 2. Генетические дистанции Неи (Nei, 1978) вдоль русла и поперек водоразделов Оби: а – вдоль русла Оби; б – на водоразделах левой части бассейна Оби; в – на водоразделах правой части бассейна Оби. Шифры выборок см. в таблице.

лах левой части бассейна Оби $((1.1 \pm 0.2) \times 10^{-5})$ оказался на 67 %, а в правой части бассейна $((1.4 \pm 0.57) \times 10^{-5})$ – на 112 % больше среднего ГГД между популяциями вдоль течения Оби $((0.66 \pm 0.43) \times 10^{-5})$. В общем, этот ГГД между

семью парами смежных популяций сосны на обской трансекте на 82 % ниже, чем средний интегральный ГГД 14 пар популяций на водораздельных трансектах обоих побережий Оби $((1.2 \pm 0.2) \times 10^{-5})$.

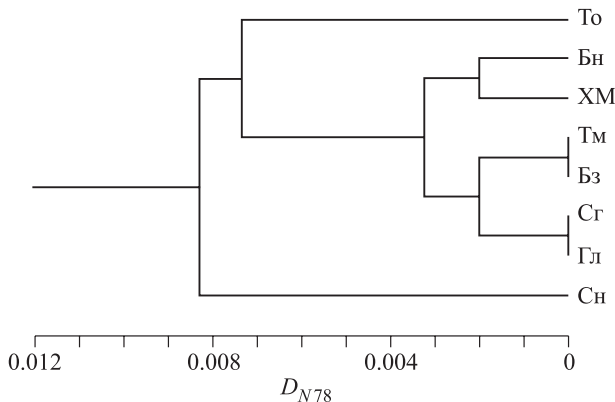


Рис. 3. Дендрограмма генетических дистанций D_{N78} между популяциями *P. sylvestris*, расположенными вдоль русла Оби. Шифры выборок см. в таблице.

В целом можно предположить, что в голоцене быстрая реколонизация популяций сосны обыкновенной (в среднем со скоростью около 800 км/1000 лет) (Бляхарчук, 2010) из ее гипотетических рефугиумов на Алтае (Санников и др., 2014) на северо-запад Западной Сибири происходила, прежде всего, путем гидрохории ее семян по течению этой реки. Позднее, несомненно, сказалась и эстафетная роль анемохории семян из первичных форпостов в долинах рек как вдоль них, так и на окружающие водоразделы.

Таким образом, гипотеза приоритетного потока генов между популяциями сосны обыкновенной вполне подтверждается и по данным наших исследований в бассейне Оби.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одним из следствий теории гидрохории семян анемохорных хвойных является гипотеза большей генетической интеграции их популяций вдоль течения рек по сравнению с направлением поперек водоразделов. Проверка этой гипотезы на примере популяций *P. sylvestris* бассейна р. Оби показала, что средняя генетическая дистанция Неи и их градиенты между восемью смежными популяциями этого вида, расположенными на трансекте вдоль русла реки, вдвое ниже, чем между 14 популяциями на трансектах, пересекающих водоразделы смежных с Обью рек. Результаты данного и предшествующих исследований авторов подтверждают гипотезу о приоритетном более быстром расселении по течению рек и генетической интеграции популяций анемохорных хвойных видов по сравнению с таковыми на водоразделах.

Работа выполнена при поддержке Комплексных программ Уральского отделения РАН (проекты № 15-12-4-13 и 15-12-4-21) и гранта РФФИ (проект № 16-04-00-948 а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А. П., Лузганов А. Г. Роль речных бассейнов и ветра в расселении и эволюции лиственниц, кедра сибирского и других пород // Лиственница. Межвуз. сб. науч. тр. Красноярск, 1977. С. 31–38.
- Бляхарчук Т. А. Послеледниковая динамика растительного покрова Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области (по данным спорово-пыльцевого анализа болотных и озерных отложений): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2010. 43 с.
- Бляхарчук Т. А. Новые палинологические данные о динамике растительного покрова и климата Западной Сибири и прилегающих территорий. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2012. 140 с.
- Егоров Е. В., Санников С. Н., Абдуллина Д. С., Черепанова О. Е. Экспериментальное изучение плавательной способности семян хвойных // Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. С. 33–37.
- Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Филогенгеография и генотаксономия популяций вида *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2012. № 4. С. 252–260.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Егоров Е. В., Санникова Н. С. Выявление системы плейстоценовых рефугиумов *Pinus sylvestris* L. в южной маргинальной зоне ареала // Экология. 2014. № 3. С. 174–181.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Гипотеза гидрохорного расселения популяций хвойных древесных растений // Экология. 2007. № 2. С. 83–87.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Эскиз теории гидрохории некоторых видов хвойных // Докл. РАН. 2008. Т. 418. № 6. С. 847–849.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Пути и темпы реколонизации *Pinus sylvestris* L. и видов *Picea* в Скандинавии в голоцене // Журн. общ. биол. 2015. Т. 76. № 6. С. 475–481.
- Санников С. Н., Санникова Н. С., Петрова И. В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 277 с.
- Санникова Н. С., Санников С. Н. Гидрохория как фактор генетической интеграции и дифференциации хвойных древесных растений // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2–3. С. 297–307.
- Семериков В. Л. Популяционная структура и молекулярная систематика видов *Larix* Mill.: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2007. 42 с.
- Семерикова С. А. Популяционно-таксономическая структура видов пихт (северо-востока Евразии): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2008. 24 с.
- Удра И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наук. думка, 1988. 196 с.
- Шиманюк А. П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 355 с.
- Andersson E., Nilsson C., Johansson M. E. Plant dispersal in boreal rivers and its relation to the diversity of riparian flora // J. Biogeogr. 2000. V. 27. P. 1095–1106.
- Cheddadi R., Vendramin G. G., Litt T., François L., Kageyama M., Lorentz S., Laurent J-M., de Beaulieu J-L., Sadori L., Jost A., Lunt D. Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris* // Global Ecol. Biogeogr., 2006. N. 15. P. 271–282.
- Huntley B., Birks H. J. An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0–13000 Years Ago. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1983. 667 p.
- Johansson M. E., Nilsson C., Nilsson E. Do rivers function as corridors for plant dispersal? // J. Veget. Sci. 1996. V. 7. P. 593–598.

- Lang G. Quartäre Vegetationsgeschichte Europas: Methoden und Ergebnisse. Jena; Stutgard; N. Y., 1994. 462 s.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. V. 89. P. 583–590.
- Nilsson T. The Pleistocene. Geology and life in the Quaternary Ice Age. Enke; Stuttgart, 1983. 651 p.
- Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // Heredity. 1981. V. 72. P. 281–283.

HYPOTHESIS OF GENETIC INTEGRATION OF *Pinus sylvestris* L. POPULATIONS IN THE VALLEY OF OB RIVER

N. S. Sannikova, E. V. Egorov

Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation

E-mail: sannikovanelly@mail.ru, 31051978@mail.ru

Verification results of one corollary of developing theory of the authors about the coniferous hydrochory (Sannikov, Sannikova, 2007) – a hypothesis of genetic integration of Scots pine *Pinus sylvestris* L. populations in the direction of rivers flow – have been cited. The average genetic Nei's distance (Nei, 1978; 0.0024 ± 0.0015) between the 8 adjacent *P. sylvestris* populations on the transect along all the Ob valley (Lake Teletskoje–Barnaul–Tomsk–Surgut–Khanty-Mansiisk–Geologicheskii–Berezovo–Synja), that is twice time less as between the 14 populations on the Ob's watersheds with the adjacent rivers (Yenisei, Irtysh, Pur, Konda, Tavda, Nadym) (0.0049 ± 0.0009), has been determined on the basis of comparative allozyme analysis (Nei, 1978; 0.0024 ± 0.0015). Corresponding average gradient of the genetic distances between the population located along the Ob river-bed is also 70 % less (0.66 ± 0.43), than on the transects directed across the watersheds (1.40 ± 0.43). Probably, a lesser genetic distance and its gradients, which revealed between the Scots pine populations along river-bed Ob in comparison with ones on the transects directed across the watersheds, depended on greater rate of its seed hydrochory (up to 800 km/1000 yr) in comparison with the anemochory on the watersheds. As a whole, a hypothesis about more speed (prioritic) hydrochoric dispersal and relative genetic integration of Scots pine populations along the rivers flow in comparison with anemochoric dispersal on the watersheds has been corroborated on the basis of results generalization of the present and preceded research.

Keywords: *Pinus sylvestris*, population, hydrochory, genetic distance, differentiation, integration, watershed, river Ob, valley.

How to cite: Sannikova N. S., Egorov E. V. Hypothesis of genetic integration of *Pinus sylvestris* L. populations in the valley of Ob river // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2016. N. 5: 107–113 (in Russian with English abstract).