

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*165.3

**ЭКОЛОГО-ДИССИММЕТРИЧЕСКИЙ И ИЗОФЕРМЕНТНЫЙ АНАЛИЗ
СТРУКТУРЫ МОДЕЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ
ОБЫКНОВЕННОЙ***

© 2011 г. А. М. Голиков

Филиал ФГУ “Российский центр защиты леса” “Центр защиты леса Новгородской области”
173008 Великий Новгород, ул. Большая
С.-Петербургская, 81, корп. 2
E-mail: czlno@lpm.nov.ru
Поступила в редакцию 05.03.2009 г.

С помощью эколого-диссимметрического и изоферментного анализа впервые изучена генетическая структура 65-летних модельных популяций *Pinus sylvestris* (L.), произрастающих в брусничном и черничном типах леса. При этом установлено различное влияние эдафических факторов на взаимосвязь между уровнем гетерозиготности по аллозимным локусам и ростом энантиоморф сосны, что позволяет по-новому оценить роль типов леса и диссимметрического полиморфизма в формообразовательных и генетических процессах, происходящих в популяциях сосны обыкновенной.

Сосна обыкновенная, тип леса, гетерозиготность, диссимметрия, энантиоморфа, популяция, полиморфизм.

Сохранение лесных генетических ресурсов и их эффективное воспроизводство напрямую зависит от познания генетических закономерностей дифференциации природных и искусственных популяций, произрастающих в различных типах леса.

Для изучения внутривидового генетического разнообразия в настоящее время широко и успешно применяется метод изоферментного анализа, позволяющий получить точную информацию о частотах генотипов и параметрах генетической изменчивости. Наиболее важным направлением в изучении полиморфизма по аллозимным локусам является установление влияния экологических факторов на взаимосвязь генетических и морфологических признаков с моно- и полигенным наследованием. В последние годы предпринимаются многочисленные попытки обнаружить у различных видов животных и растений взаимосвязь между изменчивостью численных признаков продуктивности и индивиду-

альной аллозимной гетерозиготностью. Однако исследования показали, что эта связь нерегулярная и непредсказуемая [1, 2, 4].

В раскрытии генетических причин и механизмов формирования и поддержания популяционной генетической структуры видов хвойных особый интерес представляет явление диссимметрии, обусловленное левизной–правизной филлотаксиса. Диссимметрический подход применительно к лесным популяциям ныне становится важнейшей методологической основой изучения формовой структуры популяций, их устойчивости и продуктивности [3, 5, 6, 10, 12, 13, 15]. Установленные закономерности внутривидовой диссимметрической изменчивости у древесных растений имеют большое значение, прежде всего для генетики и селекции [7–9, 11, 15]. Однако исследования, в которых проводился бы сравнительный анализ генетической изменчивости по аллозимным локусам, роста и диссимметрической изменчивости, в частности, у сосны обыкновенной не проводились.

Основной целью работы являлось установление влияния эдафических факторов на взаимосвязь между вышеназванными параметрами.

* Работа поддержана институтом “Росгипролес” в рамках проекта ЛВ-ББ-05/55к “Сохранение генетических ресурсов ели европейской и сосны обыкновенной в Псковской области”.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись две выборки из 65-летних лесных культур сосны обыкновенной, произрастающих в Жижицком лес-ве Псковской обл. (южная подзона хвойно-широколиственных лесов). Первая выборка находится в кв. 76, выд. 14, на площади 5.4 га, состав древостоя 10С, полнота насаждения 1.0, H – 24 м, $D_{1.3}$ – 28 см, класс бонитета – I, запас растущей древесины 614 м³ га⁻¹, тип леса сосняк черничный, почва супесчаная свежее-влажная, эдапот В₂₋₃. Вторая выборка (кв. 12, выд. 5, площадь 21.0 га) имеет следующую лесоводственно-таксационную характеристику: состав древостоя 10С, полнота 0.7, H – 22 м, $D_{1.3}$ – 22 см, класс бонитета I.5, запас 220 м³ га⁻¹, тип леса сосняк брусничный, почва песчаная свежая, эдапот А₂. Важно отметить, что лесные культуры сосны были заложены в 1939 г. 2-летними сеянцами сосны, выращенными из семян местной природной популяции. Изначальная густота посадки лесных культур была одинаковой на всех участках и составляла 11 тыс. экз. га⁻¹, с интервалом в ряду 0.6 м и 1.5 м между рядами.

На момент обследования в 2004 г. численность растущих деревьев сосны в культурах по сравнению с начальной густотой уменьшилась в 13–20 раз. Отпад был естественный, так как рубки ухода на этих участках не проводились. Наибольшее число живых деревьев сосны сохранилось в черничном типе леса – 870 экз. га⁻¹, в брусничном оно составило 550 экз. га⁻¹. В каждой выборке с 50 случайно отобранных деревьев были взяты образцы шишек и побегов. Для электрофоретического анализа изоферментов использованы вегетативные почки; у каждого дерева было изучено 25 аллозимных локусов: Adh-1, Adh-2, Fdh, Fe, Gdh, Got-1, Got-2, Got-3, Idh-1, Lap-1, Lap-2, Mdh-1, Mdh-2, Mdh-3, Pgd-2, Sod-1, Sod-2, Skdh-1, Skdh-2, Pcpa, Pgi-1, Pgi-2, Pgm-1, Pgm-2, Sdh. Данный анализ выполнен в лаборатории популяционной генетики института общей генетики им.

Н.И. Вавилова РАН. Определение левых (L) и правых (D) форм побегов и шишек проводилось по методике А.В. Хохрина [15]. При изучении диссимметрической структуры кроны у каждого дерева обследовалось 30–40 боковых побегов первого порядка ветвления из верхней ее части. Порядок ветвления кроны принят в соответствии со структурной моделью дерева [15]: главный стембель (ствол) имеет нулевой порядок, боковые побеги, развивающиеся на стволе, называются побегами первого порядка ветвления. Наряду с этим у каждого дерева определяли высоту, диаметр, окраску семян и крыла. По окраске семян было выделено две основные группы: темные (черные – 1 балл, темно-серые – 2, темно-коричневые – 3, темно-коричневые пестрые – 4 балла) и светлые (светло-серые – 5 баллов, коричневые – 6, коричнево-пестрые – 7, светло-коричневые – 8 баллов). По окраске крыла выделено три группы: темно-коричневые (1 балл), переходные формы (2 балла) и светло-коричневые (3 балла). Данная бальная система введена для проведения корреляционного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Параметры генетической структуры изученных деревьев сосны из двух модельных популяций, произрастающих в типах леса “сосняк брусничный” и “сосняк черничный”, приведены в табл. 1. Она показывает, что изученные выборки характеризуются практически одинаковыми уровнями генетической изменчивости. Показатели наблюдаемой (H_0) и ожидаемой (H_E) средней гетерозиготности достоверно не различаются ($F_{IS} = +0.025; -0.031$). Это свидетельствует, что выборки генетически однородны, сбалансированы по всем 25 локусам и находятся в гомеостатическом состоянии. Мономорфными в двух выборках оказались локусы Idh-1, Lap-1, Pcpa, Pgm-2, Pgi-1, Sdh, Sod-1, Sod-2.

Таблица 1. Генетическая изменчивость в двух выборках по 25 аллозимным локусам в 65-летних культурах сосны обыкновенной

Выборка	Средний размер выборки на 1 локус	Среднее число аллелей на 1 локус	Доля полиморфных локусов, %	Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта F_{IS}
				наблюдаемая H_0	ожидаемая H_E	
1	49	2.16 (0.23)	68	0.194 (0.040)	0.199 (0.041)	+0.025
2	50	2.20 (0.22)	64	0.198 (0.042)	0.192 (0.040)	-0.031

Примечание. В скобках даны значения стандартных ошибок среднего.

Таблица 2. Влияние типов леса на корреляционную связь между показателями роста энантиоморф сосны и морфогенетическими признаками в 65-летних культурах

Морфогенетические признаки	Тип леса черничный						Тип леса брусничный					
	L		D		L + D		L		D		L + D	
	$D_{1.3}$	H	$D_{1.3}$	H	$D_{1.3}$	H	$D_{1.3}$	H	$D_{1.3}$	H	$D_{1.3}$	H
Индивидуальная гетерозиготность Декстральность	0.31	0.34	-0.28	-0.32	0.06	-0.09	-0.30	-0.17	0.32	0.42	-0.03	0.16
кроны	-0.53	-0.53	0.31	0.34	0.04	0.11	0.05	0.01	0.07	0.12	-0.11	0.01
шишек	-0.19	-0.33	0.15	0.13	0.02	-0.02	0.52	0.48	-0.09	-0.13	0.11	0.10
Окраска												
семян	-0.36	-0.36	-0.61	-0.62	-0.50	-0.50	-0.28	-0.42	0.39	0.33	0.10	0.06
крыла	-0.64	-0.53	-0.14	-0.18	-0.29	-0.25	-0.36	-0.49	0.17	0.31	-0.09	-0.07

Примечание. $D_{1.3}$ – диаметр дерева на высоте 1.3 м, H – высота.

Несмотря на существенные различия в условиях местопроизрастания, сохранности и продуктивности, модельные популяции имели одинаковые генетические параметры. Создается впечатление, что экологические условия местопроизрастания не оказывают никакого влияния на генетическое формирование популяции. Очевидно, что механизм генетического баланса популяций скрыт во внутривидовых процессах, благодаря которым популяции оказываются организованными и устойчивыми биосистемами. Для изучения данного механизма нами были включены те морфологические признаки, которые показали взаимосвязь с адаптивными свойствами генотипа. К таким признакам в первую очередь относятся размеры деревьев, так как продуктивность имеет решающее значение в выживаемости особей. Эволюционная и селективная значимость быстроты роста древесных растений во многих случаях исключительно высока [14]. Кроме того, в модельных популяциях одновозрастность и одинаковая густота посадки с равномерным размещением деревьев создают равные стартовые позиции для реализации генетических возможностей каждой особи. Адаптивно нагруженными признаками также являются диссимметрия филлотаксиса [3, 5, 10, 12, 13, 15, 17] и окраска семян [16].

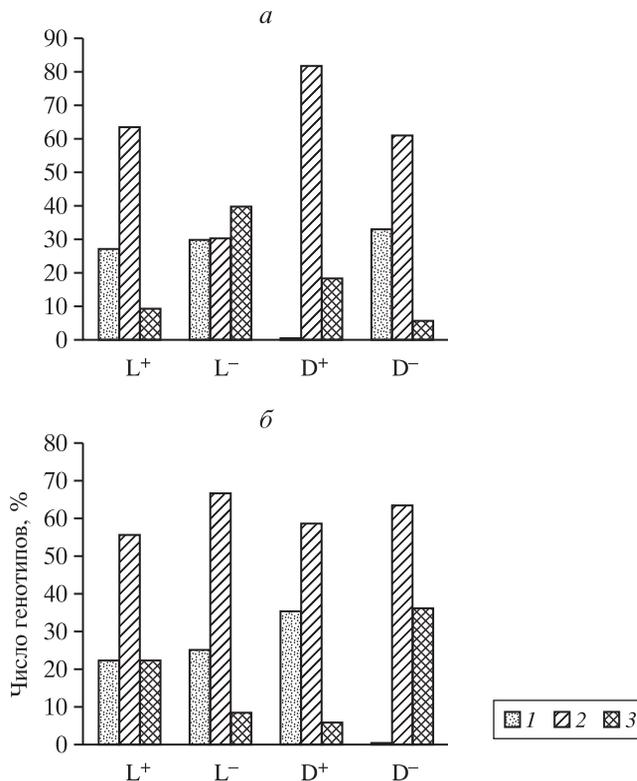
Из многих параметров генетической изменчивости по аллозимным локусам ключевой характеристикой особи и популяции является уровень гетерозиготности [1]. Анализ данных табл. 2 показывает, что на характер связи между индивидуальной гетерозиготностью и показателями роста энантиоморф сосны существенное влияние оказывают условия местопроизрастания. Так, в черничном типе леса у D-энантиоморф проявляется отрицательная связь между уровнем гете-

розиготности и ростом по диаметру ($r = -0.28$) и высоте ($r = -0.32$), а у L-энантиоморф, наоборот, обнаруживается положительная связь ($r = 0.31$ и $r = 0.34$). В брусничном типе леса эта зависимость зеркально обратная: у D-энантиоморф гетерозиготность генома положительно скоррелирована со скоростью роста по диаметру ($r = 0.32$) и высоте ($r = 0.42$), а у L-энантиоморф – отрицательно ($r = -0.30$ и $r = -0.17$). Для совокупной выборки (L + D), независимо от условий произрастания, влияние индивидуальной гетерозиготности на рост деревьев сосны практически нивелируется. Наиболее наглядно эта закономерность выявляется при структурном анализе быстро- и медленно растущих энантиоморф сосны в связи с их уровнем гетерозиготности и условиями произрастания (рисунок). Из-за незначительного числа наблюдений нами в пределах каждой выборки по скорости роста было выделено 2 группы: быстрорастущие (выше среднего значения H и $D_{1.3}$) и медленно растущие (ниже средних показателей H и $D_{1.3}$). Вариационные ряды по индивидуальной гетерозиготности (H_0) разделены на три уровня: 1) низкий (менее $H_0 - \sigma$), 2) средний (в пределах $H_0 \pm \sigma$) и высокий (более $H_0 + \sigma$). Из рисунка видно, что в брусничнике у L⁺-энантиоморф сосны преобладают генотипы с низким (27.3%) и средним (63.6%) уровнями гетерозиготности, тогда как у D⁺-энантиоморф обнаружено явное численное доминирование среднегетерозиготных генотипов (81.8%). При этом полностью отсутствуют деревья с низким уровнем гетерозиготности. У медленно растущих D⁻-энантиоморф, наоборот, обнаружено наибольшее число генотипов с низким (33.3%), а у L⁻-форм – с высоким уровнем гетерозиготности (40.0%). В более влажных условиях произрастания генетическая структура

быстро- и медленнорастущих энантиоморф существенно меняется (рисунок).

Данные табл. 3 показывают достоверность различия по уровню гетерозиготности между быстро-растущими энантиоморфами сосны ($t_d = 2.1-2.3$). При этом обнаружена важная закономерность, характерная для L⁺- и D⁺-энантиоморф: уменьшение геномной гетерозиготности приводит к увеличению гетерогенности на внутривидовом уровне, и наоборот, увеличение внутривидового разнообразия влечет за собой сужение внутривидовой генотипической дифференциации. В брусничнике L⁺-формы сосны, а в черничнике – D⁺-формы имеют наиболее низкие показатели средней гетерозиготности и отличаются повышенной внутривидовой генотипической изменчивостью ($C.V. = 38.9-43.0\%$). Это указывает на то, что у быстро-растущих энантиоморф гомоаллелизм по большинству локусов приводит к более широкой адаптивности. Из рисунка и табл. 3 видно, что типы леса оказали наибольшее влияние на изменчивость генетической структуры D⁺-форм сосны. Быстро-растущие генотипы D⁺-форм сосны в благоприятных для них условиях роста обладали самым низким средним уровнем гетерозиготности ($H_0 = 0.172 \pm 0.016$), а в менее комфортной среде, наоборот, D⁺-формы имели наиболее высокую гетерозиготность ($H_0 = 0.230 \pm 0.011$). Эти различия статистически достоверны ($t_d = 3.0$). Подобная закономерность характерна и для L⁺-форм сосны, но с зеркальным проявлением относительно D⁺-форм и типов леса (табл. 3). Чтобы глубже понять влияние типов леса на формообразовательные и микроэволюционные процессы, происходящие в модельных популяциях сосны, необходимо остановиться на биологических особенностях энантиоморф сосны обыкновенной.

Установлено, что L- и D-энантиоморфы сосны и ели адаптивно неравноценны и существенно различаются по отношению к основополагающим факторам среды: свету, влаге и температуре [3, 5, 13]. При этом левые энантиоморфы отличаются большим светолюбием и ксерофитностью, а правые, наоборот, более требовательны к влаге и обладают большей теневыносливостью и холодостойкостью. Установлена также разнонаправленная реакция энантиоморф сосны и ели на плотность популяции. В условиях внутривидовой конкуренции, обостряющейся при резком повышении густоты посадки, правые энантиоморфы сосны и ели оказались более устойчивыми и превосходили левые по встречаемости и росту [5, 10, 12, 17].



Генетическая структура быстро-растущих (L⁺ и D⁺) и медленно-растущих (L⁻ и D⁻) энантиоморф сосны в связи с уровнем гетерозиготности (1 – низкий, 2 – средний, 3 – высокий) и типами леса (а – брусничник, б – черничник) в 65-летних культурах.

Учитывая адаптивную и конкурентную неравноценность энантиоморф сосны в модельной популяции сосняка черничного, явное селективное преимущество должны иметь D-энантиоморфы. Это превосходство обусловлено двумя факторами: высокой исходной густотой посадки (11 тыс. экз. га⁻¹) и сравнительно более высокой влажностью почвы. В брусничном типе леса L- и D-энантиоморфы сосны испытывают на себе разнонаправленное давление естественного отбора. Высокая исходная плотность популяции создает конкурентные преимущества для D-энантиоморф, а более сухие почвенные условия наиболее благоприятны для роста L-форм сосны. Об этом свидетельствуют данные о численном соотношении L⁺ – и D⁺-энантиоморф в модельных популяциях (табл. 3). В черничнике среди лидеров явно преобладают D⁺-энантиоморфы сосны (65.3%), а в брусничнике L⁺- и D⁺-формы представлены с равной плотностью. Важно указать, что в естественных 90–120 летних популяциях сосны на диссимметрическую структуру плюсовых деревьев существенное влияние оказывают типы леса: в брусничниках доминируют L-формы, а в черничниках – D-формы сосны [5, 7, 11].

Таблица 3. Влияние типов леса на изменчивость уровня гетерозиготности у медленно- и быстрорастущих энантиоморф сосны в 65-летних культурах

Тип роста энантиоморфы	Изучено деревьев, экз.	Статистические показатели гетерозиготности			
		$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	σ	<i>C.V.</i> , %	t_d
Тип леса “сосняк брусничный” (A ₂)					
L ⁺	11	0.174±0.022	0.07489	43.0	2.3*
D ⁺	11	0.230±0.011	0.03516	15.3	
L ⁻	10	0.216±0.033	0.10459	48.4	0.9
D ⁻	18	0.182±0.015	0.06284	34.5	
Итого	50	0.198±0.011	0.07581	38.3	
Тип леса “сосняк черничный” (B ₂₋₃)					
L ⁺	9	0.218±0.025	0.04558	20.9	2.1*
D ⁺	17	0.172±0.016	0.06686	38.9	
L ⁻	12	0.180±0.020	0.07023	39.0	1.8
D ⁻	11	0.225±0.014	0.04602	20.5	
Итого	49	0.194±0.009	0.06620	34.3	

Примечание: \bar{x} – среднееарифметическое значение, $s_{\bar{x}}$ – ошибка среднееарифметического значения, σ – стандартное отклонение, *C.V.* – коэффициент вариации, t_d – фактическое значение критерия вероятности по Стьюденту. * Достоверность различия при вероятности 0.05.

Из приведенных данных следует, что на характер связи между индивидуальной гетерозиготностью энантиоморф сосны и их ростом оказывает воздействие сочетание “генотип–среда”. По-видимому, в основе мощного развития более гомозиготных генотипов L⁺-форм в брусничнике и D⁺-форм в черничнике лежат те гомозиготные локусы, которые в результате длительного естественного отбора вошли в состав коадаптированных блоков генов. Можно предположить, что эти блоки генов и являются основными генетическими радикалами эдафотипов. При этом основу брусничных эдафотипов составляют L⁺-формы, а в черничнике – D⁺-формы сосны, с низким уровнем гетерозиготности. Вместе с тем среди лидеров по росту встречаются энантиоморфы с повышенным уровнем гетерозиготности. Высокая их продуктивность, очевидно, обусловлена аллельным взаимодействием генов с эффектом сверхдоминирования. В черничном типе леса к такой категории относятся L⁺-формы, а в брусничнике – D⁺-формы сосны, у которых проявление гетерозиса по росту обусловлено гетерозиготностью генотипа. Однако повышение генетического разнообразия в геноме за счет увеличения гетерозиготности не всегда переходит в качество. Ряд генотипов с повышенным уровнем гетерозиготности отличается пониженной приспособленностью и ростом. Для понимания этого сложного явления обратимся к другим признакам, сопряженным с адаптивностью и быстротой роста.

Диссимметрия кроны взаимосвязана с адаптивными и продуктивными качествами сосны обыкновенной. Быстрорастущие деревья сосны обладают гомотромным типом ветвления, а медленно-растущие – андотромным [15]. Показано также, что диссимметрия кроны и условия местопрорастания материнских деревьев сосны взаимосвязаны с ростом 17- и 22-летних потомств [7]. Под декстральностью кроны понимается доля правых форм побегов первого порядка ветвления. В черничном типе леса декстральность кроны взаимосвязана с ростом энантиоморф (табл. 2). В брусничнике корреляционная связь между декстральностью кроны и показателями роста энантиоморф оказалась низкой ($r = 0.11 \div 0.12$). Декстральность шишек (доля правых форм шишек) в брусничном типе леса наиболее тесно связана с показателями роста L-энантиоморф сосны ($r = 0.48$ и 0.52). В черничнике, наоборот, у L-форм сосны эта взаимосвязь оказалась отрицательной ($r = -0.19$ и -0.33).

Анализ корреляционных связей показал, что окраска семян и крыла взаимосвязана с ростом энантиоморф сосны (табл. 2). В черничном типе леса L- и D-энантиоморфы сосны с темной окраской семян и крыла отличаются лучшим ростом. Однако наибольшая взаимосвязь между окраской семян и ростом наблюдалась у D-энантиоморф ($r = -0.62$), а окраска крыла более тесно связана с ростом L-энантиоморф ($r = -0.64$ и -0.53). В брусничнике взаимосвязь между окраской семян и

Таблица 4. Изменчивость роста и морфогенетических признаков у энантиморф сосны в 65-летних культурах в связи с окраской семян и типами леса

Энантио-морфа	Окраска семян	Изучено деревьев, экз.	Среднестатистические показатели				
			диаметр $D_{1,3}$, см	высота H , м	гетерозиготность H_0	декстральность	
						кроны	шишек
Сосняк черничный							
L	Светлая	7	25.6±1.9	22.8±0.8	0.177±0.031	0.37±0.11	0.49±0.14
L	Темная	14	29.3±1.1	24.2±0.4	0.200±0.016	0.18±0.05	0.39±0.08
D	Светлая	10	22.2±0.9	21.5±0.5	0.220±0.015	0.71±0.06	0.53±0.09
D	Темная	18	32.1±0.9	25.8±0.4	0.178±0.017	0.83±0.05	0.59±0.05
Сосняк брусничный							
L	Светлая	6	21.2±1.6	21.7±0.7	0.147±0.034	0.15±0.07	0.31±0.14
L	Темная	15	23.5±1.4	22.5±0.3	0.213±0.025	0.40±0.06	0.42±0.06
D	Светлая	13	23.3±1.3	22.8±0.3	0.209±0.015	0.88±0.05	0.51±0.08
D	Темная	16	19.1±1.0	20.2±0.4	0.193±0.016	0.81±0.05	0.65±0.05

ростом энантиморф менее выражена и разнонаправлена: у L-форм сосны она отрицательная ($r = -0.28$ и -0.42), а у D-форм положительная ($r = 0.39$ и 0.33). Данные различия обусловлены неодинаковой адаптивной и конкурентной способностью энантиморф сосны и их комбинированием по окраске семян. Известно, что генотипы сосны с темной окраской семян более приспособлены к влажным местообитаниям, а со светлой окраской – к сухим [16]. Вычисленный коэффициент корреляции между окраской семян и индивидуальной гетерозиготностью у D-энантиморф в черничнике составил 0.52. Это свидетельствует, что чем светлее семена у D-форм сосны, тем выше уровень гетерозиготности. У L-форм данная связь оказалась очень низкой и отрицательной ($r = -0.09$). В брусничном типе леса обнаружена обратная зависимость: чем светлее семена у L-форм сосны, тем ниже уровень гетерозиготности. Об этом свидетельствуют и данные, представленные в табл. 4: самым низким средним уровнем гетерозиготности (0.147 ± 0.034) обладают L-энантиморфы со светлой окраской семян, тогда как наиболее высокий уровень гетерозиготности (0.220 ± 0.015) обнаружен в черничнике у D-энантиморф со светлой окраской семян. Данные табл. 4 показывают, что в черничном типе леса D-формы с темной окраской семян отличаются наиболее быстрым ростом. Превосходство этой формы над другими составило по диаметру 9.6–44.6%, по высоте 6.6–20.0%. Достоверные различия по росту установлены между темносеменными D-формами сосны и энантиморфами

со светлой окраской семян ($I_a = 3.1-7.8$). Быстрорастущие D-энантиморфы сосны отличаются также низким уровнем гетерозиготности и более высокими значениями по декстральности кроны и шишек (табл. 4). Очевидно, что сопряженность двух признаков – правого филлотаксиса ствола и темной окраски семян – наиболее благоприятно сказывается на росте сосны в более влажных типах леса. Иная закономерность по росту у форм сосны с различной окраской семян наблюдается в брусничном типе леса. При этом наиболее существенные изменения в ранговом статусе по росту наблюдаются у D-энантиморф: генотипы с темной окраской семян обладают слабым ростом, а со светлыми семенами – более высокой продуктивностью ($t_d = 2.7-5.2$). Важно указать, что в численном отношении в обоих типах леса доминируют D-энантиморфы с темной окраской семян (32.0–36.7%). Вероятно, данные генотипы обладают наиболее высокой конкурентной способностью в популяциях с высокой исходной густотой посадки.

По-видимому, в процессе формирования популяций на взаимосвязь морфологических и генетических признаков энантиморф сосны значительное влияние оказывала внутривидовая конкуренция. Из-за конкурентной разнокачественности энантиморф сосны по мере снижения плотности популяции теснота и направление этих связей в онтогенезе, очевидно, не остаются постоянными. При этом каждая из энантиморф сосны с той или иной окраской семян и крыла имеет адаптивные и конкурентные преимущества,

но в конкретных ценологических и экологических условиях произрастания. Очевидно, что степень селективной значимости того или иного генотипа в “онтогенезе может существенно меняться. Тем не менее полученные данные свидетельствуют об адаптивном значении внутривидовой аллозимной изменчивости энантиоморф. На популяционном уровне, наоборот, аллозимный полиморфизм проявляет себя как селективно нейтральное явление. Подтверждением этому является тот факт, что изученные популяции, несмотря на существенные их различия по условиям местообитания, сохранности и продуктивности, оказались генетически однородны и сбалансированы по всем 25 аллозимным локусам. Генетическое равновесие в каждой популяции поддерживается за счет разнонаправленного отбора в энантиоморфных изопопуляциях гомогетерозиготных генотипов и внутреннего распределения генного разнообразия: его понижение в одной структурной компоненте компенсируется повышением в другой. У быстрорастущих энантиоморф увеличение или уменьшение генного разнообразия в геноме компенсируется, соответственно, уменьшением или увеличением гетерогенности на популяционном уровне. Другой важной биологической особенностью энантиоморф является то, что в разных условиях произрастания у них наблюдаются противоположные по направленности связи между полиморфными генами и адаптивными моногенными и полигенными признаками, а на популяционном уровне эти связи нивелируются. Это обусловлено тем, что энантиоморфы сосны обладают зеркально-противоположными адаптивными свойствами; благодаря этому создается разнообразие возможных путей адаптации популяции и сохраняется общий и постоянный объем генного разнообразия. Следует отметить, что в экологически контрастных и более жестких условиях произрастания по разным причинам возможно нарушение генетического баланса популяций сосны.

Заключение. Полученные данные эколого-диссимметрического анализа формовой и генетической изменчивости сосны обыкновенной позволили выявить важные закономерности в структурно-функциональной организации популяции. При этом ключевым признаком, раскрывающим закономерности внутривидового разнообразия и генетического баланса популяций, является левизна – правизна филлотаксиса ствола. Установлено, что диссимметрический механизм генетического баланса популяций скрыт во внутривидовых процессах, которые

проявляются в действии кибернетической (прямой–обратной) взаимосвязи между гетерозиготностью энантиоморф и быстротой их роста и между качеством и уровнем генного разнообразия. В благоприятных эдафических условиях произрастания для той или иной энантиоморфы селективным преимуществом обладают генотипы с более низким уровнем гетерозиготности, а в неблагоприятных – с высоким уровнем. Показано, что модельные популяции в различных типах леса, несмотря на общую их генетическую однородность, существенно различаются по своей внутренней формовой и генетической структуре.

В целом наличие в популяции диссимметрических форм, с противоположными адаптивными и конкурентными свойствами обеспечивает ее устойчивость в различных фитоценологических и экологических условиях произрастания и позволяет более эффективно реагировать на постоянные изменения внешней среды, сохраняя при этом постоянство общего объема генного разнообразия. Эволюционное и адаптивное значение энантиоморф сосны в том и состоит, что каждая из них имеет определенное селективное преимущество, но в конкретных условиях среды. Очевидно, что диссимметрический полиморфизм – явление универсальное. Оно представляет собой один из важнейших механизмов популяционного генетического гомеостаза, обеспечивающего равновесие между процессами дифференциации и интеграции внутривидового генного разнообразия сосны обыкновенной. Расширение исследований в этом направлении может внести большой вклад в познание природы генетического полиморфизма и гетерозиса, что в свою очередь важно для природоохранной генетики и практической селекции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 327 с.
2. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
3. Бакшаева В.И. К вопросу о явлении диссимметрии у сосны обыкновенной в Карелии // Повышение продуктивности хвойных лесов Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1975. Т. 22. Вып. 3. С. 74–106.
4. Глазко В.И., Созинов И.А. Генетика изоферментов животных и растений. Киев: Урожай, 1993. 528с.
5. Голиков А.М. Формы сосны обыкновенной и их селекционное значение в условиях Псковской об-

- ласти: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01. Свердловск, 1985. 18 с.
6. Голиков А.М. О влиянии условий произрастания и сроков начала прироста на рост диссимметричных форм ели // Технология создания и экологические аспекты выращивания высокопродуктивных лесных культур. Л.: ЛенНИИЛХ, 1992. С. 65–68.
 7. Голиков А.М. Влияние экологических факторов на наследственную неравноценность диссимметричных форм плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Тр. СПбНИИЛХ. СПб., 2004. Вып. 2 (12). С. 117–131.
 8. Голиков А.М. Диссимметрическая и генетическая разнокачественность фенологических форм плюсовых деревьев ели европейской // Лесоведение. 2007. № 1. С. 49–56.
 9. Голиков А.М. Рост и формовая структура потомства ели европейской в зависимости от гетерозиготности деревьев и условий произрастания // Лесоведение. 2007. № 4. С. 51–58.
 10. Голиков А.М., Бурый Н.Л. Влияние густоты посадки на рост и конкурентные отношения энантиморф сосны и ели в 28-летних плантационных культурах // Рациональное природопользование и перспектива устойчивого развития лесного сектора экономики: Тез. докл. конф., Великий Новгород: НовГУ им. Ярослава Мудрого, 2008. С. 78–81.
 11. Голиков А.М., Вереникин О.А. Создание лесосеменных плантаций сосны обыкновенной на формовой и типологической основе в Новгородской области // Рациональное природопользование и перспектива устойчивого развития лесного сектора экономики: Тез. докл. конф., Великий Новгород: НовГУ им. Ярослава Мудрого, 2008. С. 57–60.
 12. Голиков А.М., Карцев А.Д., Маслакова Т.Е. Особенности роста диссимметричных форм ели в культурах Псковской области // Лесн. журн. 1992. № 4. С. 65–70.
 13. Маслаков Е.Л., Голиков А.М., Толстопятенко А.И. Формы сосны и их хозяйственное значение. Практические рекомендации. Л.: ЛенНИИЛХ, 1980. 35 с.
 14. Придня М.В. Идеи и методы Н.В. Тимофеева-Ресовского в исследованиях эволюции лесных популяций на Кавказе // Онтогенез. Эволюция. Биосфера. М.: Наука, 1985. С. 191–214.
 15. Хохрин А.В. Внутривидовая диссимметрическая изменчивость древесных растений в связи с их экологией. Автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16. Свердловск, 1977. 49 с.
 16. Черепнин В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука, 1980. 142 с.
 17. Golikov A.M. Adaptive disparity of dissymmetrical forms of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* L. Karst. in the north-west of Russian SFSR // Symmetry of structure. Interdisciplinary symmetry symposia. Budapest: The Hungarian Academy of Sciences, 1989. Pt. 1. P. 168–171.

Ecological-Dissymmetry and Isoenzyme Analyses of the Structure of Model Scots Pine Populations

A. M. Golikov

The genetic structure of 65-year-old model *Pinus sylvestris* (L.) populations of the cowberry and bilberry forest types was studied for the first time using ecological-dissymmetry and isoenzyme analyses. Different effects of edaphic factors on the interrelations between the level of heterozygosity by allozyme loci and the growth of pine enantiomorphs were found. The results obtained permit to give a new estimation of the forest type and dissymmetry polymorphism in form-forming and genetic processing of Scots pine populations.