



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Биолого-почвенный институт

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕСА РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА: 150 ЛЕТ ИЗУЧЕНИЯ

Материалы Всероссийской конференции с международным участием,
посвященной 100-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН
КОЛЕСНИКОВА БОРИСА ПАВЛОВИЧА

8-10 сентября 2009 г.

Спонсоры конференции:

ОАО "ТЕРНЕЙЛЕС"

ОАО "ПРИМОРСКИЕ ЛЕСОПРОМЫШЛЕННИКИ"

ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Владивосток
Дальнаука
2009

Леса российского Дальнего Востока: 150 лет изучения: Материалы Всероссийской конференции, посвященной 100-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН Колесникова Бориса Павловича. Владивосток: Дальнаука, 2009. 382 с.

В сборнике материалов отражены основные итоги изучения лесов российского Дальнего Востока, а также широкий круг вопросов, касающихся классификации и структурно-функциональной организации лесных экосистем, естественной и антропогенной их динамики, генетики популяций и сохранения биоразнообразия, биологии и экологии лесообразователей, научных основ устойчивого природопользования

Сборник представляет интерес для лесоведов, ботаников, экологов и других специалистов, работающих в области изучения лесов.

Ключевые слова: классификация лесов, лесообразовательный процесс, динамика лесов, биоразнообразие, антропогенное влияние, компоненты биогеоценоза, генетика популяций.

Редакционная коллегия: Ю.И. Манько (отв. ред.),
Г.А. Гладкова, Е.В. Жабько, Г.Н. Бутовец

Издано по решению Ученого совета Биолого-почвенного института ДВО РАН

Издание материалов осуществлено при финансовой поддержке Президиума ДВО РАН

Материалы публикуются в основном в представленном авторами виде

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

О.В. НАКОНЕЧНАЯ, А.Б. ХОЛИНА, Н.М. ВОРОНКОВА, О.Г. КОРЕНЬ

690022 ВЛАДИВОСТОК, Проспект 100-летия Владивостока, 159
Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Охарактеризован уровень генетического разнообразия и внутривидовой дифференциации семи лесных видов растений Дальнего Востока. Сравнительный анализ выявил ряд факторов, ответственных за поддержание оптимального уровня полиморфизма (эволюционная история вида, его популяционно-генетическая структура и система размножения). Полученные данные послужат основой для оценки и прогнозирования динамики популяционных генофондов исследуемых видов во времени и пространстве.

Дальний Восток России – уникальный регион, характеризующийся специфическими чертами лесообразовательного процесса. Специфичность региона определяется наличием зоны взаимодействия крупнейшего континента с крупнейшим океаном, наличием горных и вулканических систем, островов. Огромное влияние на лесообразовательные процессы оказывает муссонный климат, создающий жесткий режим с крайне переменчивыми экологическими факторами. Широкий спектр экологических условий определяет характер формирования региональной флоры, характеризующейся уникальным биоразнообразием. Во флоре Дальнего Востока России отмечено обилие реликтовых и эндемичных видов, что служит показателем ее оригинальности. Сохранение, восстановление, рациональное использование генофонда полезных дикорастущих растений является одной из первоочередных задач в регионе, входящих в круг государственных интересов, что подтверждается присоединением Российской Федерации к международному соглашению по сохранению биологического разнообразия. При возрастающей антропогенной нагрузке некоторые виды лесной растительности, широко распространенные в прошлом, в настоящее время могут перейти в категорию редких и исчезающих. Виды, которые уже сейчас отнесены к редким и исчезающим, вызывают особую тревогу в аспекте их полной утраты. Только в Приморском крае их насчитывается 214 видов [1], среди которых такие уникальные представители лесной растительности как *Panax ginseng*, *Aristolochia manshuriensis*, *Oplopanax elatus*, *Microbiota decussata*, *Taxus cuspidata* и др., многие из которых имеют высокую лекарственную ценность. Поэтому закономерно встает вопрос о необходимости особого к ним внимания и всестороннего изучения. Процессы, протекающие в популяциях растений (мутационный процесс, генетический дрейф, поток генов), приводят к установлению определенного резерва изменчивости – основного потенциала для адаптивных изменений, повышения приспособленности и выживания вида. Сохранение и поддержание такой генетической изменчивости является одной из основных задач по сохранению генофонда вида.

На данном этапе исследований методом аллозимного анализа изучали генетический полиморфизм и структуру популяций 7 видов лесной флоры, 5 из которых являются редкими и исчезающими: *Aristolochia contorta* Bunge, *A. manshuriensis* Kom., *Oplopanax elatus* (Nakai) Nakai, *Panax ginseng* C.A. Mey., *Pinus pumila* (Pall.) Regel, *Quercus dentata* Thunb., *Q. mongolica* Fisch. ex Ledeb. Для *Pinus pumila*, кроме двух дальневосточных популяций, в сравнительный анализ была включена популяция из Прибайкалья.

Материал для исследований был собран в 8 природных популяциях с 332 травянистых растений из родов *Aristolochia*, *Panax* и кустарника *Oplopanax elatus*, а также в 18 популяциях с 677 особей древесных растений из родов *Aristolochia*, *Pinus* и *Quercus*.

генетическую структуру популяций изучали по общепринятым методикам с использованием в качестве маркеров полиморфных ферментных систем. Значения основных показателей генетической изменчивости представлены в таблице.

Таблица. Основные показатели генетического полиморфизма в популяциях лесных растений

Вид	Статус редкости*	N_p	N_i	N_l	A	P_{95}	P_{99}	H_o	H_e	F_{ST}
<i>Травянистые, кустарники</i>										
<i>Aristolochia contorta</i>	уязвимый*	4	97	23	1.28	19.6	20.7	0.090	0.090	0.162
<i>Oplopanax elatus</i>	уязвимый**	1	29	21	1.43	23.8	23.8	0.125	0.107	–
<i>Panax ginseng</i>	на грани исчезновения**	3	206	39	1.08	7.6	7.6	0.018	0.022	0.204
<i>Древесные</i>										
<i>Aristolochia manshuriensis</i>	угрожаемый**	4	273	18	1.24	23.6	23.9	0.12	0.11	0.065
<i>Pinus pumila</i>	не редкий	3	75	16	2.19	68.8	72.9	0.247	0.291	0.050
<i>Quercus dentata</i>	уязвимый**	4	116	18	2.36	50.0	59.8	0.198	0.199	0.018
<i>Q. mongolica</i>	не редкий	7	213	18	2.28	47.6	66.7	0.161	0.165	0.023
Редкие***					1.53	29.9			0.095	

Примечание: N_p , N_i , N_l – число исследованных популяций, растений и локусов, A – число аллелей на локус, P_{95} , P_{99} , % – полиморфность по 95 и 99 %-го критерию, H_o и H_e – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность, F_{ST} – доля межпопуляционной изменчивости, рассчитанная на основе F-статистик Райта; * – статус редкости приведен по Красной книге Приморского края [1]; ** – вид внесен в Красную книгу РСФСР [2]; *** – средние значения показателей генетической изменчивости на популяционном уровне для 54 редких видов растений [3].

Известно, что различные факторы влияют на состояние генофонда вида: микроэволюционные процессы, особенности репродуктивной системы, а также антропогенное воздействие. Однако вклад каждого из этих факторов может быть различен для конкретных видов в зависимости от их жизненной формы и эволюционного возраста. Показатели генетического полиморфизма для исследованных нами травянистых редких лесных видов значительно ниже, чем у древесных, что вполне соответствует статусу их редкости. Минимальные показатели выявлены у женьшеня настоящего *Panax ginseng*, популяции которого испытывают сильное антропогенное давление, при этом возобновление женьшеня в природе крайне затруднено. Структура популяций женьшеня в Приморье формировалась в прошлом под влиянием 2 основных факторов – потока генов, который шел от южных рефугиумов к северу после отступления ледника, и дрейфа генов, связанного в южных популяциях с т.н. "эффектом бутылочного горлышка", а на Сихотэ-Алине – с эффектом основателя при освоении более северных территорий. В настоящее время дрейф генов, в основном связанный с сокращением численности популяций, является преобладающим процессом в популяциях женьшеня, и усиливается инбридингом, обусловленным низкой плотностью растений и системой размножения вида. Уровень генетического разнообразия двух других видов – травянистой лианы *Aristolochia contorta* и кустарника *Oplopanax elatus* несколько выше, и значения показателей полиморфизма сопоставимы с приведенными для редких видов [3]. Как и в случае с женьшенем, популяции данных видов находятся под угрозой исчезновения из-за неконтролируемых сборов, так как оба растения имеют лекарственную ценность; снижение численности популяций приводит к потере разнообразия под влиянием дрейфа генов. Кроме того, для *Oplopanax elatus* известно, что семенное размножение неэффективно, и в природе заманиха размножается главным образом вегетативно [4]. Что касается *Aristolochia contorta*, проведены начальные этапы исследования системы размножения данного вида [5]. На основе полученных данных очевидно, что перекрестное

опыление затруднено из-за особенностей строения цветка и отсутствия достаточного количества подходящих опылителей, так что допустимо предположить, что и в этом случае имеет место вегетативное размножение. Как правило, для видов с преимущественно вегетативным способом размножения характерна высокая доля межпопуляционной изменчивости (для *Aristolochia contorta* – 16.2%), но для внутривидовой изменчивости влияние способа размножения до конца не выяснено и требует более тщательного изучения. Вероятно, в случае с этими видами наибольший вклад в формирование уровня разнообразия вносит эволюционная история вида. Заманиха и кирказон скрученный являются видами, переживающими значительную часть своей эволюционной истории в виде небольших изолированных популяций. Показатели изменчивости таких видов существенно ниже, чем у широкоареальных и распространенных видов [6].

Невысокий уровень полиморфизма обнаружен и в популяциях древесной лианы кирказона маньчжурского *A. manshuriensis* (табл.). Популяционно-генетический анализ выявил выраженную субпопуляционную структуру вида. Анализ генетических взаимоотношений выборок позволяет предположить, что основной вклад в формирование структуры вида вносит генетический дрейф, связанный с сокращением репродуктивного и эффективного размера популяций, в том числе обусловленным интенсивным антропогенным воздействием. При этом более высокие показатели изменчивости у *A. manshuriensis* по сравнению с *A. contorta* и *Panax ginseng*, вероятно, можно объяснить тем, что его популяции в южном Приморье существовали в период похолодания, т.е. являлись рефугиумами. Возможно, поэтому после похолодания кирказон маньчжурский не проходил через "бутылочное горлышко" и сохранил значительную часть своего внутривидового полиморфизма. Однако в настоящее время популяции, которые находятся в нижнем течении рек Нежинка и Ананьевка, близко к районам интенсивной хозяйственной деятельности, испытывают сильное антропогенное воздействие. Результаты, полученные с помощью программы "Bottleneck", подтверждают влияние дрейфа генов, связанное с недавним сокращением численности, на структуру популяций Нежинка и Ананьевка.

Максимальные значения показателей изменчивости выявлены в популяциях *Pinus pumila*, вида с обширным ареалом, перекрестноопыляемым, имеющим высокую плодовитость и своеобразный способ распространения семян с помощью птиц. Особенности биологии и размножения вида в данном случае определяют установленный высокий уровень полиморфизма. Незначительная дифференциация популяций (доля межпопуляционной изменчивости – 5%) характерна для видов, имеющих непрерывный ареал. Вероятно, изученные популяции кедрового стланика обладают единым генофондом на территории от Байкала до Камчатки.

Уровни генетической изменчивости в популяциях двух видов дуба *Q. mongolica* и *Q. dentata* были сходны со средними значениями для рода *Quercus* ($H_e = 0.186$ [34]). Дуб зубчатый в российской части ареала имеет прерывистое распространение и встречается достаточно редко. В 1988 году *Q. dentata* был включен в Красную книгу РСФСР (1988) и отнесен к редким видам растений. Однако, полученные оценки изменчивости для *Q. dentata* оказались значительно выше таковых, приведенных для редких видов (табл.) и сопоставимы с показателями для распространенного вида *Q. mongolica*. В своих местообитаниях дуб зубчатый формирует насаждения достаточно большой численности, что практически исключает возможность сколько-нибудь существенного влияния дрейфа генов на его генетическую изменчивость в настоящее время. Кроме того, на данном этапе исследования нельзя исключить обмен генами между двумя видами в симпатрических популяциях. Популяции *Q. mongolica* и *Q. dentata* слабо дифференцированы (табл.), что вероятно связано со способом опыления (ветроопыляемые). Это также косвенно свидетельствует о том, что интенсивность потока генов у дубов превышает интенсивность генетического дрейфа.

Таким образом, результаты исследования показали, что для растений дальневосточных лесов уровень генетического полиморфизма в большей степени определяет эволюционная история вида. Реликтовые виды, особенно элементы более теплолюбивой субтропической флоры (кирказоны, представители семейства Araliaceae), произрастают здесь на северной границе ареалов. Они представлены в основном малыми фрагментированными популяциями, часто приурочены к определенным местообитаниям, в процессе эволюции приспособились к выживанию в экстремальных для них условиях и имеют низкую конкурентоспособность. Уровень генетической изменчивости таких видов низок, и в случае изменений условий обитания они наиболее уязвимы. В настоящее время в результате антропогенных воздействий усиливается влияние дрейфа генов на состояние генофонда изученных видов. Не только сбор растений, но и нарушение местообитаний ведут к сокращению эффективного размера популяций, а для видов с фрагментированными и изолированными популяциями (женьшень, кирказоны маньчжурский и скрученный, заманиха) даже небольшое сокращение популяционного размера запускает процессы генетического дрейфа, что ведет к усилению инбридинга и уменьшению приспособленности популяций.

Полученные данные являются фундаментальной базой для прогнозирования динамики генофондов изученных видов, а также для мониторинга аллельных частот и популяционно-генетических процессов. Кроме того, полученные результаты имеют практическую значимость, прежде всего, для разработки и улучшения системы охранных мероприятий для изученных видов и для сохранения разнообразия дальневосточных лесов в целом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Красная книга Приморского края: Растения. Владивосток: АВК "Апельсин", 2008. 688 с.
2. Красная книга РСФСР. Т. 2. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
3. *Gitzenanner M.A., Soltis P.S.* Pattern of genetic variation in rare and widespread plant congeners // Amer. J. Bot. 2000. V. 87. P. 783-792.
4. *Журавлев Ю.Н., Коляда А.С.* Araliaceae: женьшень и другие. Владивосток: Дальнаука, 1996. 280 с.
5. *Наконечная О.В., Корень О.Г., Нестерова С.В., Горпенченко Т.Ю.* Структурные особенности гиннеца и андроеца *Aristolochia contorta* Bunge // Матер. IX съезда Русс. Бот. об-ва. Барнаул. 2003. С. 79.
6. *Hamrick J.L., Godt M.J.V., Sherman-Broyles S.L.* Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species // New Forests. 1992. V. 6. P. 95-124.

GENETIC DIVERSITY OF FOREST PLANTS FROM FAR EAST OF RUSSIA

O.V. NAKONECHNAYA, A.B. KHOLINA, N.M. VORONKOVA, O.G. KOREN

Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS
159, Prospect Stoletiya, VLADIVOSTOK, Russia, 690022

The levels of genetic diversity and intra-species differentiation were investigated for seven forestry plant species of Russian Far East. Comparative analysis have revealed factors maintaining an optimal level of polymorphism within each species (population genetic structure, mating system) as well as processes responsible for genetic diversity reduction (species evolutionary history, genetic drift, inbreeding). The data can be useful for the evaluation and prediction of a temporal and spatial dynamics of population gene pools.