

ЛЕСОВЕДЕНИЕ И ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

П. П. Попов

О СХОДСТВЕ В ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Проведен корреляционный анализ географической изменчивости признаков в естественных популяциях и их семенном потомстве сосны (обыкновенной) и ели (европейской, сибирской). Установлен высокий уровень корреляции по большинству признаков, указывающий на большое сходство в их географической изменчивости. Сделан вывод о необходимости анализа изменчивости признаков на фоне популяционной дифференциации видов.

Географическая изменчивость многих живых организмов известна давно. Она обусловлена различиями среды обитания на планете, в которых реализуются их генетические параметры в процессах естественного отбора и формирования популяций. Мир живых организмов весьма разнообразен [Грант, 1980]. Каждой их группе присущи свои особенности в изменчивости. Поэтому здесь рассматривается вопрос о сходстве в географической изменчивости признаков только древесных растений на примере сосны и ели в лесной зоне Евразии. Одним из побудительных мотивов данной работы является недостаточная, или даже неверная интерпретация материалов исследований, нередко встречающаяся в публикациях. Кроме того, ясное представление о сходстве в географической изменчивости признаков приводит к выводу о формировании популяций [Айала, 1984; Яблоков, 1987] и их групп в виде корреляционных систем, образующих различные таксоны, рассматриваемые формальной систематикой.

Исходным материалом являются результаты многолетних исследований популяций ели на обширных пространствах Восточной Европы, Урала, Западной Сибири [Попов, 1983, 1999], а также данные по географическим культурам ели [Уварова и др., 1984; Шутяев, 1995], по географической изменчивости массы 1000 семян сосны обыкновенной [Ростовцев, 1974] и географическим культурам сосны в Московской области [Ростовцев, 1981]. Основной методический прием в обработке материалов — корреляционный анализ по программе, составленной С. Н. Гашевым [1998]. Сходство в географической изменчивости признаков оценивалось по корреляционному отношению и коэффициенту корреляции [Попов, 1999]. Поэтому термины “географическая корреляция” и “связь” здесь следует понимать не в смысле морфогенетической корреляции и связи признаков, а только как степень сходства в их географической изменчивости.

Живые организмы, в том числе и растения, представляют собой системы функционально и структурно связанных признаков. С изменением параметра одного из них изменяются и другие, естественно, в разной степени. Исходя из этого, можно говорить лишь о сходстве в географической изменчивости признаков, но не о параллелизме. Основная модель географической изменчивости растений обусловлена явлением фотопериодизма, т. е. с севера на юг или с юга на север [Спурр, Барнес, 1984]. У растений с широким ареалом наблюдается изменчивость и в долготном направлении, но выражена она слабее. Например, средняя многолетняя (по урожаям ряда лет) масса 1000 семян (или абсолютная масса семян — АМС) сосны обыкновенной, по материалам С. А. Ростовцева [1974], во многом зависит от географического месторасположения насаждений (фитоценозов):

	Градус с. ш. и АМС	Градус в. д. и АМС
$\eta \pm S\eta$	0,875± 0,0596	0,516± 0,1055
$R \pm S_r$	-0,864± 0,0620	-0,232± 0,1197
$\eta^2 - R^2$	0,019	0,212

Почти то же получается и при обработке опубликованных материалов А. А. Молчанова [1967]. Отсюда видно, насколько теснее связь признака (АМС) с географической широтой, чем с долготой. Причем связь с первой имеет прямолинейный характер, а со второй достоверно отличается от прямолинейной. Уравнение прямолинейной регрессии АМС с градусом северной широты расположения популяций сосны обыкновенной имеет вид: $Y = 15,72 - 0,16X$, где Y — средняя масса 1000 семян, X — градус северной широты. Ошибка уравнения составляет 0,086. Это уравнение отражает общий характер географического изменения признака; расчет по нему величины АМС может дать лишь ориентировочный ее показатель на широте от 47 до 63°.

Показатели АМС сосны обыкновенной характеризуются сравнительно невысокой географической изменчивостью (табл. 1), потому что в использованных для расчетов материалах С. А. Ростовцева [1974] нет крайних северных вариантов популяций. Кроме того, при обработке исключили данные для Грузии (последний из 69 районов), поскольку величина АМС здесь намного превышает самые большие значения признака на остальной части анализируемой территории (от западных границ СССР до Оренбургской области на востоке) и является артефактом. Средняя многолетняя АМС (условный показатель 1) составляет 6,5 г. Максимальное (среднее для района) значение (8,21 г) превышает минимальное (4,98 г) в 1,65 раза при коэффициенте вариации, равном 11 %. Медиана (6,345 г) близка к среднему значению и указывает на то, что вариация признака сильно не отличается от нормального распределения. Показатели асимметрии и эксцесса также не достигают достоверности в отклонении. Изменчивость средней АМС за отдельные годы (показатели 2а и 2б) такая же, как и средних многолетних. Заметно выше она по отдельным партиям (показатели 3а и 3б), особенно по величине минимального значения. Характер географической изменчивости всех анализируемых показателей АМС существенно не отличается от нормального распределения.

Таблица 1

**Географическая изменчивость абсолютной массы семян (АМС)
сосны обыкновенной
(Расчет по материалам С. А. Ростовцева [1974])**

№ признака	Показатели	Статистические показатели			
		Limit	$X \pm S_x$	C_v	Med
1	Средняя многолетняя АМС	4,98–8,21	6,50± 0,088	11	6,345
	Колебания средней АМС за отдельные годы:				
2а	от	4,77–7,72	6,10± 0,087	11	6,050
2б	до	5,02–9,34	7,11± 0,120	13	7,050
	Предельная АМС по отдельным партиям:				
3а	минимум	2,75–6,62	4,72± 0,098	17	4,635
3б	максимум	6,10– 10,54	8,53± 0,121	12	8,320

Примечание. Limit — крайние варианты показателей, $X \pm S_x$ — среднее значение и его ошибка, C_v — коэффициент вариации (%), Med — медиана.

О сходстве в географической изменчивости показателей АМС сосны обыкновенной дают представление коэффициенты в табл. 2, рассчитанные по тем же исходным данным, что и в табл. 1. Тесная связь оказывается между показателями 2а и 2б. Корреляционное отношение и коэффициент корреляции здесь близок к 0,9. Между показателями 1 и 2а, 1 и 2б эти

коэффициенты равны 0,94 и 0,96–0,97. Естественно, что корреляция между показателями 3а и 3б значительно ниже, хотя и достоверна; меньше она и между показателями 1 и 3а.

Таблица 2

**Корреляция показателей АМС сосны обыкновенной
в географической изменчивости
(Расчет по материалам С. А. Ростовцева [1974])**

Показатели корреляции	Номера коррелирующих признаков АМС из табл. 1				
	2а и 2б	3а и 3б	1 и 2а	1 и 2б	1 и 3а
$\eta \pm S\eta$	0,90± 0,059	0,42± 0,112	0,94± 0,044	0,97± 0,033	0,56± 0,102
$R \pm S_r$	0,90± 0,059	0,24± 0,120	0,94± 0,045	0,96± 0,037	0,50± 0,106
$\eta^2 - R^2$	0,001	0,121	0,003	0,015	0,058

Таким образом, географическая изменчивость средней многолетней АМС имеет значительное и вполне достоверное сходство с таковой и другими показателями признака (АМС). Оно оказывается довольно высоким даже между средней многолетней АМС и абсолютной массой семян, использованных для закладки географических культур сосны обыкновенной в Московской области: $\eta = 0,759 \pm 0,1071$; $R = 0,742 \pm 0,1102$. То есть имеется связь между средней многолетней АМС и АМС в любом году. Корреляция показателей АМС сосны обыкновенной в географической изменчивости значительная или даже высокая и прямолинейная. Основной вектор изменения признака направлен с севера на юг (или с юга на север). Географическая изменчивость средней многолетней АМС сосны обыкновенной в целом согласуется с результатами исследований В. А. Черепнина [1995].

На основе имеющихся данных можно отметить, что средняя многолетняя масса 1000 семян сосны обыкновенной в восточноевропейской части ареала равна на широте 47–48° — 8(7,5–8,4), 49–53° — 7(6,6–7,4), 54–59° — 6(5,5–6,4), 60–63° — 5(4,5–5,4) г. Отсюда видно, что наибольшую территорию (6° по широте) занимают популяции с АМС, равной 6 г. Этот показатель и является близким к среднему значению признака. Следует иметь в виду, что здесь анализируется абсолютная масса смешанных семян производственной заготовки со всеми вытекающими отсюда условиями. Интереснее были бы данные по одному семенному (высокоурожайному) году, но на фоне индивидуальной (по деревьям) изменчивости. Пока таковых данных нет, потому что получить их гораздо сложнее.

В табл. 3 приведены данные по изменчивости некоторых признаков в географических культурах сосны обыкновенной в Московской области. Показатель АМС (условный признак 1) изменчив в такой же степени, как и средняя многолетняя АМС. Коэффициент вариации высоты 56 потомств в 2-летнем возрасте (признак 2) составляет около 18 %, средней длины хвои на главном побеге сеянцев (признак 3) — 12, высоты потомств в 12-летнем возрасте (признак 4) — 14 %. Медиана во всех случаях близка к средним значениям признаков.

Таблица 3

**Географическая изменчивость АМС сосны обыкновенной
и культур из них в Московской области
(Расчет по материалам С. А. Ростовцева [1981])**

№	Признаки	Статистические показатели			
		Limit	$X \pm S_x$	C_v	Med
1	Абсолютная масса семян, г	4,25–8,34	6,0 \pm 0,10	12	6,0
2	Высота 2-летних потомств, см	4,4–11,5	8,4 \pm 0,20	18	8,4
3	Длина хвои, мм	5,3–9,8	7,7 \pm 0,13	13	7,6
4	Высота 12-летних потомств, см	241–439	357 \pm 7,07	14	359

Географическая корреляция этих признаков характеризуется показателями, приведенными в табл. 4. Корреляционное отношение и коэффициент корреляции во всех случаях достоверны. Между признаками 1 и 2, 2 и 3 связь прямолинейная, в остальных случаях она отличается от прямолинейной. В целом сходство в географической изменчивости признаков в семенном потомстве популяций (географических происхождений) сосны обыкновенной имеет средний уровень.

Таблица 4

Корреляция показателей АМС и высоты потомств сосны обыкновенной в географических культурах в Московской области (Расчет по материалам С. А. Ростовцева [1981])

Показатели корреляции	Номера коррелирующих признаков из табл. 3				
	1 и 2	2 и 3	1 и 4	1 и 3	1 и 4
$\eta \pm S\eta$	0,63 \pm 0,105	0,46 \pm 0,121	0,68 \pm 0,106	0,61 \pm 0,108	0,53 \pm 0,123
$R \pm S_r$	0,55 \pm 0,114	0,35 \pm 0,128	0,29 \pm 0,139	0,45 \pm 0,122	0,30 \pm 0,139
$\eta^2 - R^2$	0,099	0,095	0,383	0,173	0,193

В табл. 5 приведены показатели географической корреляции признаков ели в природных популяциях и их семенном потомстве. Здесь корреляционное отношение находится в пределах 0,6–0,9, чаще — 0,7–0,8; коэффициент корреляции — 0,5–0,9 и 0,6–0,7 соответственно. Связь в большинстве случаев носит прямолинейный характер. Корреляция между средними показателями длины шишек и высотой 2-летних сеянцев (потомств), с одной стороны, средней длиной хвои и числом хвоинок на единице длины главного побега у сеянцев — с другой, а также между показателями формы семенных чешуй [Попов, 1999] и АМС для закладки географических культур из материалов А. М. Шутяева [1995] существенно отличается от прямолинейной. Здесь важно то, что имеется связь, отражающая сходство в географической изменчивости признаков, и она не только достоверна, но и весьма высокого уровня, и это несмотря на большую экологическую лабильность многих из анализируемых признаков. Кроме того, “корреляция” определяется между признаками, в большинстве своем никак не связанными на уровне популяций, а имеющими лишь общее географическое “происхождение”.

Нередко данное явление неправильно интерпретируется. Так, в работе по анализу роста географических культур сосны обыкновенной в Московской области С. А. Ростовцев [1981] пытался выявить связь (не проводя корреляционного анализа) высоты 2-летних потомств со средней длиной хвои на главном побеге, а также связи между другими признаками и пришел к отрицательному выводу, поскольку во всей совокупности наблюдаются различные сочетания этих параметров. Но корреляция как раз имеется (см. табл. 4), хотя только среднего уровня, но достоверная. Другое дело, что такой вывод в принципе не верен. Показатели высоты потомств и

длины хвои просто характеризуются определенным сходством в географической изменчивости. О наличии положительной корреляции роста сеянцев, саженцев и молодых посадок (культур) с длиной хвои имеется достаточно большая литература с вполне убедительными результатами исследований. Этот вопрос следует изучать на уровне индивидуальной, а не географической изменчивости.

Таблица 5

Географическая корреляция морфологических признаков ели в природных популяциях и их семенном потомстве

Коррелирующие признаки	Число пар	$\eta \pm S\eta$	$R \pm S_r$	$\eta^2 - R^2$
Cn – Cp	80	0,967± 0,0288	-0,962± 0,0309	0,001
Cp – H ₂	36	0,620± 0,1346	0,600± 0,1362	0,015
Cn – H ₂	“	0,661± 0,1286	-0,652± 0,1300	0,012
Lc – H ₂	“	0,719± 0,1193	0,531± 0,1453	0,234
Cp – Ln	“	0,754± 0,1125	0,735± 0,1163	0,029
Cn – Ln	“	0,745± 0,1144	-0,719± 0,1192	0,038
Lc – Ln	“	0,787± 0,1057	0,603± 0,1368	0,257
Cp – Nn	“	0,723± 0,1185	-0,702± 0,1222	0,030
Cn – Nn	“	0,762± 0,1110	0,756± 0,1123	0,010
Ln – Nn	“	0,687± 0,1246	-0,505± 0,1480	0,218
H ₂ – Ln	“	0,880± 0,0814	0,855± 0,0888	0,043
H ₂ – Nn	“	0,830± 0,0956	-0,808± 0,1010	0,036
Ln – Nn	“	0,800± 0,1027	-0,763± 0,1108	0,058
Cp – H ₁₅	31	0,754± 0,1220	0,696± 0,1333	0,083
Cn – H ₁₅	“	0,722± 0,1284	-0,675± 0,1370	0,066
Lc – H ₁₅	“	0,835± 0,1023	0,796± 0,1123	0,062
Cp – Ws	“	0,796± 0,1124	0,685± 0,1353	0,165
Cn – Ws	“	0,737± 0,1256	-0,614± 0,1465	0,165
Lc – Ws	“	0,727± 0,1275	0,661± 0,1393	0,091
H ₁₅ – Ws	“	0,604± 0,1480	0,505± 0,1603	0,110
H ₈ – H ₁₅	34	0,751± 0,1168	0,703± 0,1257	0,069
H ₂ – H ₁₅	19	0,886± 0,1126	0,848± 0,1287	0,066

Примечание. Cn и Cp — показатели формы семенных чешуй и Lc — длины шишек [Попов, 1999]; H₂ — высота 2-летних потомств популяций в теплице, Ln — длина хвои на главном побеге сеянцев, Nn — число хвоинок на 1 см побега [Попов, 1983]; H₈ — высота 8-летних потомств ели в Ленинградской области [Уварова и др., 1984] и H₁₅ — высота 15-летних тех же потомств в Липецкой области, Ws — масса 1000 семян, использованных для закладки географических культур [Шутяев, 1995].

При исследованиях географической изменчивости какого-либо вида растения часто анализируют один (иногда несколько) признак и делают соответствующие выводы только относительно его, но любой признак связан с изменением и других. Поэтому делать какие-либо выводы о географической изменчивости признака следует не только как такового, но и на фоне популяционной изменчивости вида. На межпопуляционном уровне некоторые морфологические признаки, не имеющие адаптивного или хозяйственно-экономического значения, как правило, “связаны” с последними [Родемер, Шенбах, 1962; Schmidt-Vogt, 1977; Попов, 1994, 1999] и могут быть указателями лучших для лесоводства “провениенций”.

Итак, в географической изменчивости многих признаков древесных растений, прежде всего имеющих широкий ареал, существует большое сходство. Оно определяется высоким показателем корреляции. Это позволяет рассматривать выделяемые по немногим признакам популяции и их группы, как сложившиеся в процессе эволюции корреляционные системы надорганизменного (наиндивидуального) уровня.

ЛИТЕРАТУРА

- Айала Ф.* Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир, 1984. 230 с.
- Гашев С. Н.* Статистический анализ для биологов (Пакет программ “STATAN-1996”). Тюмень: ТюмГУ, 1998. 51 с.
- Грант В.* Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
- Молчанов А. А.* География плодоношения главнейших древесных пород. М.: Наука, 1967. 103 с.
- Попов П. П.* Рост сеянцев ели различного географического происхождения // Лесоведение. 1983. № 2. С. 58–65.
- Попов П. П.* Закономерности географической дифференциации популяций ели в семенном потомстве // Западная Сибирь — проблемы развития. Тюмень: ИПОС СО РАН, 1994. С. 147–153.
- Попов П. П.* Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири // Лесоведение. 1999. № 1. С. 68–73.
- Родемер А., Шенбах Г.* Генетика и селекция лесных пород. М.: Сельхозиздат, 1962. 268 с.
- Ростовцев С. А.* Изменчивость веса 1000 семян сосны обыкновенной и его хозяйственное значение. М.: Экспресс-информация ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1974. С. 1–26.
- Ростовцев С. А.* Опыт географических посевов и культур сосны обыкновенной в Московской области. М.: Экспресс-информация Гослесхоза СССР, 1981. С. 1–36.
- Спурр Г. С., Барнес Б. В.* Лесная экология. М.: Лесная пром-сть, 1984. 480 с.
- Уварова Н. И., Филиппова Л. Н., Марисая Г. К.* Рост и сезонное развитие ели в географических культурах // Выращивание и формирование высокопродуктивных насаждений в южной подзоне тайги. Л.: ЛенНИИЛХ, 1984. С. 64–75.
- Черепнин В. А.* Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука, 1980. 182 с.
- Шутяев А. М.* Географические культуры видов ели в Центральном Черноземье // Лесоведение. 1995. № 3. С. 8–17.
- Яблоков А. В.* Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
- Schmidt-Vogt H.* Die Fichte. Bd. 1: Taxonomie. Verbreitung. Morphologie. Ökologie. Waldgesellschaften. Hamburg, Berlin: Paul Parey, 1977. 647 S.

ON SIMILARITY IN GEOGRAPHICAL VARIABILITY
OF FEATURES WITH RESPECT TO WOODY PLANTS

A correlation analysis of geographical variability of features in native populations and their seed posterity has been made, with respect to the pine (Scotch) and the spruce (Norway, Siberian). The results have revealed a high level of correlation in majority of the features which indicates to great similarity in their geographical variability. A conclusion made necessitates analyzing variability of features against analysis of population differentiation of the species.