

## Популяционная изменчивость шишек и семян сосны обыкновенной по фенам окраски и признакам-индексам на юге Сибири

И. В. ТИХОНОВА, В. В. ТАРАКАНОВ, Н. А. ТИХОНОВА, А. П. БАРЧЕНКОВ, А. К. ЭКАРТ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН  
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28  
E-mail: selection@ksc.krasn.ru

Статья поступила 05.04.2013

### АННОТАЦИЯ

Проведены исследования фенотипического разнообразия шишек и семян деревьев по пяти индексным и шести качественным признакам в популяциях сосны обыкновенной на юге Красноярского края, Хакасии, Тувы и Бурятии с использованием методик А. И. Видякина [2004]. Подтвержден популяционный уровень семи признаков и правомерность их использования в качестве маркеров генетической изменчивости южно-сибирских популяций сосны.

**Ключевые слова:** шишки, семена, фенотипическая изменчивость, популяции сосны обыкновенной, Южная Сибирь.

За последние два десятилетия в России широкое развитие получили генетические исследования основных лесообразующих видов хвойных, в том числе сосны обыкновенной [Гончаренко и др., 1993; Семериков и др., 1993; Farjon, 2001; Potenko, 2003], использующие биохимические методы аллозимного и ДНК-анализов. Они способствуют решению некоторых спорных вопросов филогении и эволюции видов, а также их внутривидовой систематики. Однако наиболее полные представления о таксономической принадлежности видов складываются тогда, когда для анализа используются не только биохимические, но и морфолого-анатомические методы исследования [Bobowicz et al., 2001; Санников и др., 2002; Горошкевич и др., 2010]. Нередко аллозимные данные подтверждают таксономический статус видов, сделанный на основе морфологических измерений. Оба под-

хода, таким образом, полезны для взаимного контроля и уточнения выводов. Поэтому морфологические исследования популяционной структуры вида по-прежнему не теряют своей актуальности, особенно если проводятся в пространственно изолированных популяциях вида, географические границы которых известны.

Большой интерес представляют поиски наиболее информативных фенотипических маркеров генетической изменчивости видов [Яблоков, 1982; Петров, 1990; Видякин, 2004 и др.]. Некоторые из них (генеративные признаки) успешно используются для выявления популяционной структуры *Pinus sylvestris* L. в Европейской части ареала, для паспортизации генотипов в селекционных работах [Видякин, 2004; Видякин, Тараканов, 2009 и др.]. Обширный первичный географический анализ популяций сосны по некоторым индекс-

ным и качественным признакам генеративных органов представлен в работах Л. Ф. Правдина [1964] и С. А. Мамаева [1973].

Существуют разные мнения о диагностической ценности тех или иных количественных и качественных признаков генеративных органов для внутривидовой систематики сосны обыкновенной. Так, Л. Ф. Правдин [1964] на основании собственных и литературных данных пришел к выводу о высокой изменчивости генеративных органов сосны по окраске, размерам и форме на всем ареале вида, в качестве основных диагностических признаков географических рас сосны он предложил использовать признаки строения вегетативных органов: продолжительность жизни хвои, число и расположение смоляных каналов в хвое. Позже С. А. Мамаев [1973] установил меньшую эндогенную изменчивость окраски и индексных признаков генеративных органов сосны по сравнению с их абсолютными размерами, а также их относительную стабильность в разные годы у одних и тех же деревьев.

Интересно, что наследственный характер признаков окраски шишек и семян еще в начале XX в. доказывал С. З. Курдиани [1916]. Более того, в одной из работ Н. П. Кобранова [1914] отмечена связь окраски семян с наличием на ее верхнем эпидермальном слое эллипсоидных, пропитанных пигментом, телец – пигментофоров, которые покрывают кожуру сплошь, группами или одиночно. Однако эти наблюдения не получили дальнейшего развития из-за убежденности автора в экологической обусловленности признака. И лишь недавно была предложена методика, позволяющая систематизировать все разнообразие окрасок семян по классам, основанная на строении семенной кожуры [Видякин, 2004, 2007]. Основным вкладом данной работы в развитие морфологических методов исследования внутривидовой структуры сосны является хорологический подход и доказательство того, что все предлагаемые автором индексные признаки и фены окраски шишек и семян сосны являются генетически детерминированными, не изменяющимися в течение жизни дерева. К примеру, наследуемость (в широком смысле) ( $H^2$ ) фенотипа окраски семян равна 1, т. е. составляет 100 %, а ре-

зультаты фенотипической оценки генотипов в смешанных образцах воспроизводятся с точностью 97,6 % [Видякин, Тараканов, 2009]. Использование такого подхода дает возможность исследования популяционно-генетической структуры вида по морфологическим признакам.

Цель данной работы – анализ фенотипического разнообразия популяций сосны обыкновенной в Южной Сибири по фенам окраски и признакам-индексам шишек и семян, маркирующим генетическую изменчивость вида, для выявления особенностей популяционной структуры вида в этой части ареала и решения проблем внутривидовой систематики *Pinus sylvestris* L. В Южной Сибири таких исследований (по набору географических популяций и признаков) ранее не проводилось.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили образцы шишек и семян, собранные в популяциях Красноярского края (3), Хакасии (1), Тувы (2) и Бурятии (2) в 2010–2011 гг. (табл. 1). Выбранные нами популяции расположены в Средней и Восточной Сибири, в пределах 50–54° с. ш. и 89–107° в. д. Популяции отделены друг от друга горными и степными пространствами, расстояние между ними – от 122 до 1370 км. Непосредственно контактируют со степью Балгазынский и Шагонарский боры в Туве, Ширинский бор в Хакасии, Чикойский бор в Бурятии и Инская лента Минусинских боров на юге Красноярского края. Иволгинская, Танзыбейская и Куртушибинская популяции сосны расположены в лесной зоне и разделены горными хребтами Западного и Восточного Саяна. Условия произрастания сосны здесь изменяются от умеренно прохладных засушливых до теплых засушливых и прохладных влажных в лесостепной, подтаежной и таежной зонах. Бонитет насаждений колеблется от I–II до IV–Vb классов.

Все измерения проведены в соответствии с методикой, разработанной А. И. Видякиным [2004], с тем, чтобы можно было сравнивать выборки южно-сибирских популяций сосны с популяциями из европейской части России на одной методической основе. Кроме отмечен-

## Характеристика пунктов сбора образцов

№	Популяция	Природно-климатическая зона, географический район	Тип леса, состав и бонитет древостоя
1	Ширинская (SH)	Ширинская лесостепь, предгорья восточного макросклона Кузнецкого Алатау	Сосняк с примесью березы и лиственницы остепненный, 7С2Б1Л, V–Va класса бонитета
2	Минусинская (MIN)	Минусинская предгорная лесостепь, северный макросклон Западного Саяна	Сосняк кустарниково-бруснично-осочково-разнотравный, 10С, II–III класса бонитета
3	Танзыбейская (TNZ)	Низкогорная подтайга, Минусинская котловина северного макросклона Западного Саяна	Сосняк с примесью кедра и березы осочково-разнотравный, 7С2К1Б, II класса бонитета
4	Куртушибинская (КУ)	Горная тайга, южный макросклон Западного Саяна	Послепожарный сосняк кустарниково-осочково-разнотравный, 10С, Va–Vб класса бонитета
5	Шагонарская (SHGN)	Предгорная лесостепь, северный макросклон Западного Танну-Ола	Сосняк остепненный караганово-осочково-злаковый, 10С, III–V кл. бонитета
6	Балгазынская (BAL)	Предгорная лесостепь, северный макросклон Восточного Танну-Ола	Сосняк остепненный разнотравно-злаковый, II–IV класса бонитета
7	Иволгинская (IV)	Южное Забайкалье, Селенгинская лесостепь	Сосняк кустарниково-злаково-разнотравный, 10С (подрост 10С), IV класса бонитета
8	Чикойская (СНІ)	Южное Забайкалье, Селенгинская лесостепь, предгорье северного макросклона Малханского хребта	Сосняк мертвопокровный и злаково-разнотравный, 10С, II–III кл. бонитета

ных ранее плюсов, данная методика предлагает более точный способ определения формы апофиза щитка семенных чешуй шишек. До этого использовалось достаточно субъективное деление апофизов на формы *plana* (плоская), *gibba* (бугорчатая) и *reflexa* (крючковатая). Измерения параметров апофиза позволяют установить четкие количественные границы форм. Цветовые варианты шишек в целом остались прежними.

Всего учтено 11 качественных и индексных количественных признаков генеративных органов сосны: индекс формы шишки – отношение ширины к длине (X1), окраска шишек – серо-зеленая, песочная, коричневая (X2), первый индекс формы апофиза семенных чешуй – отношение высоты к ширине (X3), второй индекс формы апофиза семенных чешуй – отношение толщины к ширине (X4), тип развития апофиза щитка на прилегающей к побегу (X5) и на внешней стороне шишки (X6), первый слой окраски семян

(X7), второй слой окраски семян (X8), третий слой окраски семян (X9), индекс формы семени (X10) и индекс формы крылышка – относительная ширина (X11).

Из качественных признаков три слоя окраски семян (признаки X7–X9) представляют собой по-разному окрашенные верхние слои семенной кожуры. Первый (внутренний) эпидермальный слой очень тонкий, равномерно окрашенный у одних деревьев черным, у других – коричневым пигментом. Второй (средний) слой – толстый, состоит из зернистых структур, которые у всех деревьев окрашены черным пигментом: у семян одних деревьев зерна расположены равномерно, почти сплошным слоем, у семян других деревьев они расположены пятнами. Третий (наружный) окрасочный слой желтовато-белого цвета, у семян одних деревьев он есть, у других нет. Таким образом, по окраске семян выделены следующие дискретные вариации: по первому слою – серая и коричне-

вая, по второму – равномерно окрашенная и пятнистая, по третьему – наличие и отсутствие слоя.

Тип развития апофиза щитка (X5, X6) определяли по преобладающему развитию верхней (передней) или нижней (задней) части апофиза семенных чешуй шишки, в результате чего апофиз имеет четко выраженный валик и может быть загнут вниз или вверх.

Окраску шишек определяли сразу после сбора, так как она может меняться при хранении. Вероятно, именно этим объясняются различия между выводами Л. А. Марцинковского [1966] о преобладании коричнево-шишечных деревьев в Балгазынском бору и тем, что мы наблюдали там же спустя 40 лет – на разных пробных площадях в свежесобраных в октябре образцах 170 деревьев преобладали серо-зеленые шишки. Шишки измеряли в закрытом состоянии. Форму шишек (узкокonusовидную, конусовидную или ширококонусовидную) определяли согласно шкале А. С. Мамаева [1973], соответственно, в пределах <0,46; 0,46–0,54; >0,54.

Измерения проводили на выборках 30–40 деревьев в 5–10-кратной повторности. Полученные данные анализировали с помощью однофакторного дисперсионного и кластерного анализов [Боровиков, 2003], в том числе для качественных признаков [Крамаренко, 2004], достоверность различий между выборками считали с помощью критерия  $\chi^2$ . Мерой сходства для кластерного анализа послужило Евклидово расстояние, определяемое для предварительно нормированных значений с помощью метода взвешенной парной группировки с арифметическим средним.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали проведенные нами исследования, большая часть индексных признаков шишек и семян характеризуется по С. А. Мамаеву [1973] низким и средним уровнями внутривыборочной дисперсии (5,2–21,4 %), окраска семян и шишек отличается большей изменчивостью – от среднего до высокого значений коэффициента вариации (18,5–44,8 %).

Установлено, что из 11 использованных признаков популяционные выборки хорошо дифференцируются по следующим показате-

лям: индексу формы шишек, окраске шишек, двум индексам формы апофиза щитка шишки, первому и третьему окрасочным слоям семян, а также индексу формы семян. Недостоверными оказались различия между выборками по форме крылатки семени и второму окрасочному слою семени, по типу развития апофиза, более развитого в верхней или нижней его части, как на теневой стороне (по условиям используемой методики), так и на освещенной стороне. Доля межпопуляционных различий по вышеприведенным семи достоверно дифференцирующим популяционным признакам составила 5,8–25,5 % от общей дисперсии (табл. 2). Эти значения от полутора до нескольких раз превышают значения межпопуляционных дистанций Нея, полученных для сосны по аллозимным маркерам [Семериков и др., 1993; Гончаренко и др., 1993], в том числе в сибирской части ареала [Тихонова и др., 2011].

Например, по индексу формы шишек для шести популяционных выборок из восьми установлены достоверные различия с 4–5 сравниваемыми выборками при попарных сравнениях. По индексу апофиза щитка (X3) семь выборок характеризовались достоверными различиями с 4–6 выборками, по степени развития апофиза (X4) – четыре популяции с числом достоверных пар сравнений от 4 до 7. По окраске первого слоя семенной кожуры – семь популяций достоверно различались в 4–6 попарных сравнениях, по окраске шишек – шесть популяций (соответственно, от 3 до 7 пар). В сравнении с ними только две популяции (Минусинская и Иволгинская) отличались от пяти по форме семян (в том числе между собой,  $p < 0,001$ ), и только одна (Куртушибинская) отличалась от пяти популяций по форме крылышек.

Полученные нами для южно-сибирской части ареала вида данные несколько отличаются от предложенной схемы масштабирования признаков в европейской части ареала сосны, где к популяционному уровню относились признаки окраски первого и третьего слоев семени, типа развития апофиза, окраски шишек; к первому надпопуляционному уровню – индексы формы шишек и апофиза; ко второму надпопуляционному уровню – индексы формы семени и семенного

Значимость признаков окраски и формы шишек и семян в дифференциации популяций сосны на юге Сибири

Признак	$F (H) (d.f. = 232)$	$p$	Доля дисперсии, %
Признаки шишек			
Количественные:			
индекс формы шишек В/D	6,84	0,0000	16,3***
индекс формы апофиза А/В	11,27	0,0000	25,5***
индекс формы апофиза С/В	5,92	0,0000	14,1***
Качественные:			
окраска шишек	43,08	0,0000	17,8***
тип апофиза (на освещенной стороне шишки)	8,75	0,119	2,72
тип апофиза (на не освещенной стороне шишки)	6,32	0,503	2,64
Признаки семян			
Количественные:			
форма семени В/D	2,85	0,007	5,8**
форма крылатки В/D	1,73	0,102	2,4
Качественные:			
первый слой окраски семян	48,60	0,0000	20,5***
второй слой окраски семян	11,36	0,124	2,3
третий слой окраски семян	29,72	0,0001	12,9***

П р и м е ч а н и е.  $F$  – критерий Фишера (для количественных признаков),  $H$  – критерий Крускала – Уоллеса (для качественных признаков, доля влияния фактора рассчитана по Крамаренко [2004]),  $d.f.$  – число степеней свободы,  $p$  – уровень достоверности (\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ \*\*\* $p < 0,001$ ); А – высота, В – ширина, С – толщина, D – длина.

крыльшкa [Видякин, 2004, 2007]. Таким образом, для южно-сибирских выборок значимыми оказались не только признаки популяционного масштаба (за исключением типа развития апофиза щитка), но и большая часть признаков двух надпопуляционных уровней. Следовательно, на основании полученных данных можно предположить, что южно-сибирские популяции отличаются от популяций из западной части ареала вида значительно большей дифференциацией по окраске шишек и семян, возможно, в связи с их изолированностью друг от друга, когда различия между некоторыми популяциями сопоставимы с различиями между группами популяций крупных геоморфологических районов.

Интересно, что для казахстанских боров также получены в несколько раз большие фенотипические расстояния Махаланобиса (по шишкам и смоляным каналам) при переходе от лесостепи к островным борам Тургая и пересечении горных хребтов [Санников и др., 2002], как и для некоторых популяций в юго-восточной части ареала [Ирошников, 1978].

На рис. 1–4 показаны распределения деревьев в популяциях по некоторым разделяющим их признакам. Можно заметить, что по первым трем признакам наблюдается большее сходство распределений между географически близкими популяциями. Поэтому, принимая на веру гипотезу об иерархи-

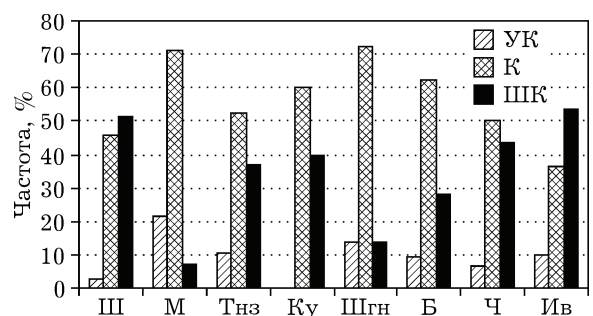


Рис. 1. Распределение деревьев по частоте встречаемости шишек узкоконусовидной (УК), конусовидной (К) и ширококонусовидной (ШК) формы в популяционных выборках сосны: ширинской (Ш), минусинской (М), танзыбейской (Тнз), куртушибинской (Ку), шагонарской (Шгн), балгазынской (Б), Чикойской (Ч) и Иволгинской (Ив)



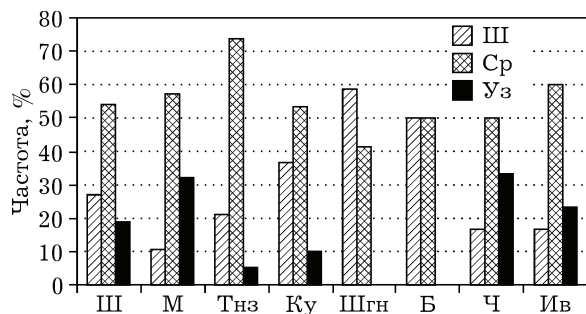


Рис. 2. Распределение деревьев по частоте встречаемости разных форм апофиза щитка: широкой (Ш), средней (Ср) и узкой (Уз)

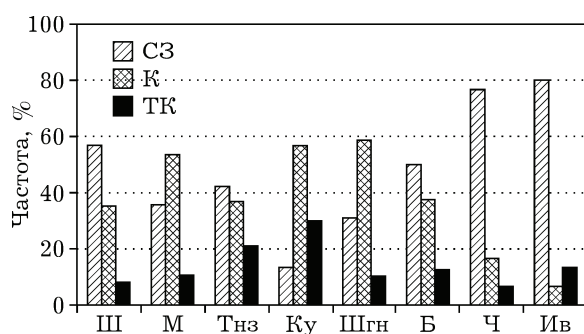


Рис. 3. Распределение деревьев по частоте встречаемости шишек разной окраски: серо-зеленой (СЗ), коричневой (К), темно-коричневой (ТК)

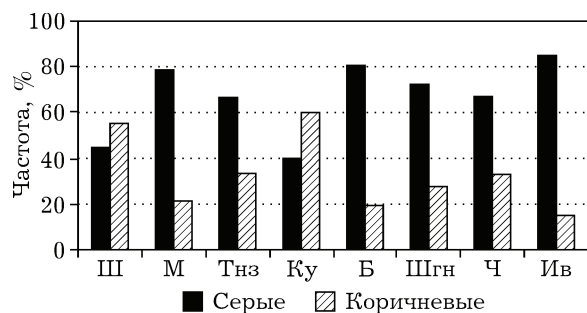


Рис. 4. Дифференциация популяций сосны по окраске первого слоя кожуры семени

ческой структуре вида, мы предположили, что одни и те же признаки могут иметь не только популяционный, но и более высокий масштаб. Для того, чтобы это проверить, популяционные выборки были объединены по их географической удаленности в четыре группы (MIN + SH, TNZ + KU, BAL + SHGN, CHI + IV) и две (MIN + SH, BAL + SHGN), (MIN + SH, CHI + IV), (BAL + SHGN, CHI + IV). Выполненный таким образом анализ подтвердил предположение о значимости всех отмеченных ранее “популяционных” признаков

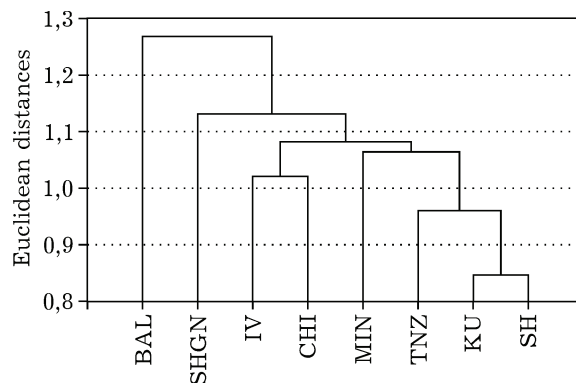


Рис. 5. Сходство южно-сибирских популяций сосны обыкновенной по наиболее значимым феном окраски и индексам шишек и семян (обозначения популяций см. в табл. 1)

( $p < 0,01-0,000$ ) с наибольшим вкладом четырех показателей: индексов формы шишки и формы апофиза щитка (ХЗ), окраски шишек и первого окрасочного слоя семенной кожуры. В географическом треугольнике (юг Красноярского края – Тува – Бурятия) фенотипически по указанным признакам наиболее отделены популяции из Тувы, особенно в сравнении с бурятскими популяциями.

Многомерная классификация популяций, проведенная с использованием всех семи существенных признаков, подтвердила значительную обособленность двух тувинских популяций от остальных южно-сибирских популяций вида ( $E_{ij} = 1,13-1,27$ ). В пределах кластера при высоком значении Евклидова расстояния ( $E_{ij} = 1,08$ ) от четырех популяций из Средней Сибири отделяются популяции Забайкалья (рис. 5). При этом тувинские популяции значительно обособлены друг от друга (по четырем признакам), как и пара популяций – из Минусинска и Ширы (по шести признакам). По четырем признакам достоверно различаются две западно-саянские популяции (TNZ, KU), одна из них (популяция с Куртушибинского перевала), расположенная на южном макросклоне Западного Саяна, характеризуется также значительным фенотипическим своеобразием при сравнении с обеими тувинскими популяциями (по пяти и шести признакам, соответственно).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Благодаря проведенным исследованиям установлено, что 7 из 11 использованных

нами признаков формы и окраски шишек и семян сосны хорошо дифференцируют популяционные выборки сосны в Южной Сибири: индекс формы шишек, окраска шишек, два индекса формы апофиза щитка шишки, первый и третий окрасочные слои семян, индекс формы семян. Доля межпопуляционных различий по вышеприведенным признакам составила 5,8–25,5 % от их суммарной дисперсии. Эти же признаки могут быть использованы для выявления более крупных надпопуляционных структурных единиц вида (групп популяций), что подкрепляет гипотезу об иерархической структуре вида.

Из всех исследованных популяционных выборок фенотипически по указанным признакам наиболее обособлены популяции из Тувы. При этом некоторые географически близкие популяции сохраняют своеобразие морфологической структуры: значительными фенотипическими дистанциями отделены друг от друга тувинские популяции; существенно различаются между собой минусинская и ширинская популяции; достоверно различаются две западно-саянские популяции с высокогорий Куртушибинского хребта и низкогорий в окр. Танзыбея. Причем популяция с Куртушибинского перевала, расположенная на южном макросклоне Западного Саяна, на границе с Тувой, существенно отличается от двух тувинских популяций, расположенных в предгорьях Восточного и Западного Танну-Ола.

Таким образом, каждая из популяций выделяется своими особенностями по 1–3 показателям. Так, например, ширинскую популяцию отличает высокий процент деревьев с шишками ширококонусовидной формы, минусинскую – узкие апофизы щитка шишки, популяцию из Танзыбея – большая доля деревьев с загнутыми вверх апофизами щитка и темно-коричневой окраской шишек, куртушибинскую – относительно высокая частота деревьев с темно-коричневыми ширококонусовидными шишками. Так же и по семенам: в целом для исследованных популяций характерно преобладание семян с коричневой окраской первого слоя, однако в выборках из Минусинского и Шагонарского боров около 50 % деревьев имели черную окраску, балгазынская популяция отличалась небольшой долей деревьев с наличием третьего слоя окраски семян. Отметим, что все

эти признаки являются адаптивно значимыми в процессах развития и прорастания семян. Отсюда следует практический вывод о необходимости сохранения всего популяционного разнообразия вида на всем ареале, особенно в изолированных борах на южной границе ареала, для которых установлены гораздо большие межпопуляционные фенотипические дистанции по сравнению с популяциями из основной части ареала.

Необходимо также отметить, что результаты исследования не являются доказательством того, что признаки, не вошедшие в список надежных «подразделителей» популяций, не рекомендуются к использованию. Их значение может проявиться при сравнении с другими популяциями вида. Некоторые из них, на наш взгляд, должны быть доработаны. Так, по второму слою окраски семян, подразделяющему деревья на группы с неравномерно и равномерно распределенным слоем окраски, есть переходные варианты, которые трудно отнести к одной из двух групп. Кроме того, у семян есть масса оттенков коричневого и серого цвета, поэтому, разделяя их по первому окрасочному слою на серые или коричневые, мы не учитываем эти особенности деревьев, как не учитываем различия в окраске верхней и нижней стороны семян. Это отмечала Н. А. Кузьмина [1978] в сосняках Приангарья. Среди деревьев с неравномерно распределенным вторым слоем окраски семян, а также по третьему слою окраски встречаются те, на семенах которых второй и третий слои почти не выражены (единичные точки). Объединяя их с другими, мы так же ограничиваем полноту характеристики фенотипа дерева (популяции). Учет большего числа признаков окраски семян (до 5–6) позволит более точно характеризовать генотипы деревьев и популяции.

Уточнение масштаба фенотипических признаков по мере расширения географии исследований (в том числе благодаря настоящему исследованию), а также выяснение характера наследования данных признаков позволит более обоснованно реконструировать историю расселения сосны в послеледниковую эпоху по фенетическим маркерам.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ № 11-04-92226-Монга и № 13-04-00495-а

## ЛИТЕРАТУРА

- Боровиков В. П. Statistica. Искусство анализа данных на компьютере. 2-е изд. СПб.: Питер, 2003. 688 с.
- Видякин А. И. Методические рекомендации по выделению фенотипов лесных древесных растений (на примере сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.). Воронеж: НИИЛГиС, 2004. 16 с.
- Видякин А. И. Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Хвойные бореальной зоны. 2007. Вып. 24, № 2–3. С. 159–166.
- Видякин А. И., Тараканов В. В. Оценка наследуемости и точности идентификации фенотипов окраски семян у сосны обыкновенной // Аграрн. вестн. Урала. 2009. № 10. С. 98–100.
- Гончаренко Г. Г., Силян А. Е., Падутов В. Е. Исследования генетической структуры уровня дифференциации *Pinus sylvestris* L. в центральных и краевых популяциях Восточной Европы и Сибири // Генетика. 1993. Т. 29, № 12. С. 2019–2037.
- Горошкевич С. Н., Петрова Е. А., Васильева Г. В., Политов Д. В. и др. Межвидовая гибридизация как фактор сетчатой эволюции пятихвойных сосен Северной и Восточной Евразии // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27, № 1–2. С. 51–57.
- Ирошников А. И. О генотипическом составе популяций сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала // Селекция хвойных пород Сибири. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1978. С. 76–95.
- Кобранов Н. П. О цветосеменных расах обыкновенной сосны (*Pinus sylvestris* L.) / отд. оттиск. М., 1914. 46 с.
- Крамаренко С. С. Дисперсионный анализ качественных признаков ANOVA в популяционно-фенетических исследованиях // Эл. журнал "ЭкоСтат". 2004. [http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A23/Kr\\_da.html](http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A23/Kr_da.html)
- Кузьмина Н. А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье // Селекция хвойных пород в Сибири. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1978. С. 96–120.
- Курдиани С. З. Можно ли считать доказанным существование цветосеменных рас у сосны? // Лесо-промышленный вестн. 1916. № 9. С. 45–48.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1973. 282 с.
- Марцинковский Л. А. Степные боры Тувинской АССР: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 1966. 16 с.
- Петров С. А. О генотипической обусловленности фенотипов в популяциях лесных древесных растений // Фенетика природных популяций: мат.-лы IV Всесоюз. совещ. М.: ИБР им. Н. К. Кольцова АН СССР, 1990. С. 214–215.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 190 с.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Семериков В. Л. Генофеногеографический анализ популяций *Pinus sylvestris* L. на трансекте от северной до южной границы ареала // Экология. 2002. № 2. С. 97–102.
- Семериков В. Л., Подогас А. В., Шуржал А. В. Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной // Там же. 1993. № 1. С. 18–25.
- Тихонова И. В., Семериков В. Л., Шишкин А. С., Тараканов В. В. О необходимости особого режима хозяйствования и охраны в рефугиумных (реликтовых) популяциях видов хвойных в Сибири // Лесное хозяйство. 2011. № 3. С. 41–42.
- Яблоков А. В. Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. 295 с.
- Bobowicz M. A., Stephan B. R., Prus-Glowacki W. Genetic variation of F1 hybrids from controlled crosses between *Pinus montana* var. *rostrata* and *Pinus sylvestris* in morphological needle traits // J. Appl. Genet. 2001. Vol. 42, N 4. P. 449–466.
- Farjon A. Conifers. Kew: Royal Botanic Gardens, 2001. 309 p.
- Potenko V. V. Allozyme variation and phylogenetic relationships in two-needle pines of Russian Far East // Forest genetics. 2003. Vol. 10, N 2. P. 141–151.

## Population Variety of Scots Pine Indices of Cones and Seeds in South Siberia

I. V. TIKHONOVA, V. V. TARAKANOV, N. A. TIKHONOVA,  
A. P. BARCHENKOV, A. K. EKART

V. N. Sukachev Forest Institute SB of RAS  
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28  
E-mail: selection@ksc.krasn.ru

Investigation of phenotypical variety of cones and seeds in southern Siberian Scots pine populations (Krasnoyarskiy krai, Khakassia, Tuva, Buryatia) was carried out using the methods of A. I. Vidyakin [2004]. The analysis was conducted on the basis of 5 index features and 6 qualitative features. The populational level of 7 features was confirmed. These features also proved appropriate to be used as markers of genetic variability of southern Siberian Scots pine populations.

**Key words:** cones and seeds, phenotypic variety, Scots pine populations, South Siberia.