

ОСОБЕННОСТИ ФЕНОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗОЛЯЦИИ СУХОДОЛЬНЫХ И БОЛОТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ПОДЗОНЕ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Одним из наиболее надежных видов репродуктивной изоляции природных популяций древесных растений, ведущей к той или иной степени их генетической дифференциации, является фенологическая изоляция, обусловленная разновременностью созревания генеративных органов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Гришина, 1978).

В равнинных сосновых лесах Зауралья и Западной Сибири резкие многолетние различия в сроках прохождения фенофаз и весьма значительная фенологическая репродуктивная изоляция установлена между смежными суходольными и заболоченными (*Pineta sphagnosa*) сообществами сосны обыкновенной (Санников и др., 1976; Гришина, 1978, 1979, 1985). Это обусловлено контрастными почвенно-гидротермическими условиями среды соседствующих болотных и суходольных биогеоценозов, в особенности более поздним оттаиванием и прогреванием торфяных почв кустарничково-сфагновых сосняков (Петрова, Санников, 1996). Не менее существенная и постоянная фенологическая изоляция установлена нами и в смежных разновысотных сообществах сосны обыкновенной, произрастающих на одном склоне в Карпатах и на Урале, в том случае, если разница их местообитаний в высоте над уровнем моря более чем 350-400 м (Стрельцова и др., 1991; Санников и др., 1994). Показано также, что значительная фенологическая изоляция обычно сочетается с той или иной степенью генетической дифференциацией изучавшихся сообществ сосны.

В условиях подзоны северной тайги Зауралья и Западной Сибири установлена в несколько раз меньшая степень генетической дифференциации суходольных и болотных популяций сосны обыкновенной, чем на юге лесной зоны в Припышминских борах (Петрова и др., 1989). Однако степень репродуктивной изоляции, экологические и фенологические факторы не изучались. Целью настоящего краткого сообщения является анализ результатов изучения и оценка степени фенологической изоляции смежных суходольных и болотных сообществ сосны обыкновенной в подзоне северной тайги (заповедник "Малая Сосьва").

Объекты изучения

В качестве объекта исследований избраны сосновые леса юго-западной части заповедника "Малая Сосьва" в районе кордона "Западный" в подзоне северной тайги Западной Сибири. Суходольные типы леса представлены сосняком бруснично-лишайниковым (пробная площадь S_1). Возраст древостоев - 140-250 лет; полнота - 0,6-0,7; высота - 16-19 м. Около 40 и 60 лет назад участок пройден низовым пожаром. Под пологом древостоя в подросте сосна - (25-30 тыс. экз. 1 га), единично ель, кедр.

Заболоченные леса представлены сосняком кустарничково-сфагновым, пройденным пожаром примерно 55-60 лет назад. Микрорельеф - кочковатый, состав древостоя - 10С; полнота - 0,2-0,3; возраст - 140-200 лет, высота 12-13 м. Возраст послепожарного поколения древостоя - 30-55 лет. Плотность его - 2-3 тыс. экз./га. В подлеске карликовая береза (*Betula nana* L.). В ярусе кустарничков - багульник (15%), голубика (20%), осоки (sp.), морощка, клюква, кассандра. В моховом ярусе - *Sphagnum fuscum*, *Sph. magelanicum* (на кочках), *Sph. Girgensonii*, *Sph. Warnstorffii* (в микропонижениях).

Методы

Для количественной характеристики пыления и "цветения" ценопопуляций сосны ежедневно с 30-50 деревьев, отбираемых систематически (с восточной или западной сторон кроны), собирались микроспорофилловые колоски (микростробилы) и женские шишечки (макростробилы). Выделялись следующие фенофазы пыления макростробил: 1) не пылит (О); 2) начало пыления (НП); 3) разгар пыления (РП); 4) конец пыления (КП); 5) отпылил (ОТП). В процессе развития мегастробил различались 5 фенофаз: 1) не цветет (О); 2) начало цветения (НЦ); 3) разгар цветения (РЦ); 4) конец цветения (КЦ); 5) отцвел (ОТЦ). Деревья, находящиеся во 2-, 3-, 4-й фазах пыления, относились к "пылящим", а во 2-, 3-, 4-й фенофазах к "цветущим".

Для определения степени фенологической дифференциации (смещения репродуктивных фенофаз) и вероятности перекрестного опыления и оплодотворения сообществ сосны на график ежедневно наносилась доля (%) деревьев, находящихся в фенофазах пыления и цветения. Количественная оценка вероятности межпопуляционных скрещиваний сосны устанавливалась графически - по отношению (%) удвоенной площади перекрытия полигонов пыления одной и цветения другой популяции к сумме площадей этих полигонов.

Из экологических факторов развития репродуктивных органов учитывалась температура воздуха и почвы (на глубине 10 и 20 см) в 13 часов дня, суточное количество осадков (с указанием времени их выпадения), облачность (в баллах).

Результаты

Пыление-цветение на суходоле. Вылет отдельных пыльцевых зерен в сосняке бруснично-лишайниковом начался 16-17 июня на фоне небольших осадков (5-10 мм). 19 июня уже 70% всех деревьев находилось в разгаре пыления. На фоне жаркой (28°C) солнечной погоды на суходоле 20 июня все деревья (100%) находились в фазе пыления. В то же время в рецептивной фазе было 90% макростробилов (см. рисунок). Днем 21 июня доля пылящих деревьев уменьшилась до 27%, а "цветущих" - до 50%. Во второй половине этого дня сильный грозовой дождь (около 15 мм) вымыл остатки пыльцы из макростробилов и, таким образом, пыление завершилось. Чешуи макростробилов закрылись 23 июня.

В целом пыление на суходоле длилось около 6, а "цветение" - 7 дней.

Пыление-цветение на верховом болоте. Начало цветения и пыления деревьев в заболоченном сосняке отмечено 20 июня. В этот день в фазу бугонизации вступило 20% деревьев (низкий 30-50-летний подрост сосны высотой от 2 до 3 м), а в фазе "начало пыления" находилось 18% взрослых деревьев. Осадки 20-21 июня (10-15 мм) снизили интенсивность пыления. Максимальная доля пылящих и цветущих деревьев зарегистрирована 22-23 июня (в ясную погоду). В дальнейшем она быстро сокращалась. Днем 24 июня у 80% деревьев в кустарничково-сфагновом сосняке завершилась фенофаза "цветения", а пыление отмечено лишь у краснопыльничковой формы.

Пыление-цветение на переходном болоте. Пыление в сосняке осоково-долгомошно-сфагновом началось 17-18 июня. Разгар пыления-цветения отмечен 20-21 июня, а конец - 24-25 июня. В целом, пыление на этой пробной площади началось на 1 день раньше, чем на верховом болоте (B₁) и примерно на один день позднее, чем на суходоле (C₁). Это, по-видимому, можно объяснить экологическими факторами, связанными с проточным режимом увлажнения.

Оценка степени фенологической изоляции

Вероятность межпопуляционных скрещиваний суходольной (C_1) и болотной (на верховом болоте, B_1) ценопопуляций сосны обыкновенной, определенная по относительной площади перекрытия полигонов пыления на суходоле и цветения на болоте, составила 26% (см. рис.). Следовательно, степень фенологической изоляции этих популяций $I = 100 - 26 = 74\%$.

Вероятность реципрокных скрещиваний болотной (B_1) и суходольной сосны (C_1), определенная по относительной площади перекрытия полигонов пыления деревьев на болоте и цветения на суходоле, равна 27%. Степень фенологической изоляции популяций составляет $I = 100 - 27 = 73\%$.

Вероятность ксеногамии суходольной (C_1) и болотной (на переходном болоте B_2) популяций сосны, определенная по относительной площади перекрытия полигонов пыления на суходоле и цветения на болоте, составила 47%. Следовательно, степень фенологической изоляции этих популяций равна 53%. Вероятность реципрокных скрещиваний болотной (B_2) и суходольной сосны (C_1) составляет 46%, а фенологическая изоляция 54%.

Таким образом, в условиях неглубоких торфяников плакорных (водораздельных) переходных болот изучавшегося региона в 1996 г. установлена сравнительно слабая степень фенологической репродуктивной изоляции сообществ сосны (53-54%) от смежных суходольных. Отчасти она может быть объяснена более поздним оттаиванием и прогреванием ризосферы сосны на глубине 10-15 см в заболоченном местообитании (см. рисунок). В то же время индекс фенологической изоляции соседствующих сообществ сосны, произрастающих на суходоле (сосняк бруснично-лишайниковый) и верховом болоте (сосняк кустарничково-сфагновый) был в полтора раза выше (73-74%). Однако этот уровень изоляции суходольных и болотных сообществ намного ниже, чем в подзоне предлесостепи, где он в среднем составляет 94% (Петрова, Санников, 1996).

Можно предположить, что именно этим фактором, а также более поздним (на 2-3 тысячи лет, по Нейштадт, 1957) поселением сосны на болотах северной тайги, в значительной мере обусловлена меньшая степень генетической дифференциации болотной сосны от суходольной (Петрова и др., 1989).

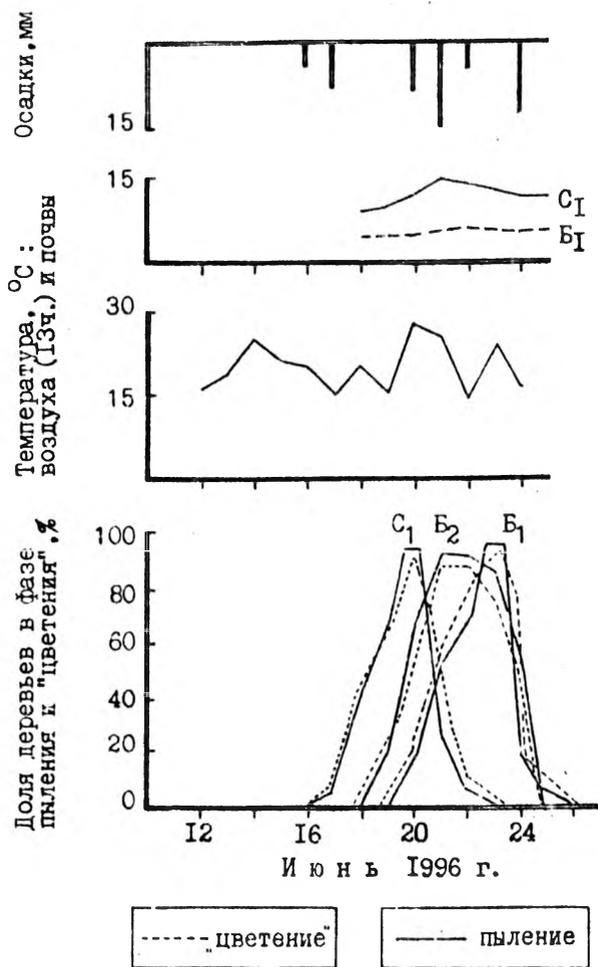


Рис. 1. Пыление и "цветение" деревьев сосны на суходоле (C₁), верховом болоте (B₁) и переходном болоте (B₂)

Литература

Гришина И. В. Фенология вылета пылыы в популяциях сосны на болоте и суходоле // Экологические исследования лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Информационные материалы. Свердловск, 1978 (УНЦ АН СССР). С. 12-14.

Гришина И. В. О фенологической изоляции популяций сосны // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Информационные материалы. Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР). С. 18-21.

Гришина И. В. Фенология вылета пыльцы в популяциях ели сибирской и березы пушистой на болоте и суходоле // Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов: Тез. докл. конф. молодых ученых. Уфа, 1985. С. 8-9.

Гришина И.В. Изоляция и фенотипические различия смежных болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной // Экология. 1985. № 5. С. 14-20.

Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957.

Петрова И. В., Санников С. Н., Санникова Н.С., Рябоконе С. М. Генетическая дифференциация болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири // Экология. 1989, № 6. С. 39-44.

Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН. 1996. 180 с.

Санников С. Н., Санникова Н. С., Гришина И.В. Популяционная структура сосны обыкновенной в Зауралье // Лесоведение. 1976. № 1. С. 76-81.

Санников С. Н., Петрова И. В., Духарев . А. и др.. О фенологической изоляции и генетической дифференциации разновысотных популяций сосны обыкновенной в Карпатах // Лесная генетика, охрана, воспроизводство и рациональное использование генетических ресурсов: Матер. Междунар. симпоз. (Уфа, 4-11 августа 1991 г.). Уфа, 1994. Ч.1. С. 47-57.

Стрельцова С. Г., Санников С. Н., Петрова И. В., Янбаев Ю.А. О фенологической и генетической дифференциации разновысотных популяций сосны обыкновенной на Южном Урале. Деп. в ВИНТИ 27.12.91. N4775-B.91.

Тимофеев - Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяциях. М.: Наука, 1973.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект N 96-04-50945.