

УДК 574.3+575.17:582.475.4

## РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СУХОДОЛЬНЫХ И БОЛОТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *Pinus sylvestris* L. ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И РУССКОЙ РАВНИНЫ

И. В. Петрова, С. Н. Санников, О. Е. Черепанова

Ботанический сад УрО РАН  
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

E-mail: irina.petrova@botgard.uran.ru, sannikovanelly@mail.ru, botgarden.olga@gmail.com

Поступила в редакцию 30.10.2015 г.

Обобщены результаты широкомасштабных междисциплинарных эколого-географических исследований (1973–2015 гг.) градиентов среды, репродуктивной изоляции, генетической и фенотипической дифференциации популяций сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. на суходолах и смежных болотах Западной Сибири и Русской равнины. Выявлены резкие градиенты режимов главных физических, химических и особенно гидротермических факторов эдафосреды популяций сосны на суходоле и смежном верховом болоте в подзоне предлесостепи, в меньшей мере в средней тайге Западной Сибири. Установлена обусловленная более поздними сроками прогревания торфяного субстрата и фенофаз пыления–«цветения» (рецепции) деревьев стабильная репродуктивная изоляция популяций на верховых и в меньшей мере на переходных болотах, возрастающая в общем направлении с северо-запада на юго-восток Русской равнины и Западной Сибири. Выявлены достоверные генетические дистанции Неи ( $Nei$ , 1978,  $DN_{78}$ ) и их градиенты (границы) между популяциями на суходолах и смежных верховых болотах на юге лесной зоны (на уровне локальных популяций) и меньшие в подзонах средней тайги и на переходных болотах. В результате палеоботанических, экологических, фенологических, морфоанатомо-фенотипических и аллозимных стационарных исследований в подзоне предлесостепи Западной Сибири впервые установлена отчетливо выраженная граница между популяциями *Pinus sylvestris* L. на суходолах, с одной стороны, и верховых болотах – с другой, на непрерывном ареале. В итоге обобщения результатов исследований и литературных данных обоснован эскиз гипотетико-дедуктивной теории генетической дивергенции болотных популяций *P. sylvestris* от суходольных в голоцене под влиянием дизруптивного отбора и других факторов микроэволюции в резко контрастных условиях среды и репродуктивной изоляции.

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris* L., популяция, суходол, болото, факторы среды, аллозимный анализ.

DOI: 10.15372/SJFS20170403

### ВВЕДЕНИЕ

Обширные массивы голоценовых верховых и переходных болот лесной зоны Северной Евразии представляют собой качественно новую среду и адаптивную зону жизни и микроэволюции популяций сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., расселявшихся на север из плейстоценовых рефугиумов. Согласно парадигме XX в. (Кобранов, 1912; Аболин, 1915; Сукачев, 1934; Правдин, 1964; Бобров, 1978), многообразные морфы сосны на болотах – не более чем почвенный экотип, генетически идентичный ее суходольным поселениям.

Между тем с 70-х гг. в Институте экологии Уральского научного центра АН СССР на базе синтеза идей школ эволюционной экологии С. С. Шварца и генетики Н. В. Тимофеева-Ресовского начато систематизированное междисциплинарное (палеоботаническое, экологическое, фенологическое, фенотипическое и аллозимное) изучение репродуктивной изоляции, структуры, полиморфизма и дифференциации популяций *P. sylvestris* на суходолах и смежных болотах в Западной Сибири. Во-первых, были установлены их стабильная почти полная фенологическая репродуктивная изоляция и аллозимная дифференциация и выдвинута гипотеза об их гене-

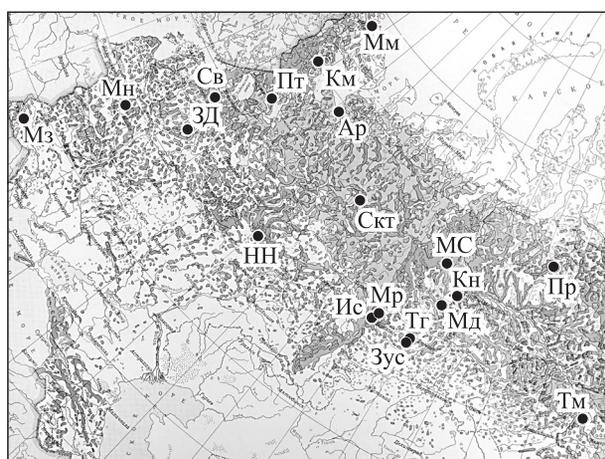
тической дивергенции (Санников и др., 1976; Петрова, 1987). Позднее исследования по единым подходам и методам были развернуты и в других подзонах Западной Сибири и Русской равнины, а также Карелии, Украинских Карпат и Приохотья. В итоге выявлены и теоретически обобщены основные эколого-географические закономерности репродуктивной изоляции, генетической и фенотипической дивергенции смежных популяций *P. sylvestris* на суходолах и болотах в равнинных сосновых лесах России.

Цель настоящей статьи – краткое обобщение основных результатов этих исследований.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В соответствии с общим геноэкогеографическим подходом система объектов организована следующим образом. В пределах различных подзон Западной Сибири и Русской равнины сравнительный анализ проведен в 19 парах ценопопуляций сосны обыкновенной «суходол–верховое болото» (С–Бв) или «суходол–переходное болото» (С–Бп), расположенных не дальше 300–500 м друг от друга (рис. 1).

Сопоставимость популяций сосны в межзональном плане обеспечена их принадлежностью к одному ряду географической ординации зонально (климатически) замещающих топоэкологически аналогичных типов леса геоморфологической фации песчаных надпойменных



**Рис. 1.** Система объектов «болото–суходол» ценопопуляций *P. sylvestris* на территории Западной Сибири и Русской равнины. Принятые сокращения: Мм – Мурманск, Км – Кемь, Пг – Петрозаводск, Св – Сиверская, ЗД – Западная Двина, Мн – Минск, Мз – Мизунь, Ар – Архангельск, НН – Нижний Новгород, Скт – Сыктывкар, МС – Малая Сосьва, Мр – Мурзинка, Кн – Конда, Мд – Молодечно, Тг – Тугулым, Зус – Заводоуспенское, Ис – Исеть, Пр – Пурпе, Тм – Томск.

террас рек (Санников, 1974, 1992, 2009), а в провинциальном плане (Западная Сибирь–Русская равнина) – к одной подзоне. В топоэкологических профилях различных подзон обеих ландшафтных стран ценопопуляции сосны суходолов представлены сосняками бруснично-зеленомошными (II ряд климатически замещающих типов леса на покатых склонах увалов) или бруснично-чернично-зеленомошными (III ряд на пологих склонах), популяции сосны верховых болот – сосняками кассандрово-багульниково-сфагновыми (VI ряд на бессточных олиготрофных торфяниках), а популяции переходных болот – сосняками осоково-сфагновыми (V ряд на проточных мезотрофных торфяниках).

Сравнительный анализ факторов почвенной и микроклиматической среды выполнен общепринятыми методами (Санников и др., 2010) на ключевом («эталонном») стационарном объекте в суходолном сосняке бруснично-чернично-зеленомошном и смежном сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом на верховом болоте в подзоне предлесостепи Западной Сибири (Припышминские боры).

Градиенты гидротермического режима воздуха (на высоте 2 м от поверхности почвы) и корнеобитаемого слоя почвы (на глубине 5–15 см) между суходолами и болотами в период пыления и «цветения» (рецепции) деревьев сосны изучены с помощью недельных термо- и гигрографов (Петрова, Санников, 1996) и даталоггеров Термохрон (Черепанова, 2013).

Степень фенологической репродуктивной изоляции в парах популяций на суходолах и болотах вычислена (по данным наблюдений за динамикой фенофаз пыления–«цветения» деревьев) как разность  $1 - P_{ks}$ , где  $P_{ks}$  – вероятность ксеногамии популяций, определенная с помощью оригинального графического метода по площади перекрытия полигонов генеративных фенофаз (Петрова, Санников, 1996).

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 (алкогольдегидрогеназа), SKDH (шикиматдегидрогеназа), 6-PGD (6-фосфоглюконатдегидрогеназа), FDH (формиатдегидрогеназа), GDH (глутаматдегидрогеназа), DIA (диафораза), SOD (супероксиддисмутаза), GOT (глутамат-оксалацетаттрансаминаза), PGM (фосфоглюкомутаза), EST-f (эстераза). Параметры полиморфизма и генети-

ческие дистанции Nei (Nei, 1978,  $DN_{78}$ ) между локальными популяциями вычислены на базе пакета программ BIOSYS (Swofford, Selander, 1981). Градиенты генетических дистанций определены как их отношения к расстояниям между смежными популяциями (в км), а генотаксономический ранг популяций – на основе геносистематической шкалы авторов (Санников, Петрова, 2012).

Градиенты морфофенотипической структуры 27 количественных и качественных признаков генеративной (макро- и микростробилов, семян и пыльцы) и вегетативной сферы (хвои, корней), а также 15 анатомических параметров хвои взрослых деревьев в смежных природных популяциях сосны на суходоле и болоте изучены общепринятыми методами (Петрова, Санников, 1996; Санников, Петрова, 2003; Черепанова, 2013).

Детальный анализ динамики 12 параметров численности, роста и морфогенеза, а также морфофенотипических признаков сеянцев сосны потомства  $F_1$  двух суходольных и двух смежных болотных популяций (50 деревьев в каждой) проведен в течение 22 лет в посевах полусибов на тщательно выравненном экофоне песчаной почвы в типе леса «сосняк бруснично-чернично-зеленомошный» (Петрова, 1987; Петрова, Санников, 1996; Petrova, 2001; Санников, Петрова, 2003).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

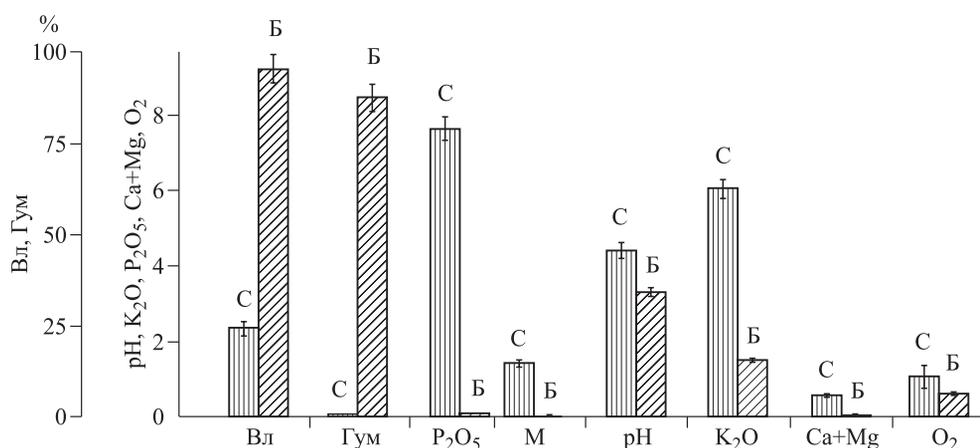
**Градиенты среды суходолов и болот.** Стационарные исследования в подзоне предлесостепи Западной Сибири не выявили экологически

значимых различий между суходолом и болотом в параметрах гидротермического режима воздуха (Петрова, Санников, 1996), но в то же время установлены фундаментальные (на порядок величин) различия режимов всех главнейших факторов среды корнеобитаемого слоя почвы. На суходоле почва представлена оптимально увлажненным и аэрированным песчаным (чисто минеральным) субстратом, а на верховом болоте – крайне влажным кислым и анаэробным торфяным (чисто органическим), крайне бедным элементами минерального питания. Актуальная кислотность в торфяном субстрате болота на порядок выше (рН 3.3), содержание  $P_2O_5$  в десятки раз, а  $K_2O$  и  $Ca + Mg$  – в несколько раз ниже, чем в почве суходола (рис. 2).

Кроме того, содержание кислорода в лизиметрических водах болотной кочки (на глубине 25–30 см) в июне оказалось на 40 % ниже, чем на той же глубине на суходоле (Санников и др., 2010; Черепанова, 2013).

Экологический минимум для начала роста корней сосны (+5 °С) весной на верховом болоте в подзоне предлесостепи наступает на 10–19 дней позднее, температура торфяного субстрата в период пыления–цветения сосны на 8–15, а на переходном болоте на 3–5 °С ниже, чем почвы на суходоле. Термические градиенты почвенной среды суходолов и верховых болот в южной и средней тайге – соответственно +6...+8 °С и +3...+5 °С (Санников, Петрова, 2003; Черепанова, 2013).

В целом физико-химические и гидротермические факторы среды популяций сосны обыкновенной на суходоле и смежном болоте почти «диаметрально противоположны», что может



**Рис. 2.** Физические и химические параметры почвенной среды популяций *P. sylvestris* на суходолах (С) и болотах (Б) в Западной Сибири. Влаж – влажность, % по объему; Гум – гумус, %;  $P_2O_5$  – мг/100 г; М – объемная масса субстрата, г/см³;  $K_2O$  – мг/100 г; Ca+Mg – моль/100 г;  $O_2$  – общий кислород, мг/л.

быть одним из важных факторов действия дивергентного (дивергентного) отбора между ними (Петрова и др., 2013).

**Репродуктивная фенологическая изоляция популяций.** Многолетними стационарными наблюдениями в Припышминских борах предлесостепи Западной Сибири установлена стабильная степень асинхронности фенофаз пыления и рецепции деревьев и, как следствие, репродуктивной фенологической изоляции смежных популяций сосны (85–100 %, в среднем 94.5 %) между суходолом и верховым болотом, в меньшей мере между суходолом и переходным болотом (51–73 %) (Петрова, Санников, 1996). Вероятно, она обусловлена, прежде всего, эдафотермическими градиентами, описанными выше. В то же время в пределах одного экорегиона (лесного массива) сроки прохождения фенофаз пыления и рецепции деревьев в суходольных ценопопуляциях сосны, с одной стороны, и на верховых болотах – с другой, различаются не более чем на 1–2 дня (т. е. репродуктивная изоляция между ними почти отсутствует) (рис. 3).

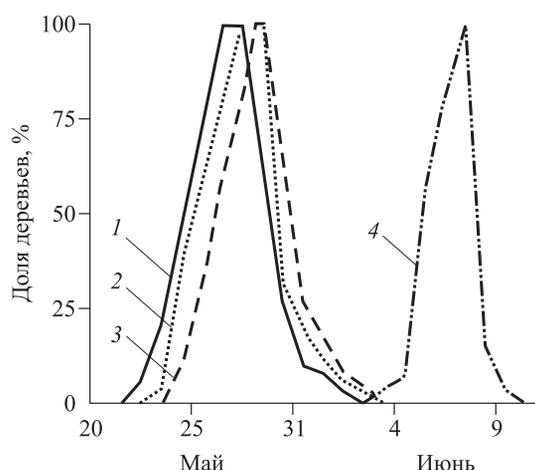
Экофенологические исследования, проведенные нами в различных подзонах Западной Сибири и Русской равнины (см. рис. 1), выявили закономерные климатически обусловленные различия и географические тренды в сроках прохождения генеративных фенофаз и фенологической репродуктивной изоляции суходольных и болотных популяций сосны (рис. 4).

В обеих странах степень репродуктивной изоляции популяций сосны в парах суходол–

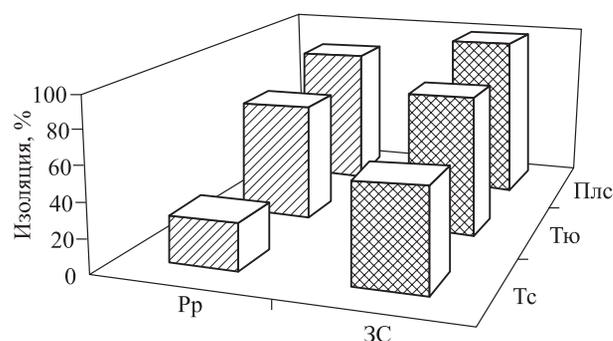
верховое болото клинально возрастает в направлении с севера на юг – с 29–32 % в средней тайге до 92–100 % в предлесостепи. В то же время наблюдается и общая «евроазиатская» тенденция градиентов изоляции с северо-запада на юго-восток, коррелирующая с трендом континентальности климата.

**Генетическая дифференциация популяций.** Аллозимный анализ шести пар популяций сосны на «эталонном» Самохваловском верховом болоте (типа «западно-сибирский ярм») и окружающих суходолах на расстоянии до 300 м от него в подзоне предлесостепи показал, что генетическая дистанция Неи ( $N_{ei}$ , 1978,  $DN_{78}$ ) между ними в среднем составляет  $0.010 \pm 0.001$ , что по нашей геносистематической шкале (Санников, Петрова, 2012) соответствует рангу среднеподразделенной локальной популяции. В то же время между смежными субпопуляциями, расположенными на расстоянии до 1–2 км друг от друга в пределах окружающих суходолов,  $DN_{78}$  в среднем составляет лишь 0.001 в предлесостепи и близка к нулю в северной тайге (Санников, Петрова, 2003). На верховых болотах она несколько больше, но все же достоверно меньше, чем между смежными суходолами и болотами.

**Градиенты генетических дистанций (ГГД)** на трансекте через суходола и болото в зоне экотона в 3–5 раз больше, чем в пределах суходола или болота (Петрова и др., 2013). При этом параметр потока генов ( $N_{em}$ ), отражающий число генов, которыми обмениваются суходоль–



**Рис. 3.** Различия в динамике и сроках фенофаз пыления деревьев в смежных типах биогеоценозов сосновых лесов подзоны предлесостепи Западной Сибири. Сосняки: 1 – лишайниковый; 2 – бруснично-зеленомошный; 3 – чернично-зеленомошный; 4 – кассандрово-багульниково-сфагновый.



**Рис. 4.** Географические тренды фенологической репродуктивной изоляции смежных ценопопуляций *P. sylvestris* на суходолах и верховых болотах в Западной Сибири (ЗС) и на Русской равнине (Рр). Здесь и на рис. 6: Тс – тайга северная, Тю – тайга южная, Плс – предлесостепь.

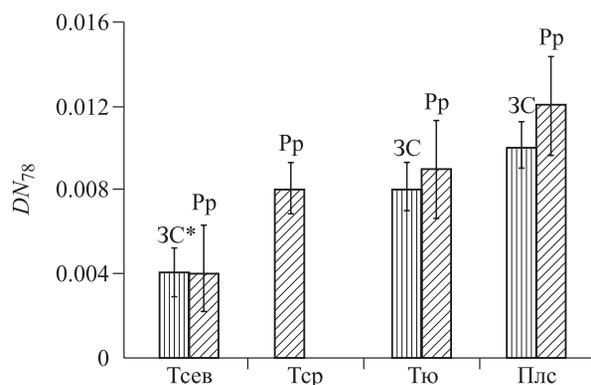


**Рис. 5.** Резкая граница (эктон) между популяциями *P. sylvestris* на суходоле (справа) и верховом болоте (слева).

ные и болотные популяции в течение одного поколения (Slatkin, 1985), в 30 раз меньше, чем таковой между суходольными и болотными суб-популяциями.

Палеоботанические исследования на Самохваловском болоте (Панова и др., 1996; Петрова и др., 2013) показали, что первичные популяции сосны появились на нем около 7600 лет назад. Таким образом, при среднем здесь генеративном цикле деревьев около 50 лет примерно за 150 поколений жизни *P. sylvestris* на верховом болоте их аллозимная дивергенция от суходольных достигла уровня хорошо подразделенных популяций ( $DN_{78} = 0.010$ ). Это означает существование отчетливо выраженной хорогенетической границы между популяциями сосны обыкновенной на непрерывном ареале шириной всего 20–125 м (рис. 5).

Кариологический анализ выявил различия в положении и числе перетяжек на хромосомах

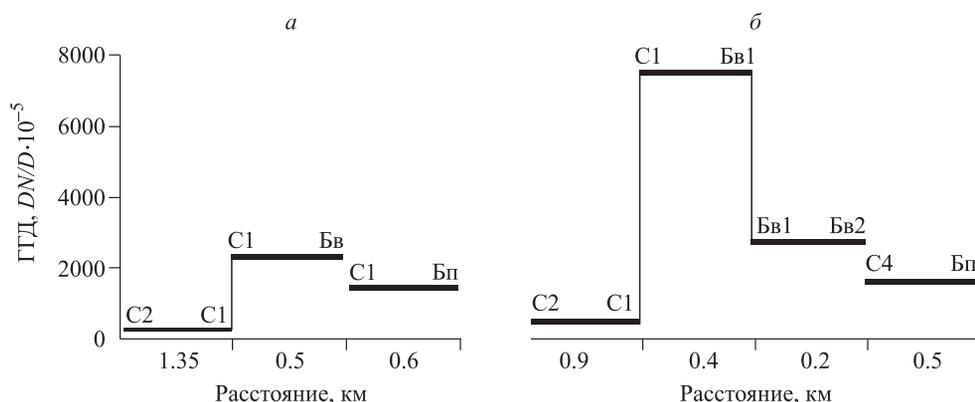


**Рис. 6.** Зональные тренды генетических дистанций ( $DN_{78}$ ) между популяциями *P. sylvestris* на верховых болотах и смежных суходолах в Западной Сибири и на Русской равнине. Тср – средняя тайга. \* – данные В. Л. Семерикова (1992).

у проростков из суходольных и болотных популяций сосны на юго-востоке Западной Сибири (Муратова, Седельникова, 1993).

Результаты масштабного аллозимно-географического анализа в общей сложности 18 пар смежных популяций *P. sylvestris* в различных подзонах лесной зоны Западной Сибири, Русской равнины и Карелии показали, что в достоверной связи ( $R^2 = 0.695$ ;  $p \leq 0.05$ ) с индексом фенологической репродуктивной изоляции генетические дистанции между ними в обеих странах возрастают с 0.003–0.004 в северной тайге до 0.010–0.012 в подзоне предлесостепи (рис. 6).

Между поселениями сосны на суходолах и смежных переходных (мезотрофных) болотах достоверные градиенты генетических дистанций в большинстве случаев не выявляются, но ГГД между ними, например, в предлесостепи и средней тайге Западной Сибири (рис. 7) так-



**Рис. 7.** Градиенты генетической дистанции М. Неи (Nei, 1978,  $DN_{78}$ ) *P. sylvestris* в средней тайге и предлесостепи Западной Сибири: а – средняя тайга, б – предлесостепь. С1 – суходол 1; С2 – суходол 2; С4 – суходол 4; Бв – болото верховое; Бв1 – болото верховое 1; Бв2 – болото верховое 2; Бп – болото переходное.

же в 1.5–2 раза выше, чем между выборками на суходоле. Это можно интерпретировать как начальную стадию генетической дифференциации популяций.

**Фенотипическая дифференциация.** Сравнительный анализ комплекса наиболее информативных (наследуемых) морфофенотипических признаков природных материнских дендроценозов и их потомств в 18–22-летних посевах на тщательно выравненном экофоне песчаной почвы суходола также показал достоверную дифференциацию популяций между сеянцами с суходола, с одной стороны, и с верхового болота – с другой. С помощью методов многомерного анализа кроме общеизвестных различий в дендрометрических признаках общего морфологического габитуса и роста (бонитета) суходольных и болотных древостоев показана высоко достоверная разница в параметрах цвета микростробилов, зрелых шишек, морфоанатомических признаков хвои (Петрова, Санников, 1996; Санников, Петрова, 2003; Черепанова, 2013), продукции и фертильности семян и пыльцы. Аналогичные фенотипические градиенты показаны в исследованиях на Русской равнине (Абагурова, 1981; Хромова, 1984) и на востоке Западной Сибири (Седельникова, 1995).

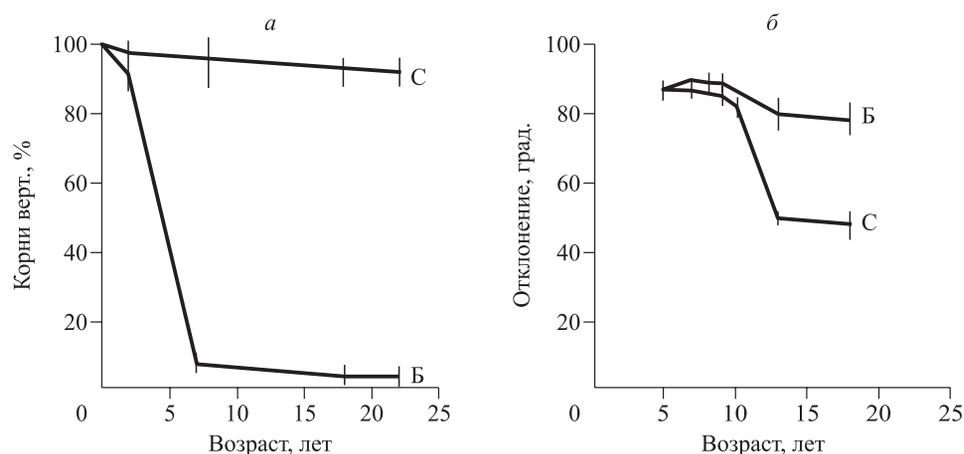
В посевах 200 полусибов на выравненном экофоне песчаной почвы суходола выявлены резкие различия в динамике всхожести семян, выживании, численности, росте и морфогенезе, анатомических параметрах потомства полусибов ( $F_1$ ) вплоть до 18–22-летнего возраста. Внешне наиболее выражены, вероятно, генетически фиксированные различия, установленные

в морфогенезе корней и кроны сеянцев. На 18-й год их жизни лишь у 4 % болотных сосен сохранился слабо развитый вертикальный корень, у 84 % особей был строго горизонтальный (или даже постепенно приподнимающийся к поверхности почвы) латеральный (рис. 8, а), а у 12 % – промежуточный тип корней.

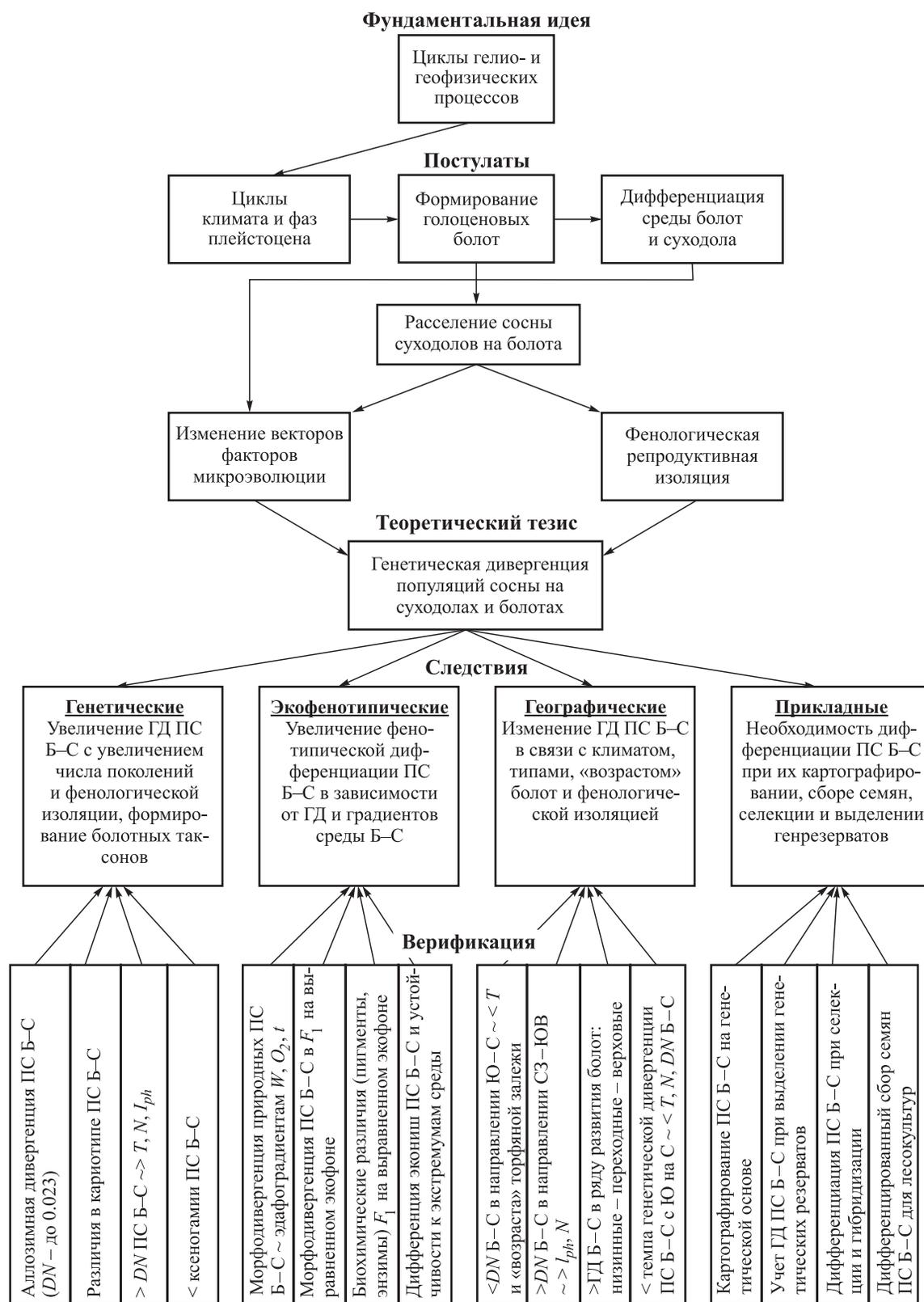
В то же время у 92 % особей с суходола был отчетливо выраженный вертикальный корень, а только у 2 % – латеральные корни. Таким образом, сформировался характерный для дизруптивного отбора симметрично альтернативный тип распределения частот фенотипов корней деревьев (Петрова и др., 2013).

Не менее отчетливые отличия потомства болотных популяций сосны от суходольных обнаружены и в форме кроны сеянцев, а именно в углах отхождения от ствола латеральных ветвей I порядка, которые достоверно больше, чем у суходольной (рис. 8, б). В целом можно предположить, что резко выраженная фенотипическая и генетическая дивергенция популяций *P. sylvestris* на верховом болоте от материнской на суходоле – следствие редкого сочетания и кумулятивного эффекта их почти полной репродуктивной изоляции и дизруптивного отбора в голоцене в условиях экстремально контрастных экотопов.

На основе синтеза результатов междисциплинарных исследований, а также литературных данных по проблеме разработан эскиз гипотетико-дедуктивной теории дивергенции болотных популяций сосны обыкновенной от смежных суходольных (Санников, Петрова, 2010; рис. 9). Фундаментальной идеей теории является ци-



**Рис. 8.** Возрастная дивергенция фенотипов вертикально-стержневых корней (а) и угла отклонения главных латеральных ветвей от оси ствола (б) в посевах потомств ( $F_1$ ) суходольной (С) и болотной (Б) популяций *P. sylvestris* на выравненном эдафоэкофоне песчаной почвы суходола («сосняк бруснично-чернично-зеленомошный») в предлесостепи Западной Сибири. Вертикальные линии – ошибки средних величин.



**Рис. 9.** Логическая схема гипотетико-дедуктивной теории генетической дивергенции популяций *P. sylvestris* на суходолах и смежных верховых болотах в голоцене.

Шифры: ПС – популяции сосны обыкновенной; Б-С – болото – суходол; ГД – генетическая дифференциация;  $DN$  – генетическая дистанция Неи (Nei, 1978);  $T$  – время существования болотных популяций;  $N$  – число поколений;  $I_{ph}$  – индекс фенологической репродуктивной изоляции популяций, %;  $W$  – влажность почвы, %;  $O_2$  – содержание кислорода в почвенной влаге, г/мл;  $t$  – температура почвы в ризосфере деревьев, °C;  $F_1$  – потомство в первом поколении; С, Ю, З, В – страны света;  $<$  – уменьшение;  $>$  – увеличение;  $\sim$  – тренд пропорциональности.

кличность гелио- и геофизических процессов, производными постулатами – циклы климата, формирования болот и дифференциации их среды от суходолов в голоцене, а логическими следствиями – расселение на них популяций *P. sylvestris*, их репродуктивная изоляция и эффективный дизруптивный отбор в сочетании с другими факторами микроэволюции. Основной теоретический вывод: в голоцене вследствие совместного действия факторов микроэволюции произошла генетическая и фенотипическая дивергенция популяций сосны на болотах от суходольных. Степень ее зависит от подзоны, типа и «возраста» болот, степени дифференциации их среды от суходольной, репродуктивной фенологической изоляции популяций, а также числа их поколений. Основные генетические, фенотипические и биогеографические следствия теории верифицированы известными фактами и связями (Санников и др., 2012).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В итоге многолетних масштабных сравнительных эколого-географических исследований аллозимной и фенотипической структуры популяций *P. sylvestris* на суходолах и смежных болотах изучены и теоретически обобщены основные закономерности их микроэволюционной феногенетической дивергенции в различных подзонах Западной Сибири и Русской равнины. Выявлены достоверные градиенты и географические тренды их среды, репродуктивной фенологической изоляции и аллозимно-генетической дифференциации. Впервые установлена резко выраженная генетическая граница между популяциями сосны на суходолах и верховых болотах на юге лесной зоны и менее отчетливые градиенты на переходных болотах, а также в средней и северной тайге.

Актуальными направлениями дальнейших исследований по данной проблеме являются проверка предложенной теории дивергенции и обоснование генотаксономического статуса болотных популяций, разработка методов их картографирования и использования результатов в лесном семеноводстве, селекции и гибридизации.

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатурова Г. А. Внутрипопуляционный полиморфизм как способ выживания сосны обыкновенной в экстремальных условиях // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, 1981. С. 5–6.
- Аболин Р. И. Болотные формы сосны *Pinus sylvestris* L. // Тр. ботан. музея Академии наук. 1915. Вып. 14. С. 62–81.
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 187 с.
- Кобранов Н. П. К вопросу о происхождении болотной сосны // Изв. лесн. ин-та. 1912. № 23. С. 79–156.
- Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1997. 257 с.
- Муратова Е. Н., Седельникова Т. С. Кариологические исследования болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Экология. 1993. № 6. С. 41–50.
- Панова Н. К., Маковский В. И., Хижняк В. А. Динамика растительности предлесостепного Зауралья в голоцене // Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье. Екатеринбург, 1996. С. 94–101.
- Петрова И. В. Гипотеза генетической девиации болотных поселений сосны обыкновенной в голоцене // Сб. тр. V съезда Всесоюз. об-ва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. М., 1987. С. 132.
- Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 1996. 159 с.
- Петрова И. В., Санников С. Н., Черепанова О. Е., Санникова Н. С. Репродуктивная изоляция и дизруптивный отбор как факторы генетической дивергенции популяций *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2013. № 4. С. 268–274.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная: изменчивость, внутрипопуляционная систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 161 с.
- Санников С. Н. Принципы построения рядов климатически замещающих типов леса // Экология. 1974. № 1. С. 5–12.
- Санников С. Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.
- Санников С. Н. Принципы построения рядов ординации географически замещающих топоэкологически аналогичных типов леса // Генетическая типология, динамика и география лесов России. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. С. 172–177.

- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Очерк теории генетической дивергенции суходольных и болотных популяций *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2010. № 5. С. 352–356.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Филогенгеография и генотаксономия популяций вида *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2012. № 4. С. 252–260.
- Санников С. Н., Санникова Н. С., Гришина И. В. Популяционная структура сосны обыкновенной в Зауралье // Лесоведение. 1976. № 1. С. 76–81.
- Санников С. Н., Санникова Н. С., Петрова И. В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 272 с.
- Санников С. Н., Черепанова О. Е., Ефремова Т. Т., Петрова И. В. Градиенты среды смежных суходольных и болотных популяций *P. sylvestris* L. // Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. С. 74–83.
- Седельникова Т. С. Особенности генеративных органов и кариотип сосны обыкновенной в экосистемах лесных болот и суходолов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1995. 26 с.
- Семериков В. Л. Дифференциация сосны по аллозимным локусам: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т общ. генетики РАН, 1992. 20 с.
- Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 614 с.
- Хромова Л. В. Фенологическая изоляция // Особенности формирования популяции сосны обыкновенной. М., 1984. С. 59–60.
- Черепанова О. Е. Эколого-географическая дифференциация фенотипической и генетической структуры суходольных и смежных болотных популяций *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae) в Западной Сибири и Среднем Зауралье: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2013. 26 с.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. V. 89. P. 583–590.
- Petrova I. V. Isolation and differentiation of the Scotch pine populations by way of example of the central and eastern parts of Northern Eurasia // Dynamics of natural and man-conditioned forest ecosystems. Yekaterinburg, 2001. P. 48–61.
- Slatkin M. Gene flow in natural populations // Ann. Rev. Ecol. Stud. 1985. V. 16. P. 393–430.
- Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematic // Heredity. 1981. V. 72. P. 281–283.

## REPRODUCTIVE ISOLATION AND GENETIC DIFFERENTIATION OF DRY LAND AND BOG POPULATIONS OF *Pinus sylvestris* L. IN WESTERN SIBERIA AND RUSSIAN PLAIN

I. V. Petrova, S. N. Sannikov, O. E. Cherepanova

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

E-mail: irina.petrova@botgard.uran.ru, sannikovanelly@mail.ru, botgarden.olga@gmail.com

The results of large-scale interdisciplinary ecological and geographical researches (1973–2015 years), environmental gradients, reproductive isolation, genetic and phenotypic differentiation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations of the dry lands and the adjacent bogs in Western Siberia and the Russian Plain have been generalized. The strong regime gradients of the physical, chemical, and especially hydrothermal factors of the pine populations edafotope on dry lands and adjacent high bogs in the sub-forest-steppe, in the middle and northern taiga (in a less degree) of Western Siberia have been revealed. The stable reproductive isolation of populations on the high bogs and (to a lesser extent) on the transitional bogs from the dry land ones, which is determined by a later dates of the peat substrate heating, a differences in the phases of pollination-“flowering” (reception) of trees, and its increase in the general direction from the northwest to the southeast of the Russian Plain and the Western Siberia, has been determined. The significant genetic distances Nei (1978) and their gradients (bounds) between the dry land and adjacent bog populations in the south of forest zone (at the local population level), and lower gradients in the northern taiga subzones, as well as in transitional bogs have been found. For the first time the clear boundary between populations of *P. sylvestris* L. on the dry land and adjacent high bog (in the continuous areal) has been determined as a result of stationary palaeobotanical, ecological, phenological, morphological-anatomical-phenotypic and allozyme studies. An outline of hypothetical-deductive theory of genetic divergence of bog *P. sylvestris* populations from dry land ones in Holocene under the influence of the disruptive selection and the other factors of microevolution, which is proceed in the conditions of strongly contrasting environment and reproductive isolation has been substantiated through the generalization of research results and literature data.

**Keywords:** *Pinus sylvestris* L., population, dry land, bog, environmental factors, allozyme analysis.

**How to cite:** Petrova I. V., Sannikov S. N., Cherepanova O. E. Reproductive isolation and genetic differentiation of dry land and bog populations of *Pinus sylvestris* L. in Western Siberia and Russian Plain // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2017. N. 4: 28–37 (in Russian with English abstract).