

Модели отбора по фенотипическим признакам раннего периода жизни у *Pinus sylvestris* связаны с осадками и температурой вдоль климатического градиента в Европе

Хосе Альберто Рами́рез-Валиенте^{1,3}, Аида Соле-Медина^{1,2}, Таня Пюхайярви³, Оути Саволайнен³, Сандра Сервантес^{3,4}, Роберт Кесалахти³, Хеер⁶, Соня Т. Куыла^{3,5}, Тимо Кумпула³, Катрин^{3,4}, Ларс Оггеноорт^{7,8}, Ян Зибертц⁷, Дариус Данусевичус⁹, Эдуардо Нотивол¹⁰, Ракель Бенавидес¹¹ и Хуан Хосе Робледо-Арнунцио¹

¹Департамент лесной экологии и генетики, INIA-CIFOR, Ctra. де ла Корунья км 7,5, Мадрид 28040, Испания;

²Международная школа докторато, Университет Рей Хуана Карлоса, C/Tulipán

s/n, Мостолес 28933, Испания; ³Кафедра экологии и генетики, Университет Оулу, Оулу FIN-90014, Финляндия;

⁴Биоцентр Оулу, Университет Оулу, Оулу FIN-90014, Финляндия;

⁵Естественный

Институт ресурсов Финляндии (Люк), Йоикойнен 90570, Финляндия; ⁶Биология охраны природы, Университет Филиппа в Марбурге, Карл-фон-Фриш Штрассе 8, Марбург 35043, Германия; ⁷Экология растений и

Геоботаника, Университет Филиппа в Марбурге, Карл-фон-Фриш Штрассе 8, Марбург 35043, Германия; ⁸Швейцарский федеральный научно-исследовательский институт WSL, Цорхерштрассе 111, Бирменсдорф 8903, Швейцария;

⁹Факультет лесоведения и экологии Университета Витаутаса Великого, ул. 11, Академия, Каунас LT-53361, Литва; ¹⁰Unidad de Recursos Forestales, Центр исследований и

Технологии агроалиментарии Арагона (CITA), Avda. Монтана Нана 930, Сарагоса 50059, Испания;

¹¹Отдел биогеографии и глобальных изменений, LINCGlobal, Национальный музей науки

Naturales, CSIC, C/ Хосе Гути Эррес Абаскаль 2, Мадрид 28006, Испания

Автор для переписки:

Хосе Альберто Рами Рез-Валиенте

Электронная почта:

josealberto.ramirezvaliente@gmail.com

Получено: 17 апреля 2020 г.

Принято: 12 октября 2020 г.

Новый фитонолог (2021) 229: 3009–3025

doi: 10.1111/nph.17029

Ключевые слова: адаптация к климату, эмерджентность время, скорость роста, внутривидовой генетический изменчивость, естественный отбор, фенотипический пластичность, масса семян, смертность проростков.

Краткое содержание

Понимание динамики отбора является ключом к прогнозированию реакции видов деревьев на новые экологические условия в текущем контексте изменения климата. Однако, выбор закономерности, действующие на ранних стадиях набора, и их климатические факторы остаются в значительной степени неизвестными у большинства видов деревьев, несмотря на то, что это критический период их жизненного цикла.

Мы измерили фенотипический отбор по массе семян *Pinus sylvestris*, времени появления всходов и ранние темпы роста в течение 2 лет в четырех обычных садовых экспериментах, проведенных вдоль широтного градиента вида в Европе.

Для всех были обнаружены значительная фенотипическая пластичность и генетическая изменчивость среди популяций. измеренные фенотипические признаки. Жара и засуха отрицательно повлияли на приспособленность в южном места, но сильные дожди также снизили раннюю выживаемость в средних широтах. Климатически обусловленный направленный отбор был обнаружен для более высокой массы семян и более раннего времени появления всходов, в то время как форма Отбор по темпам роста проростков различался в зависимости от участка и популяции. Доказательства адаптивного и была обнаружена неадаптивная фенотипическая пластичность для времени появления и ранней скорости роста, соответственно.

Масса семян, время появления всходов и начальная скорость роста играют адаптивную роль на ранних стадиях.

P. sylvestris и климат оказывают сильное влияние на закономерности отбора по этим признакам, связанным с приспособленностью.

Введение

Широко распространенные случаи отмирания, вызванные в основном засухой и жарой волны, все чаще регистрируются в лесных экосистемах последние годы (Адамс и др., 2009; Ван Мантгем и др., 2009; Пэн и др., 2011; Андерегг и др., 2013; Уильямс и др., 2013; Аллен и др., 2015). Другие абиотические и биотические факторы, такие как вспышки вредителей, низкие температуры и обильные осадки, также являются причиной за то, что они стали причиной массовой гибели деревьев и сокращения лесов во многих регионы планеты (Крамер и др., 2008; Аллен и др., 2010; Ниу и др., 2014). Однако негативное влияние возросшей смертности, вызванной климатом, на ранних стадиях жизни лесных деревьев

сравнительно менее изучены, возможно, потому, что они менее заметны.

В то время как интерес к причинам глобальной гибели деревьев растет, современные знания о крупномасштабных моделях пополнения лесные деревья и их потенциальные климатические факторы более ограничены (Вальк и др., 2011; Бенавидес и др., 2013).

Виды деревьев особенно уязвимы к климатическим условиям во время решающего перехода от семени к рассаде и критического первые месяцы после появления (например, Кавендер-Барес и Баззаз, 2000; Mediavilla & Escudero, 2004). Процент жизнеспособных семена, достигшие стадии проростков и выживающие до первого года обычно составляет менее 10% в естественных условиях и даже < 1% в суровые условия (например, Кастро и др., 2005; Вискайно-Паломар

и др., 2014). Эти показатели смертности, которые намного выше, чем те, которые зарегистрированы в вышеупомянутых случаях отмирания взрослых деревьев, могут привести к сильным ранним селективным процессам, которые влияют на адаптацию на протяжении всего жизненного цикла (Donohue, 2005). Таким образом, измерение направления и величины отбора по фенотипическим признакам ранней стадии является ключом к прогнозированию способности видов деревьев реагировать на новые условия окружающей среды (Kingsolver & Pfennig, 2007; Hoffmann & Sgro, 2011).

Существует существенная информация о форме и масштабах естественного отбора по функциональным, жизненным и фенологическим признакам у короткоживущих видов растений (например, Etterson & Shaw, 2001; Etterson, 2004; Castro et al., 2005; Davis et al., 2005; Donovan et al., 2007). Также растет интерес к количественной оценке отбора признаков и его естественных драйверов у лесных деревьев (Alí a et al., 2014; Ramírez-Valiente et al., 2015; De la Mata et al., 2017; Warwell & Shaw, 2018, 2019). Хотя изменения в направлении и масштабах отбора в зависимости от климатических и экологических условий хорошо документированы у короткоживущих видов (например, Эттерсон, 2004; Donovan и др., 2009), очень немногие исследования показали их у саженцев деревьев. Например, Уорвелл и Шоу (2019) обнаружили, что отбор как по более высокой плотности семян, так и по ранней дате появления всходов увеличивался в засушливых условиях у саженцев сосны желтой (*Pinus ponderosa*). Рамирес-Валиенте и др. (2015) обнаружили, что отбор по определенной площади листьев саженцев пробкового дуба (*Quercus suber*) сместился с отрицательного (в пользу более склерофильных листьев) в засушливый год до нулевого в мезоклиматический год, тогда как отбор по размеру листьев показал противоположную картину. Эти исследования предоставляют некоторые доказательства климатически обусловленного отбора по фенотипическим признакам у саженцев лесных деревьев, но наше понимание остается ограниченным отдельными популяциями или узкими географическими масштабами.

Текущее изменение климата, вероятно, изменит модели отбора в популяциях деревьев. В Европе прогнозы, основанные на последних моделях, предполагают повышение годовой температуры на 2–4 °C к концу столетия (Jacob et al., 2014). Ожидается, что количество осадков увеличится зимой и уменьшится летом, со значительными региональными различиями (IPCC, 2013). Также прогнозируются более частые экстремальные погодные явления, такие как волны тепла, сильные засухи и явления обильных осадков (Jacob et al., 2014; Stott, 2016; Lhotka et al., 2018). Под новым селективным давлением сохранение популяций в их нынешних местах будет зависеть от фенотипической пластичности и адаптивной эволюции признаков, важных для приспособленности (т. е. адаптивных признаков) (Davis & Shaw, 2001; Etterson & Shaw, 2001; Shaw & Etterson, 2012). Пластические реакции могут включать функциональные, фенологические и онтогенетические корректировки. Если такие реакции полезны для приспособленности, фенотипическая пластичность считается адаптивной (Matesanz et al., 2010; Gianoli & Valladares, 2011). Однако фенотипическая пластичность может быть также неадаптивной или адаптивно нейтральной, если она оказывает отрицательное или нулевое воздействие на приспособленность (Van Kleunen & Fischer, 2005).

В этом исследовании нашей общей целью было определить закономерности и климатические корреляты отбора по массе семян, времени появления всходов и ранней скорости роста в широком европейском широтном распространении сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*; Дополнительная информация, рис. S1). Обширная генетическая дифференциация популяций была зарегистрирована для большого разнообразия признаков сосны обыкновенной

выживание, фенология, аллометрические паттерны, газообмен и дискриминация изотопа ^{13}C (например, Clegg & Zhang, 2001; Notivol et al., 2007; Reich & Oleksyn, 2008; Salmela et al., 2013; Matías & Jump, 2014; Seidel & Menzel, 2016; Kujala et al., 2017; Semerci et al., 2017). Такая внутривидовая генетическая изменчивость, по-видимому, является результатом адаптации к контрастным температурным и осадочным режимам, свету, фотопериоду и другим биотическим и абиотическим факторам (Savolainen et al., 2007). Фенотипическая пластичность при различных условиях полива и температуры также была зарегистрирована во многих признаках (Matías & Jump, 2014; Ramírez-Valiente & Robledo-Arnuncio, 2015; Seidel & Menzel, 2016; Semerci et al., 2017). Несмотря на эту очевидную способность адаптироваться к гетерогенным средам, в некоторых частях ареала вида было отмечено увеличение смертности (Allen et al., 2010; Anderegg et al., 2019). Оценка реакции сеянцев *P. sylvestris* на более теплый и изменяющийся климат будет иметь решающее значение для понимания динамики популяции и долгосрочной устойчивости лесов *P. sylvestris* (Rehfeldt et al., 2002; Savolainen et al., 2004; Reich & Oleksyn, 2008; Kuparinen et al., 2010).

Масса семян, скорость появления всходов и скорость роста сеянцев, как предполагается, играют важную роль в ранней приспособленности *P. sylvestris* в засушливых средиземноморских регионах (Castro, 1999, 2006; Castro et al., 2005). Генетическая дифференциация и фенотипическая пластичность для этих фенотипических признаков ранней стадии также были ранее описаны (Notivol et al., 2007; Salmela et al., 2013). Однако, как и в случае со многими другими деревьями, то, как отбор действует на ранних стадиях жизни и как изменение климата влияет на закономерности отбора, в значительной степени неизвестно для этого вида. Нашими конкретными целями в этом исследовании были: изучить степень, в которой климат влияет на приспособленность и изменяет направление и величину отбора на массу семян *P. sylvestris*, время появления всходов и ранние темпы роста сеянцев; проверить, различаются ли закономерности отбора в разных популяциях; и изучить адаптивную роль фенотипической пластичности во времени появления всходов и темпах роста.

Мы предположили, что засуха и высокие летние температуры снизят выживаемость, особенно в южных широтах, тогда как низкие зимние температуры будут иметь решающее значение для раннего выживания в северных районах (Rehfeldt et al., 2002; Reich & Oleksyn, 2008; Persson et al., 2010). Мы также предположили, что отбор по признакам ранней жизни будет отличаться в разных местах с разным климатом, отдавая предпочтение более тяжелым семенам, более раннему появлению и более быстрому развитию в южных условиях в качестве адаптации к суровому лету (Castro, 1999; Castro et al., 2005). Поскольку *P. sylvestris* имеет географическую структуру (Rehfeldt et al., 2002), мы также ожидали фенотипической дивергенции, приводящей к неравному отбору среди популяций, растущих в одной и той же среде. Наконец, мы предположили, что популяции, растущие в климатических условиях, схожих с их местной средой, будут демонстрировать более высокую приспособленность, чем нелокальные популяции.

Материалы и методы

Отбор проб шишек и извлечение семян

В начале 2017 года команды консорциума проекта GenTree в ЕС отобрали образцы шишек с 20–25 открытоопыляемых материнских растений.

деревья, случайно выбранные из 18 естественных популяций *P. sylvestris* L., охватывающих широтный градиент вида в Европе.

Материнские деревья находились на расстоянии не менее 50 м друг от друга. Шишки сушили на воздухе в течение нескольких дней, а после открытия пустые и наполненные были разделены путем декантации в воде. Материнская семья структура сохранилась в четырех популяциях, в то время как семена от разных матерей были объединены в каждой из других популяций. Семена хранились при температуре 4°C до посева.

Экспериментальная разработка и измерения

Весной 2017 года было проведено четыре общих садовых эксперимента по широтному градиенту вида в Испании, Германии, Литве и Финляндии на открытых участках с плоским рельефом.

и полное пребывание на солнце, так как *P. sylvestris* является пионером в области светолюбия вид, который пополняется под лесными прогалинами или после нарушений (de Шанталь и др., 2003). Были получены основные физические и химические свойства почв регионов происхождения и экспериментальных участков.

из <https://www.isric.org/explore/soilgrids> (Хенгль и др., 2017) и обобщены в таблице S1.

Испытания проводились по латинизированной схеме «строка-столбец» (см., например, Пьефо и др., 2015) с 42 строками и девятью столбцами, организованными в три повторения (т.е. блоки). 18 отобранных популяций были представлены в общих садах, но семена были индивидуальными

взвешивали только для четырех популяций, наиболее близких к экспериментальным сайты, на которых сосредоточено это исследование (таблица 1; рис. S1). На каждом Повторяемость, мы установили одну экспериментальную единицу на материнскую семья для каждой из этих четырех популяций. Экспериментальные единицы состоял из 16 семян, которые были посеяны по отдельности в соседних 30 см² восьмиугольные ячейки пластиковых сеток (Gutttagarden®, Gutta, Италия).

Перед посевом был снят слой почвы глубиной около 5 см для размещения сетки в поле, которые затем заполнялись просеянной почвой. Сетка Ячейки были открыты в нижней части и боковых стенках, поэтому корни были позволили прорасти в почву. Посев проводили в течение 1-4 дней с 14 по 22 июня 2017 года, в зависимости от сайта. Всего Было посеяно 23 191 семян, из которых 15 327 семян соответствовали

Для этого исследования использовались четыре популяции (четыре участка × четыре популяции × 18-20 семей/популяция × три повторения × 16 семян на экспериментальную единицу). Экспериментальный проект был разработан с использованием программного обеспечения CYCDESIGN (Уттакер и др., 2002).

На всех опытных участках после посева проводили полив. На самом южном участке в связи с чрезвычайно засушливыми условиями летом 2017 года поливали регулярно (каждые 2–4 дня) в течение 6 недель.

имитировать средний сухой сезон в этом районе. Мы отслеживали появление, выживание и время, необходимое для полного развития молодых особей иглы («время развития») каждые 2 или 3 дня до ноября

В 2017. Весной 2018 года, когда сошел снег, была зафиксирована выживаемость в течение зимы. Затем мы отслеживали выживаемость каждые 10-14 дней. до конца лета на финской и испанской площадках. На Выживаемость немецких и литовских сайтов в 2018 году была зафиксирована только на уровне конец лета. Общие сады часто пропалывали для снижения конкуренции со стороны растений, а также инсектициды и фунгициды применялись для уменьшения поедания травоядных насекомых и распространения грибковых заболеваний.

Мы измерили пять ранних переменных приспособленности: скорость появления в 2017 (количество семян, дающих видимые побеги или семядоли на поверхность земли в течение 2017 г./общее количество посеянных семян), выживаемость в 2017 г. (количество живых сеянцев в конце лета 2017/количество взшедших всходов в 2017 г.), выживаемость в 2018 г. (количество живых саженцев на конец лета 2018 г./количество саженцы живы на конец 2017 года), кумулятивная выживаемость (число живых сеянцев в конце эксперимента/количество взшедшие всходы) и кумулятивная приспособленность (количество живых особей в конце эксперимента/общее количество посеянных семян).

Наше определение совокупной приспособленности объединяет как возникновение, так и Показатели выживаемости. В качестве фенотипических признаков использовали массу семян, всхожесть время (время (д) от посева до появления всходов) и развитие время (время (д) от посева до полного опадения молодых иголок расширенный). Время развития использовалось как заменитель начального темпы роста, как результат логистической проблемы измерения рост точно в большом количестве появляющихся сеянцев (см. Чамбел и др., 2007).

Климатическая характеристика мест и популяций

Климатические переменные на экспериментальных участках были получены из метеостанции, установленные на объектах, национальные метеорологические сервисы и метеостанции KNMI Climate Explorer (<https://climate.knmi.nl/selectdailyseries.cgi>). Климатические данные семян Источники были получены с использованием WORLDCLIM за отчетный период. 1970–2000 (Фик и Хиджманс, 2017).

Различия в переменных приспособленности и фенотипических признаках среди
места и популяции

Для этого использовались биномиальные смешанные модели с функциями логической связи. тест на различия между популяциями и участками в пяти

Таблица 1 Географические и климатические переменные для мест сбора семян (популяций) и обычных участков садоводства *Pinus sylvestris*, использованных в данном исследовании.

	Страна	Долгота	Широта	Высота (м)	МАТ (°C)	АП (мм)	Температура воды в море
Население	Испания	3°48'37"с.ш.	41°01'41"W	1507	8,4	598	25.3
	Германия	13°08'15"с.ш.	53°15'47"E	77	8,1	575	21.9
	Литва	24°25'17"с.ш.	54°02'56"в.д.	139	6,1	635	22.5
	Финляндия	26°47'05"с.ш.	66°26'19"в.д.	192	0,3	531	19.3
Сайт	Испания	3°31'13"с.ш.	41°11'51"з.д.	1326	9,3	563	26.1
	Германия	8°46'00"с.ш.	50°48'08"в.д.	183	9,0	724	23.0
	Литва	23°54'49"с.ш.	54°53'42"в.д.	33	6,6	614	22.5
	Финляндия	25°28'56"с.ш.	65°00'28"в.д.	16	1,9	456	20.3

MAT, среднегодовая температура; AP, годовое количество осадков; TWM, максимальная температура самого теплого месяца. Климатические значения соответствуют средним для отчетного периода 1970–2000 гг. (получено из Worldclim: Fick & Hijmans, 2017).

двоичные переменные результата приспособленности: возникновение, выживание 2017, выживание 2018, кумулятивное выживание и кумулятивная приспособленность. Популяция, место и их взаимодействие считались фиксированными факторами эффекта.

Семья, вложенная в популяцию, строку, столбец и репликация и экспериментальная единица, вложенная в сайт, были обработаны как факторы случайного эффекта. Были реализованы линейные смешанные модели для времени появления и времени развития, используя те же Структура с фиксированным и случайным эффектом. Линейная смешанная модель также был запущен для проверки различий между популяциями в семенах масса. Поскольку семена были отобраны в полевых условиях, эта смешанная Модель включала только население как фактор с фиксированным эффектом и семью, вложенную в население как фактор со случайным эффектом. Обобщенные и линейные смешанные модели были подобраны с использованием LMERTEST (Кузнецова и др., 2017) и пакеты CAR (Фокс и Вайсберг, 2019) в R v.3.6.1 (группа разработчиков R, 2018).

Временные закономерности смертности и климатические факторы

Мы использовали модели пропорциональных рисков со смешанными эффектами Кокса (Кокс, 1972) для изучения временных закономерностей смертности рассады, и потенциальные климатические корреляции. Мы использовали пакет COXME (Therneau, 2020) в R v.3.6.1 (см. Методы S1 для подробностей уравнения). Мы провели эти анализы для всех участков в 2017 году и для Испания в 2018 году. Хотя мы регулярно отслеживали выживаемость в Финляндии в 2018 году, только 24 из 1351 саженца погибли, поэтому анализы не проводились в этом году. Модели были выполнены с использованием только летняя смертность как переменная отклика, поскольку зимняя Смертность 2017/2018 была очень низкой во всех садах. Сначала мы выполнили одну модель опасности на участок, включая население в качестве Переменная-предиктор с фиксированным эффектом и семья, вложенная в популяцию, строку, столбец, репликацию и экспериментальную единицу как переменные-предикторы со случайным эффектом. Чтобы оценить влияние климата, мы выполнили дополнительные модели опасности, в которые мы также включили предикторные переменные с фиксированным эффектом: средние максимальные температуры и осадки за неделю, предшествующую дню переписи. Взаимодействия «население × температура» и «население × осадки» также были включены в качестве факторов с фиксированным эффектом. Температура и осадки были стандартизированы на участках сделать коэффициенты сопоставимыми на разных сайтах. На испанском сайте в 2018 году коэффициенты осадков и температуры были полученные из отдельных моделей в результате мультиколлинеарности между этими двумя переменными, проверенными с использованием фактора инфляции дисперсии (VIF) (Чаттерджи и Хади, 2015). Количество дополнительных Вода, добавленная в течение первых 6 недель эксперимента в 2017 году, была неточно оценено на испанском сайте, поэтому коэффициенты для После этого периода были показаны температура и осадки, полученные с помощью подобранных моделей опасности (см. раздел «Результаты»).

Фенотипический отбор

Фенотипический отбор по признакам оценивался по Джанзену и Стерн (1998), который определяет $W_j(z) = P(W_j = 1 | z)$ как вероятность выжить (или появиться) для индивидуума в течение периода времени соответствующий j-му рассматриваемому компоненту приспособленности (например, выживаемость 2017), в зависимости от вектора фенотипических характеристик особи Значения признака z, выраженные как:

$$W_j(z) = \frac{e^{\alpha_0 + \alpha_1 z}}{1 + e^{\alpha_0 + \alpha_1 z}}$$

где α_0 — точка пересечения, а $\alpha = (\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_k)$ являются логистическими коэффициенты регрессии t_{ic} , связанные с вектором k-измерения T гарантированные фенотипические признаки $z = (z_1, z_2, \dots, z_k)$. Квадратичный (например стабилизирующий, разрушающий) отбор можно оценить путем сложения квадратичные члены модели логистической регрессии.

Значения признаков были стандартизированы до среднего значения 0 и дисперсии 1. Коэффициент логистической регрессии α для заданного признака был преобразован в приближенный дифференциал отбора (S) путем умножения его на среднее значение $[W_jz(1 - W_jz)]$ по особям.

Затем оценочные значения S умножаются на $1/W_jz$, чтобы преобразовать их относительной шкале приспособленности. В этом исследовании мы оценили дифференциалы отбора, которые объединяют прямой отбор по признаку и косвенный отбор, опосредованный фенотипическими корреляциями с другими черты. Градиенты отбора не оценивались, поскольку не все черты повлияли на те же компоненты приспособленности (например, время развития не повлияло на скорость появления всходов, поскольку ее можно измерить только в появились всходы).

Следуя Джанзену и Стерну (1998), мы использовали обобщенную линейную модель смешанные модели с фиксированными и случайными факторами эффекта. Мы провели анализ на двух уровнях (см. Etterson (2004) для похожей процедуры). Во-первых, мы оценили фенотипический отбор по всем популяций в пределах каждого участка, запустив одну модель на участок, которая включили интересующую черту как фактор с фиксированным эффектом (ковариат) и случайный эффект структуры (т.е. семья, столбец, строка, репликация, экспериментальная единица). Популяция также была включена в качестве фактор фиксированного эффекта, попытка учесть потенциальные различия среди популяций в приспособленности и генетических корреляциях с неизмеренные признаки приспособленности. Во-вторых, мы оценили фенотипический отбор для каждой комбинации участка и популяции, запустив модели, которые содержали интересующий признак (ковариату) как фактор с фиксированным эффектом и структуру случайного эффекта, как в предыдущих моделях (Эттерсон, 2004). Мы оценили квадратичный выбор, добавив квадратичные члены моделей с преобразованием и стандартизацией соответствующих логистических коэффициентов, которые были умножается на коэффициент 2, чтобы получить окончательные квадратичные дифференциалы (см. Lande & Arnold, 1983; Stinchcombe et al., 2008). Мы следовали обозначениям Phillips & Arnold (1989) для линейного (S) и квадратичные (C) дифференциалы выбора. Значимые оценки S считались доказательством направленного отбора, в то время как одновременное наблюдение значимой оценки C и промежуточного максимума (или минимума) функции приспособленности было рассматривается как доказательство стабилизирующего (или разрушающего) отбора (Митчелл-Олдс и Шоу, 1987; Шлютер, 1988).

Различия в выборе между участками были проверены с использованием смешанных модели, которые включали взаимодействие признака, участка и признака × участка, как Факторы с фиксированным эффектом. Мы также включили население в качестве фиксированного эффекта фактор в этих моделях. Затем, чтобы проверить различия в отбор среди популяций в пределах участков, мы дополнительно провели один модель для каждого участка, которая включала взаимодействие признака и признака × популяции в качестве факторов с фиксированным эффектом (см. Эттерсон (2004) для получения аналогичной информации) подход). Анализы фенотипического отбора были выполнены для каждого пяти компонентов фитнеса по отдельности (Уэйд и Калиш, 1989;

Fairbairn & Reeve, 2001). Мы использовали LMERTEST (Кузнецова и др., 2017) и CAR (Fox & Weisberg, 2019) пакеты в R 3.6.1 (Р Группы разработчиков, 2018) для анализа фенотипического отбора. Мы использовали GGLOT2 (Wickham, 2016), взаимодействия (Long, 2019) и пакеты выживания (Therneau, 2020) в R 3.6.1 для рисунков.

Следуя Карузо и др. (2006), мы исследовали, есть ли пластичность в время появления и развития было адаптивным путем: оценивая, если отбор по признаку в пределах участка соответствовал направлению пластических различий по этому признаку между участками; и проведение анализа фенотипического отбора по всем средам пластичность для каждой пары участков, регрессия относительной средней приспособленности по участкам против стандартизованных средних значений семейств; стандартизованная мера пластичности по участкам для каждого признака (см. Подробности см. в методах S1).

Результаты

Климат

Средние температуры за рассматриваемый период (1970–2000 гг.) следовал широтной кривой, при этом более южные популяции имели более высокие средние летние температуры (таблица 2).

На экспериментальных участках температура также показала отрицательную тенденцию с широтой для некоторых, но не для всех месяцев, и различиями между немецкими и литовскими сайтами были вообще минимальными (Таблица 2). В целом, летние температуры, зафиксированные в экспериментальные площадки в 2017 году, и особенно в 2018 году, были теплее средних значений в географически ближайших популяциях (таблица 2).

Летние осадки в течение отчетного периода (1970–2000) был ниже в южных популяциях, особенно в Испании в июле и августе (таблица 2). На экспериментальных участках количество осадков было выше в Германии в 2017 году и в Литве в 2018 г., и самый низкий показатель в Испании в оба года (таблица 2). Различия между осадками, зарегистрированными на общих садовых участках в течение периода исследования и в местах происхождения населения

в течение отчетного периода были значительными, но они не демонстрируют единообразную картину на всех четырех участках (таблица 2).

Различия между участками и популяциями в приспособленности и фенотипические признаки

Обобщенные смешанные модели выявили существенные различия между сайтами и популяцией и сильное взаимодействие популяции \times сайт в все пять рассмотренных компонентов фитнеса (таблица 3). Немецкие популяция имела самые высокие показатели появления в Испании (0,83), Литве (0,53) и Финляндии (0,55), но не в Германии, где испанское население имело самый высокий показатель

Коэффициент появления (0,44; Рис. 1а). Самые высокие показатели выживаемости были наблюдались на финском участке в оба года исследования, 2017 (0,89–0,92) и 2018 (0,98–1,00) (рис. 1б,в), а самые низкие были в Литва в 2017 году (рис. 1б) и Испания в 2018 году (рис. 1в), при этом большие различия между популяциями на последнем участке (0,97 и 0,03 для испанского и финского населения соответственно). В целом популяции не имели более высокой кумулятивной выживаемости или приспособленность в местах, которые были климатически и географически наиболее близки к ним (рис. 1г,д).

Линейная смешанная модель массы семян показала значительные различия среди популяций, которые следовали отрицательному широтному направлению. Закономерность, то есть популяции из более низких широт имели более крупные семена (Таблица 3; Рис. 1f). Время появления и время развития показали значительные различия между участками и популяциями, с значимое взаимодействие популяции \times участка в линейных смешанных моделях (Таблица 3). В целом, всходы появились раньше в Испании и позже в Германии, но с различиями среди населения (рис. 1g). Испанское (15,5–17,2 дн.) и немецкое (14,4–18,5 дн.) население имели самое раннее появление в садах, тогда как литовский популяция (20,1–24,0 дн.) имела самое позднее появление во всех садах (Рис. 1g). В целом, время развития было больше в Финляндии и Испании, что указывает на более медленные темпы роста на ранних стадиях на этих участках, но с различиями среди популяций (рис. 1h). В среднем Немецкое (15,1–26,4 дн.) и испанское (13,5–26,5 дн.) население

Таблица 2 Ежемесячное количество осадков (Рр, в мм) и средняя максимальная температура (Тmax, в °С) в четырех распространенных садах *Pinus sylvestris* для трех Месяцы (июль, август, сентябрь) в 2017 и 2018 годах, в течение которых наблюдалось появление и наибольшая смертность.

	Июль			Август			Сентябрь		
Сайт	Ссылка	2017	2018	Ссылка	2017	2018	Ссылка	2017	2018
Финляндия									
ПП	73,0	56,3	24,7	67,0	100,3	85,5	54,0	40,2	62,8
Тмакс	17,4	20,6	26,7	14,5	18,0	20,5	9,3	12,5	14,9
Литва									
ПП	83,0	76,8	138,4	66,0	55,8	65,6	59,0	56,1	88,4
Тмакс	19,2	21,7	25,4	18,5	23,3	25,0	13,9	20,3	17,4
Германия									
ПП	65,0	110,8	20,4	57,0	134,6	24,6	44,0	44,2	52,8
Тмакс	19,5	23,6	28,6	19,2	22,6	26,7	15,6	17,4	20,7
Испания									
ПП	25,0	НД	2,3	23,0	49,3	7,9	42,0	0,3	0,8
Тмакс	20,8	25,1	23,9	20,9	24,9	25,9	17,6	19,2	22,5

Справочные данные соответствуют средним значениям за период 1970–2000 гг. в местах первоначального происхождения четырех исследованных источников. (получено из Worldclim: Fick & Hijmans, 2017). NA, данные недоступны, поскольку в течение первого месяца был добавлен дополнительный полив.

Таблица 3 Результаты смешанных моделей для переменных приспособленности и фенотипических характеристики, измеренные в обычных садах *Pinus sylvestris*.

	df	χ^2	P
Возникновение			
Сайт	3	66.6	< 0,001
Население	3	77.2	< 0,001
Сайт × население	9	206.7	< 0,001
Семья (население)	1	114.8	< 0,001
Выживание 2017			
Сайт	3	136.8	< 0,001
Население	3	23.2	< 0,001
Сайт × население	9	29.6	< 0,001
Семья (население)	1	4.7	0,030
Выживание 2018			
Сайт	3	65.4	< 0,001
Население	3	105.2	< 0,001
Сайт × население	9	132.1	< 0,001
Семья (население)	1	0.0	0,999
Кумулятивное выживание			
Сайт	3	148.5	< 0,001
Население	3	52.2	< 0,001
Сайт × население	9	155.6	< 0,001
Семья (население)	1	0.1	0,708
Совокупная пригодность			
Сайт	3	66.8	< 0,001
Население	3	84.2	< 0,001
Сайт × население	9	158.8	< 0,001
Семья (население)	1	55.4	< 0,001
Масса семян			
Население	3	564.2	< 0,001
Семья (население)	1	9886.3	< 0,001
Время появления			
Сайт	3	33.8	< 0,001
Население	3	107.2	< 0,001
Сайт × население	9	36.3	< 0,001
Семья (население)	1	62.8	< 0,001
Время развития			
Сайт	3	122.8	< 0,001
Население	3	40.0	< 0,001
Сайт × население	9	65.1	< 0,001
Семья (население)	1	3.3	0,069

Местоположение и население были фиксированными факторами эффекта. Семья вложена в Популяцию была фактором случайного эффекта. Результаты для факторов случайного эффекта репликация, столбец, строка и экспериментальный блок не показаны для простота. Показаны степени свободы (df), хи-квадрат (χ^2) и значимость P-значений. Значимость эффектов ($P < 0,05$) выделена жирным шрифтом. Примечание что эффект «места» не может быть оценен для массы семян, поскольку семена были собранных в популяциях происхождения.

имели самое быстрое развитие по всем сайтам (т.е. более быстрый рост ставки), тогда как финское население (20,7–28,0 дн.) имело самое медленное развитие из всех участков (рис. 1з).

Временные закономерности смертности и климатические факторы

Смешанные модели пропорциональных рисков Кокса выявили контрастные закономерности временной смертности в разных местах и популяциях (рис. 2). В 2017 году около 70% случаев смерти произошло в течение первых 15 дней. после появления в Германии, Литве и Финляндии (рис. 2). Напротив, в испанском регионе выживаемость постепенно снижалась время (рис. 2). В 2018 году высокие показатели смертности наблюдались в основном в

вторая половина сухого сезона в Испании, со значительными различиями среди популяций (рис. 2). Температура и осадки представили высокослабые коэффициенты на всех участках (рис. 3).

В Испании более высокие температуры были в значительной степени связаны с увеличением показателей смертности (т.е. положительный коэффициент) на протяжении Летом 2017 и 2018 гг. (рис. 3). Меньше осадков также был в значительной степени связан с повышенным уровнем смертности в оба года в этом саду (т.е. отрицательный коэффициент), особенно в 2018 (рис. 3). В Германии показатели смертности были в основном связаны с меньшим количеством осадков летом 2017 года (рис. 3). В Литве более высокая смертность была связана с большим количеством осадков и более низкими температурами в начале лета, когда показатели смертности были самыми высокими (рис. 3). Во втором полугодии лета, напротив, более высокие показатели смертности были связаны с меньшим количеством осадков в этом саду (рис. 3). В Финляндии повышенные показатели смертности были значительно связаны с более высокими температурами и меньшее количество осадков в течение первого месяца после появления всходов, и лишь слабо связана с температурой в течение короткого периода после первого месяца (рис. 3). Модели также выявили взаимодействие популяции и осадков в Литва и Испания в 2017 и 2018 годах, что свидетельствует о том, что Связь между осадками и уровнем смертности зависела от численности населения в этих двух садах (рис. S2).

Фенотипический отбор

Фенотипический анализ отбора, объединяющий популяции в пределах На всех участках наблюдался направленный отбор в пользу большей массы семян (значительные положительные оценки S) при рассмотрении скорости появления всходов как компонента приспособленности (рис. 4; таблица S2). Квадратичный коэффициенты (C) регрессии скорости появления всходов на семенах масса была значительной в Германии и Финляндии (что указывает на нелинейная связь), но не было никаких доказательств стабилизации выбор, так как форма предполагаемой функции приспособленности не демонстрируют четкий промежуточный максимум в диапазоне наблюдаемые фенотипы (рис. 4). Масса семян также находилась под положительным направленным отбором при рассмотрении либо выживания 2017 или выживание 2018 как компонент фитнеса, но в основном в Испанский сайт, указывающий, что более тяжелые семена были особенно важно для выживания рассады в самом теплом и сухом месте (Рис. 4; Таблица S2). Регрессия кумулятивной приспособленности сеянцев по Масса семян также подтвердила положительный направленный (а не стабилизирующий) отбор на последнем (рис. 4).

Анализ фенотипического отбора также показал, что саженцы, которые появились раньше, имели более высокую вероятность выживания (как указано значительными отрицательными линейными различиями в отборе для появления время) в течение первого года (2017) в Испании и Литве (рис. 5; Таблица S2). Однако мы также обнаружили комбинацию значительных положительных оценок квадратичного отбора (C) и четкий промежуточный минимум приспособленности в диапазоне наблюдаемых время появления в Германии (рис. 5; таблица S2), что указывает на разрушительный отбор по времени появления на этом участке в 2017 году, где ранее, но и позднее появление благоприятствовало выживанию рассады. Рассматривая кумулятивное выживание как компонент приспособленности, все участки показали отрицательное значение S для времени появления, что указывает на то, что общий выбор благоприятствовали раннему появлению (рис. 5; таблица S2). Германия и

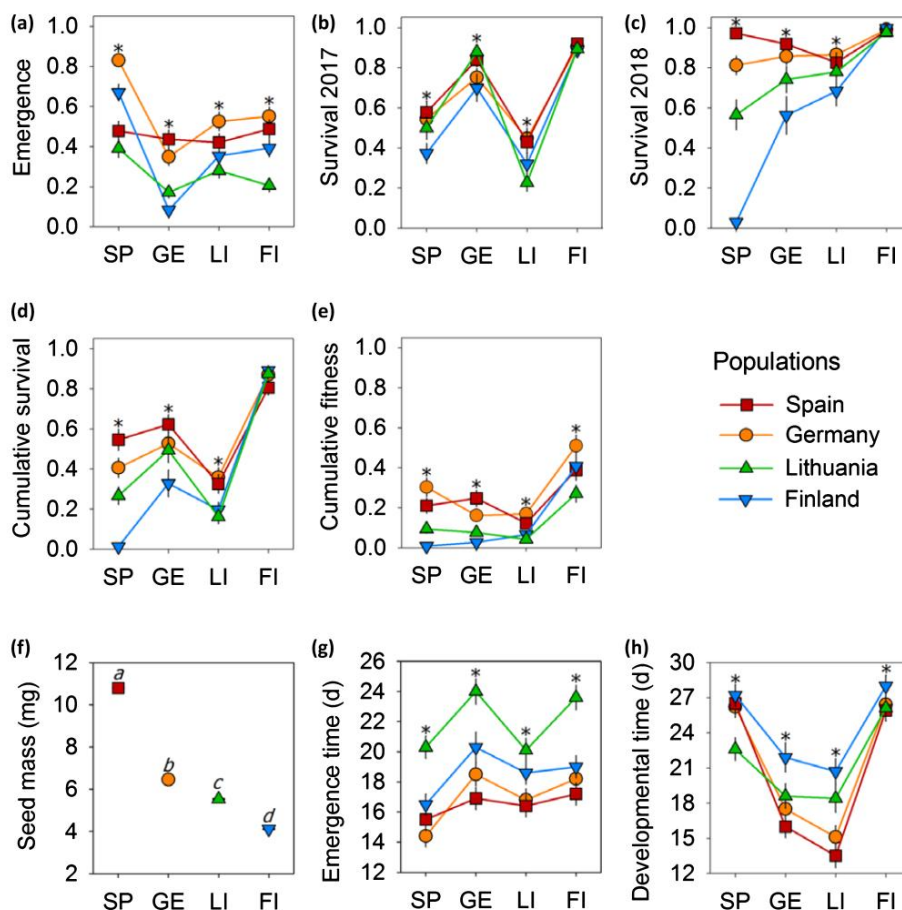


Рис. 1. Наименьшие квадратичные средние значения переменных приспособленности на ранней стадии (a–e) и фенотипических признаков (g, h) четырех изученных популяций *Pinus sylvestris* (круги) на Четыре места исследования (ось x). Места: SP, Испания; GE, Германия; LI, Литва; FI, Финляндия. Вертикальные полосы обозначают SE, а звездочки (*) обозначают значимые различия среди популяций в пределах участков. Панель (f) показывает наименьшие квадраты средних значений массы семян для изученных популяций, с популяциями, представленными на оси x и разные буквы, указывающие на значимые ($P < 0,05$) различия между популяциями с использованием post hoc тестов. В (f) SE полосы скрыты за точками.

В Финляндии также был положительный С, но без четкого промежуточного минимума приспособленности (рис. 5; таблица S2).

Оценки формы и интенсивности отбора на сеянцах
время развития было разным на разных участках, особенно в
2017 (рис. 5; таблица S2). В этом году наблюдался значительный отрицательный
линейный направленный отбор по времени развития (т.е.
увеличение выживаемости с более быстрыми ранними темпами роста) в Испании
(отрицательно значимый S) (рис. 5; таблица S2). Напротив, саженцы
с самыми быстрыми началами роста были те, у которых были самые низкие
вероятности выживания в Литве (положительная значимая S). Кроме того, саженцы
с самыми низкими ранними темпами роста также показали
снижение выживаемости как в Литве, так и в Германии (отрицательная значимая
величина S), стабилизирующая модель отбора, подтвержденная промежуточным
максимумом приспособленности и значимыми квадратичными коэффициентами
(рис. 5; Таблица S2). Результаты были похожими, учитывая кумулятивное
выживание как компонент приспособленности, хотя мы также наблюдали
слабый, но значимый отрицательный S в Финляндии.

Анализ фенотипического отбора, проведенный для отдельных популяций в пределах участков, выявил значительные межпопуляционные различия в линейном отборе по массе семян в Герми-
ушки, где более тяжелые семена были значительно более сильно отобраны (большой положительный S) для популяций с более светлыми семенами (рис. 6а-д;

см. также рис. 1с). Это селективное различие было опосредовано как снижением всхожести и выживаемости семян меньшего размера в последних популяциях. Различия между популяциями в Величина отбора по времени появления всходов была незначительной в большинстве случаев, за исключением более сильного отбора по более ранним срокам возникновения испанского и немецкого населения, наблюдаемое в Литовский участок (рис. 6е–h). Аналогично, различия между популяциями в дифференциалах отбора по времени развития не были значительными, за исключением более сильного отбора по более быстрому раннему росту для Литва против Финляндии на литовском участке (рис. 6i–l). Различия между популяциями в квадратичных дифференциалах (C) для семян масса, время появления и время развития, как правило, не были значимы оба (таблица S3).

Используя выживание 2017 года в качестве компонента приспособленности, мы обнаружили значительный положительный линейный отбор по пластичности времени появления. между литовскими и немецкими садами и между литовскими и финские сады (таблица S4; рис. 7). Напротив, мы обнаружили значительный отрицательный линейный отбор на пластичность развития время между немецким и испанским и между литовским и испанские сады (таблица S4; рис. 7). Отбор с использованием выживания 2018 г., а также кумулятивная выживаемость и квадратичный отбор с использованием любого компонента приспособленности в целом оказались незначимыми (таблица S4).

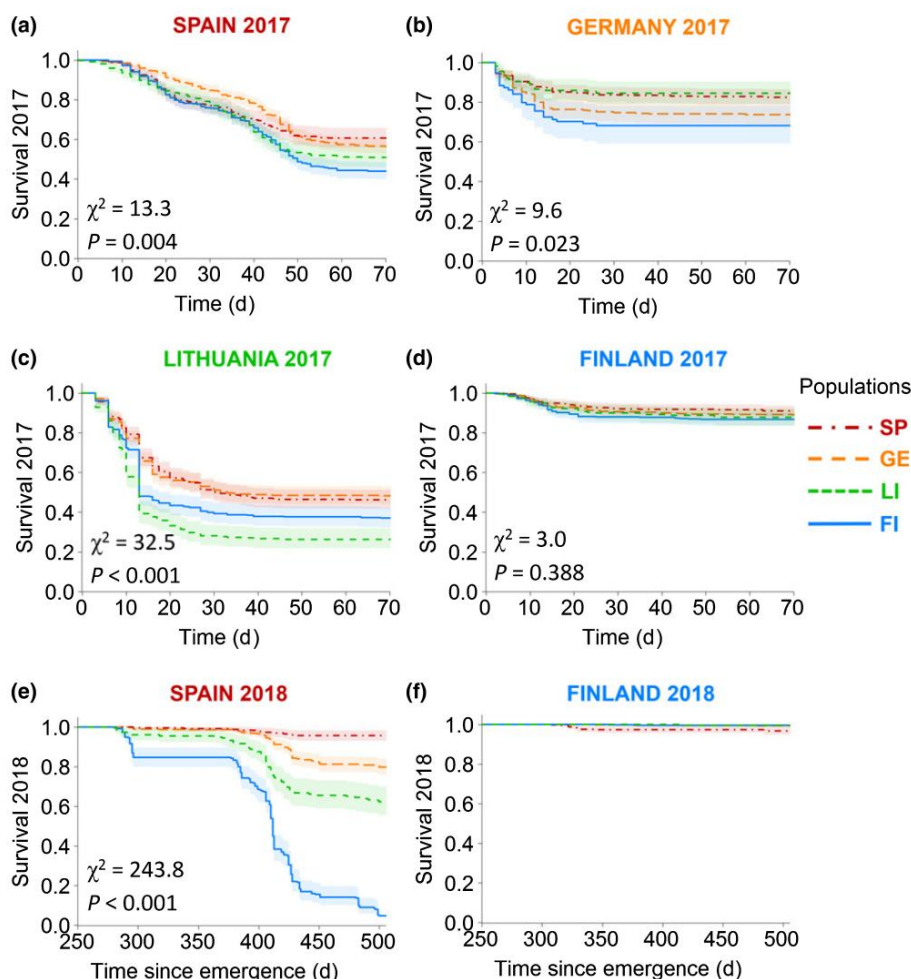


Рис. 2 Вероятности выживания саженцев для четырех изученных популяций *Pinus sylvestris* (Испания (SP), Германия (GE), Литва (LI) и Финляндия (FI)) на четырех общих участках сада в 2017 г. (a–d) и в южных и северных садах в 2018 г. (e, f). Затененные полосы представляют собой 95% доверительные интервалы. Значения хи-квадрат (χ^2) и P из смешанных моделей пропорциональных рисков Кокса показаны для популяционного фактора. Вероятности выживания в 2018 г. относятся к живым саженцам после зимы 2017/2018 гг. Смешанные модели рисков не применялись для Финляндии в 2018 г. из-за низкой смертности, наблюдавшейся в тот год (подробности см. в разделе «Материалы и методы»).

Обсуждение

Различия в моделях отбора среди сред и роль температур и осадков

Анализ фенотипического отбора показал, что отбор по массе семян, времени появления всходов и времени развития различался между участками исследования для большинства компонентов приспособленности. Рассматривая выживание как компонент приспособленности, отбор по более высокой массе семян в основном наблюдался на самом сухом и теплом участке, вблизи южной границы распространения *P. sylvestris* (таблица 1; рис. 4). Кроме того, на испанском участке модели опасности показали, что смертность была положительно связана с температурой и отрицательно связана с осадками как в 2017, так и в 2018 году (рис. 3). В недавнем обзоре Лесли и др. (2017) обнаружили положительную связь между среднегодовой температурой и объемом семян у *Pinaceae*. Другие авторы также предположили, что меньший размер семян/масса предпочтительны для видов из более сезонных, более холодных сред (Руэда и др., 2017; Рубио де Касас и др., 2017; Салазар-Тортоса и др., 2020).

Кроме того, положительные ассоциации между массой семян и выживаемостью были зарегистрированы у видов, населяющих регионы с выраженными сухими сезонами (например, Moles & Westoby, 2004; Gomez, 2004; Ramí rez-Valiente et al., 2009; Larson et al., 2015; Lebrija-Trejos et al., 2016), включая виды сосен (Parker et al., 2006; Cendan et al., 2013; Zas et al., 2013). Фактически, Salazar-Tortosa et al. (2020) обнаружили последовательные положительные ассоциации между массой семян и засушливостью как внутри, так и среди подвидов *Pinus*. Эти авторы предположили независимые или повторяющиеся события положительного отбора на более тяжелых семенах в засушливых условиях. Положительная связь между массой семян и выживаемостью в засушливых условиях обычно объясняется тем, что более крупные семена имеют больше резервов для производства сеянцев с более крупными приростами и/или более глубокими корнями (Westoby et al., 1992, 2002; Surles et al., 1993; Castro, 1999; Leishman et al., 2000; Wennstrom et al., 2002; Parker et al., 2006; Blade & Vallejo, 2008; Ti 'scar & Lucas, 2010; Zas et al., 2013). Более того, более крупные семена могут быть связаны с аллометрическими моделями (Lloret et al., 1999); например, Ramí rez-Valiente & Robledo-Arnuncio (2015) обнаружили положительную связь между

Масса семян и выживаемость проростков в засушливых условиях у *P. sylvestris*, что объяснялось более низким соотношением иголок и корней в сеянцы из более тяжелых семян. Аналогично, Mat'as & Jump (2014) наблюдалось более высокое выживание сеянцев *P. sylvestris* для южных провинций с более крупными семенами, чем для северных популяций с более мелкие семена, связанные с более высоким вкладом корней в будущий.

Также были выявлены различия между участками по величине отбор по массе семян с учетом всхожести как компонента приспособленности, причем связь была значительно положительной на всех участках (рис. 4; Таблица S2). В целом, чем больше объем резервов в более тяжелых семян увеличивает шансы развития эмбриона и прорастания (Castro et al., 2006). Однако некоторые авторы предполагают, что прорастание и появление всходов также могут быть вызваны составом семян (например, содержанием крахмала и белка) независимо от их масса (Vleeshouwers et al., 1995; Dyer, 2004; Van Molken и др., 2005). Сообщаемые связи между массой семян и скоростью появления всходов у разных видов *Pinus* сильно различаются по знаку и масштабы (например, Parker et al., 2006; Blade & Vallejo, 2008; Wahid & Bounoua, 2013; Larson et al., 2015; Calvo et al., 2016; Суарес-Видаль и др., 2017). Внутри видов ассоциации между массой семян и прорастанием/всхожестью, по-видимому, зависят от популяции и/или среды. В *P. sylvestris*, либо положительный или отсутствие связи между массой семян и прорастанием/всхожестью были зарегистрированы для разных популяций (Райх и др., 1994; Кастро, 1999 г.; Рамирес-Валиенте и Робледо-Арун시오, 2015).

Множественные механизмы, зависящие от генетики и окружающей среды вероятно, лежат в основе потенциального влияния массы семян на успешность прорастания и появления всходов, что исключает наличие устойчивых ассоциаций (например, Истон и Кляндорфер, 2008).

Результаты по времени появления и времени развития также показали контрастный выбор среди сайтов, но закономерности были комплекс. В основном, саженцы с самыми ранними сроками появления всходов показали увеличение выживаемости во всех местах исследования, но особенно в первом летом в Испании и Литве (рис. 5), два участка с самые низкие показатели выживаемости. Связь между временем появления и выживание было тщательно изучено у видов, населяющих сезонный климат (например, Страттон, 1992; Сейва и Кикудзава, 1996; Seiya, 2000; Simons & Johnston, 2000; Donohue, 2002; Shi-mono & Kudo, 2003; Castro, 2006; Benard & Toft, 2007; War-well & Shaw, 2019). Как правило, наблюдается отбор в пользу

раннее прорастание и появление (см. обзоры Verdu & Traveset, 2005; Donohue et al., 2010). Ранние всходы обычно имеют больше времени для развития, потенциальное преимущество для сопротивления

неблагоприятные условия в конце вегетационного периода. В нашем исследовании, доступ к эфемерно доступной воде может объяснить более высокий

Выживаемость рано появившихся всходов наблюдается в самых теплых и самое сухое место в Испании (см. Warwell & Shaw, 2019 для дальнейшего обсуждения). Более высокая устойчивость к экстремально дождливому периоду, который был связан с большей частью смертности в Литве, может объяснить

Преимущества выживания рано появившихся саженцев на этом участке. Напротив, некоторые исследования также сообщили о более высокой выживаемости поздно появившихся саженцев (например, Shimono & Kudo, 2003). На нашем немецком участке исследования сильный положительный квадратичный дифференциал отбора в сочетании с четким промежуточным минимумом в функции приспособленности

указывало на то, что раннее, но также и позднее появление благоприятствовало выживанию

в первое лето на этом месте. Однако мы не смогли определить любое конкретное местное климатическое событие, предотвращение которого могло бы иметь благоприятствовало позднему появлению.

Время развития в нашем исследовании представляет собой время, необходимое для производства молодых иголок у сеянцев и является мерой раннего темпа роста *Pinus sp.* (Chambel et al., 2007). Основные результаты для этой черты показали, что на испанском сайте время развития находилось под сильным отрицательным направленным отбором (т.е. более быстрым начальным темпом роста монотонно увеличивали выживаемость), тогда как в Литве и, в меньшей степени, в Германии были получены существенные доказательства стабилизирующего отбора по этому признаку, причем как самые быстрые и самые медленные ранние темпы роста снижают показатели выживаемости (Рис. 5). В Испании, где условия были теплыми и сухими, растущий быстрее на ранних стадиях может быть полезным за счет улучшения доступа к более глубокой почвенной воде. Фактически, как упоминалось ранее, корневые инвестиции тесно связаны с выживанием в засушливых условиях у *P. sylvestris* (Matías & Jump, 2012; Ramírez-Valiente & Robledo-Arnuncio, 2015). И наоборот, высокие инвестиции в надземный рост могут сократить ресурсы, доступные для того, чтобы выдержать некоторые стресс и может объяснить сильный выбор более медленных или средних темпов роста в Литве и Германии.

Различия в отборе среди популяций

Принимая во внимание совокупный показатель пригодности для двухлетнй периода, мы обнаружили, что величина предполагаемых линейных различий отбора по массе семян значительно различалась среди популяций

два места, Германия и Финляндия, так что фенотипический отбор по массе семян был сильнее в популяциях с более легкими семенами (рис. 6). Этот результат согласуется с более крутым наклоном кривой приспособленности. функции для более низких значений массы семян, найденных при объединении популяций в пределах участков (рис. 4). Анализ также показал, что большинство популяции продемонстрировали сильный положительный направленный отбор семенная масса в их местной среде обитания в годы исследований (рис. 6), несмотря на это, мы наблюдали существенную разницу в размерах семян в пределах популяций. Множество причин могли бы объяснить сохранение фенотипической дисперсии в размере семян в пределах популяций при явно сильном направленном отборе: например, более теплые условия в годы исследования, вызывающие различные селективные режимы, отличные от средних климатических значений в местах произрастания семян; генетические корреляции между признаками (Assis et al., 2016); материнская приспособленность компромиссы между размером и количеством семян, что приводит к конфликты между матерью и потомством из-за распределения ресурсов отдельные семена (Шаанкер и др., 1988); фенотипическая изменчивость в масса семян в результате различий в окружающей среде и материнских эффекты во время созревания; и временно колеблющийся отбор.

Популяционные различия в фенотипическом отборе при появлении
время наблюдались только на литовском участке (рис. 6).
Различия в отборе среди популяций на этом участке не могли
просто объясняется средними значениями признаков популяций.
Например, испанское и немецкое население практически
то же время появления (16,21 против 16,26 дня соответственно), но
значительно отличались в линейных дифференциалах отбора по этому признаку
(0,57 против 0,27), что указывает на более сильный отбор в первом случае
(Рис. 6). Аналогичные закономерности наблюдались и для времени развития.
Например, литовское и финское население не

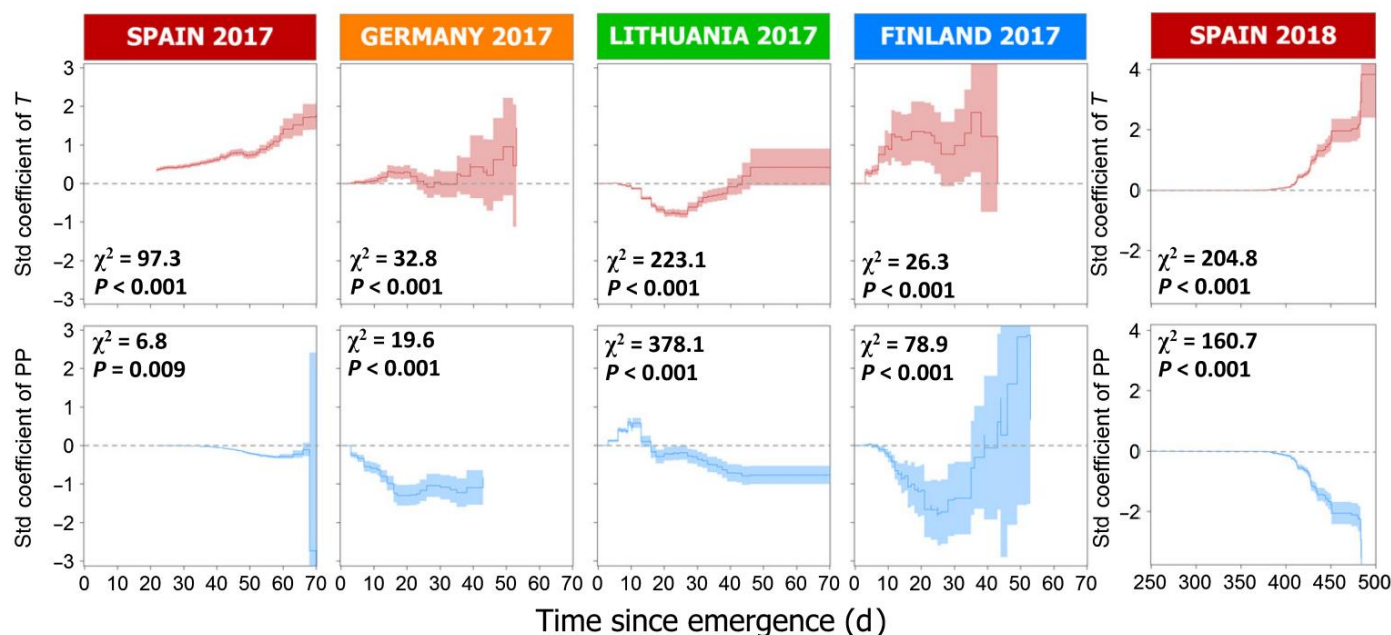


Рис. 3 Влияние температуры и осадков в течение предыдущей недели на смертность сеянцев *Pinus sylvestris*. Стандартизированные (std) коэффициенты для температуры (T; верхние панели, красные линии) и осадков (PP; нижние панели, синие линии) смешанных моделей пропорциональных рисков Кокса, подобранных на четырех обычных садовых участках (Испания, Германия, Литва и Финляндия) в 2017 году и на испанском участке в 2018 году. Затененные полосы представляют 95% доверительные интервалы. Показаны значения хи-квадрат (χ^2) и P из моделей рисков. Коэффициенты для температуры и осадков на испанском участке в 2018 году были оценены в отдельных моделях в результате высокого фактора инфляции дисперсии (VIF) при совместной подгонке обеих переменных.

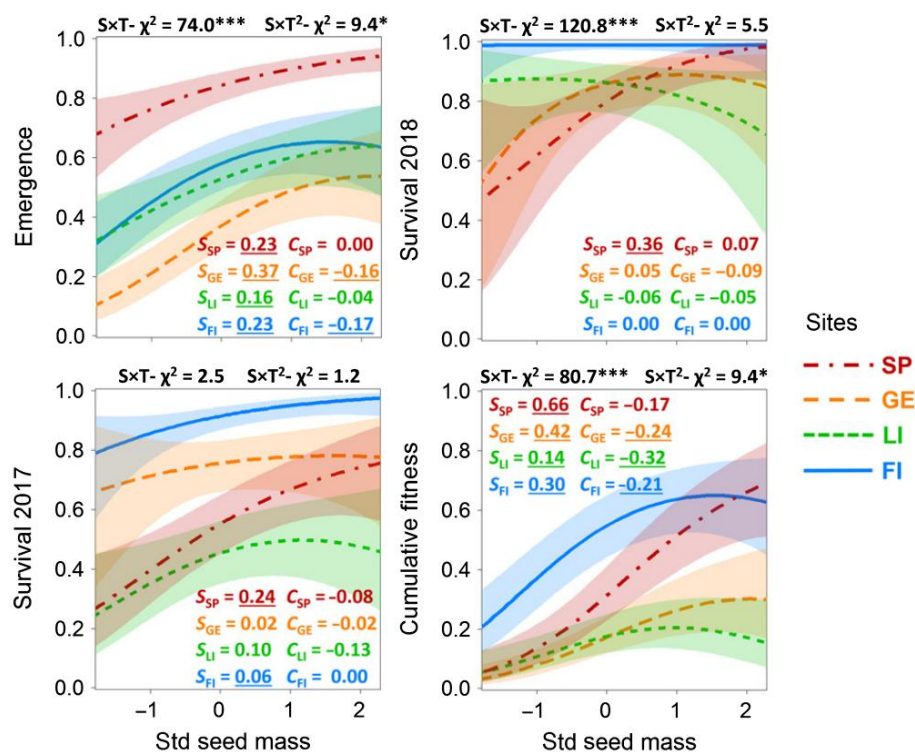


Рис. 4. Связь между массой семян *Pinus sylvestris* и переменными приспособленности сеянцев, измеренными на четырех обычных садовых участках в Испании (SP), Германии (GE), Литве (LI) и Финляндии (FI). Расчетные значения линейных (S) и квадратичных (C) дифференциалов отбора показаны для каждого признака и участка. Затененные полосы представляют 95% доверительные интервалы. Цвет и нижние индексы дифференциалов отбора указывают на участок (SP, GE, LI, FI). Значения хи-квадрат (χ^2) и P для дифференциалов отбора участка \times признак (S \times T) и участок \times признак (P \times T) были получены с использованием смешанных моделей. ***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$. Значимые признаки (S \times T) и участок \times признак (P \times T) подчеркнуты. Точки данных для подгонки функций не показаны для простоты. Оси x показывают стандартизированные (std) значения.

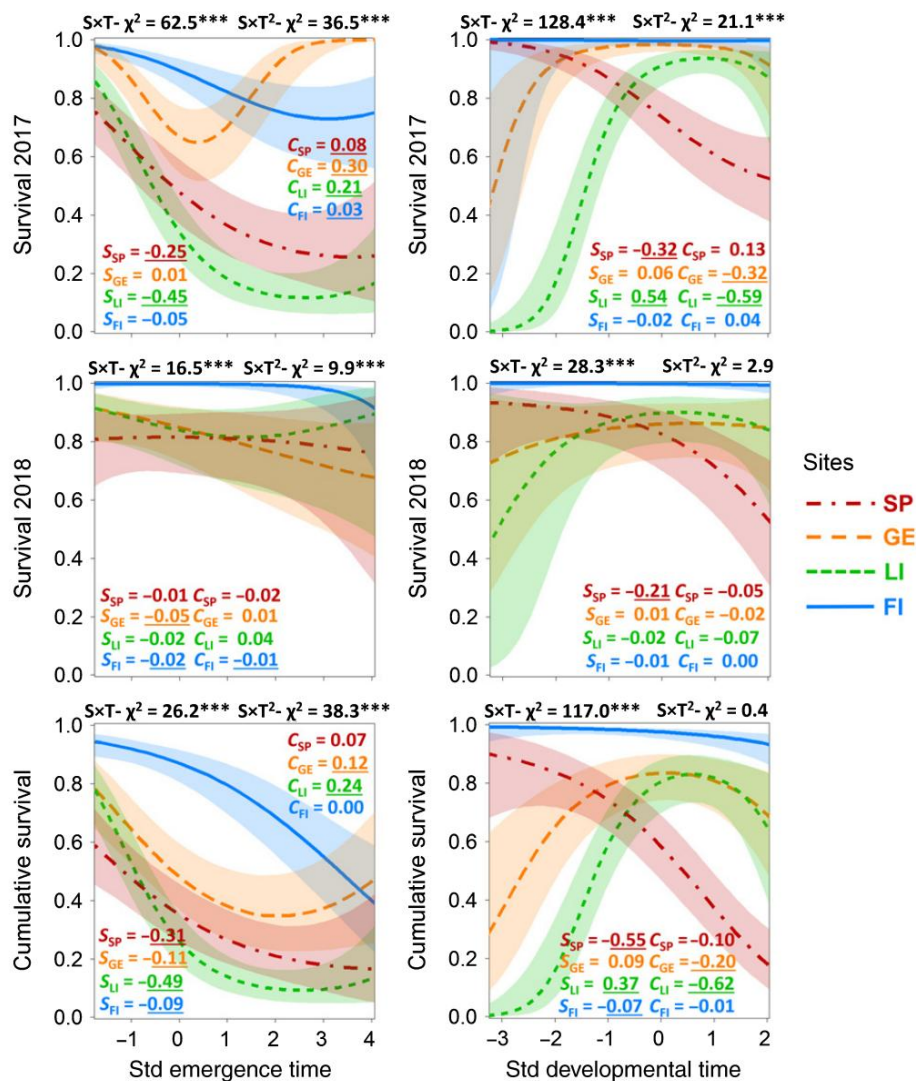


Рис. 5 Связь между переменными приспособленности сеянцев *Pinus sylvestris* и временем появления всходов (левые панели) и временем развития (правые панели), измеренными на четырех обычных садовых участках в Испании (SP), Германии (GE), Литве (LI) и Финляндии (FI). Затененные полосы представляют собой 95% доверительные интервалы. Расчетные значения линейных (S) и квадратичных (C) дифференциалов отбора показаны для каждого признака и участка. Цвет и нижние индексы дифференциалов отбора указывают на участок (SP, GE, LI, FI). Значения хи-квадрат (χ^2) и Р-значения взаимодействий участок \times признак ($S \times T$) и участок \times признак2 ($S \times T_2$) были получены с использованием смешанных моделей. ***, $P < 0,001$; **, $P < 0,01$; *, $P < 0,05$. Значимые дифференциалы отбора ($P < 0,05$) подчеркнуты. Точки данных для подгонки функций не показаны для простоты. По оси X показаны стандартизированные значения (std) значения.

показывают значительные различия в средних значениях на литовском участке (18,14 против 20,28 дней), но различаются в линейных дифференциалах отбора (0,81 против 0,09). Эти явно несоответствующие закономерности между средними значениями признаков популяции и фенотипическим отбором могут быть результатом влияния неизмеренных коррелированных признаков приспособленности (Etterson & Shaw, 2001). Дополнительное объяснение может заключаться в вариации между популяциями в распределении значений признаков вокруг (похожего) фенотипического среднего, поскольку функция приспособленности была нелинейной как для времени появления, так и для времени развития на литовском участке.

Адаптивная роль фенотипической пластичности

Все популяции *P. sylvestris* показали пластичные реакции времени появления и развития на окружающую среду.

более раннее время появления наблюдалось в Испании и Литве (рис. 1g), потенциально адаптивная пластическая реакция, так как это были два участка, где отбор в сторону более короткого времени появления был сильнее (рис. 5). Анализы фенотипического отбора по пластичности времени появления между парами участков показали, что семьи с большими пластическими сдвигами в сторону более раннего появления в Литве, по сравнению с Германией или Финляндией, имели значительно большую среднюю приспособленность на двух участках, что подтверждает потенциальную адаптивную роль пластичности для этого признака для этих двух пар популяций (рис. 7; таблица S4). Контрастная (неадаптивная) пластическая реакция наблюдалась для времени развития. В среднем популяции производили молодые иголки позже (т. е. более медленная скорость роста) на испанском участке (рис. 1h), где отбор благоприятствовал более короткому развитию (более быстрым темпам роста) (рис. 5), и раньше на литовском участке (рис. 1h), где отбор в значительной степени благоприятствовал бо-

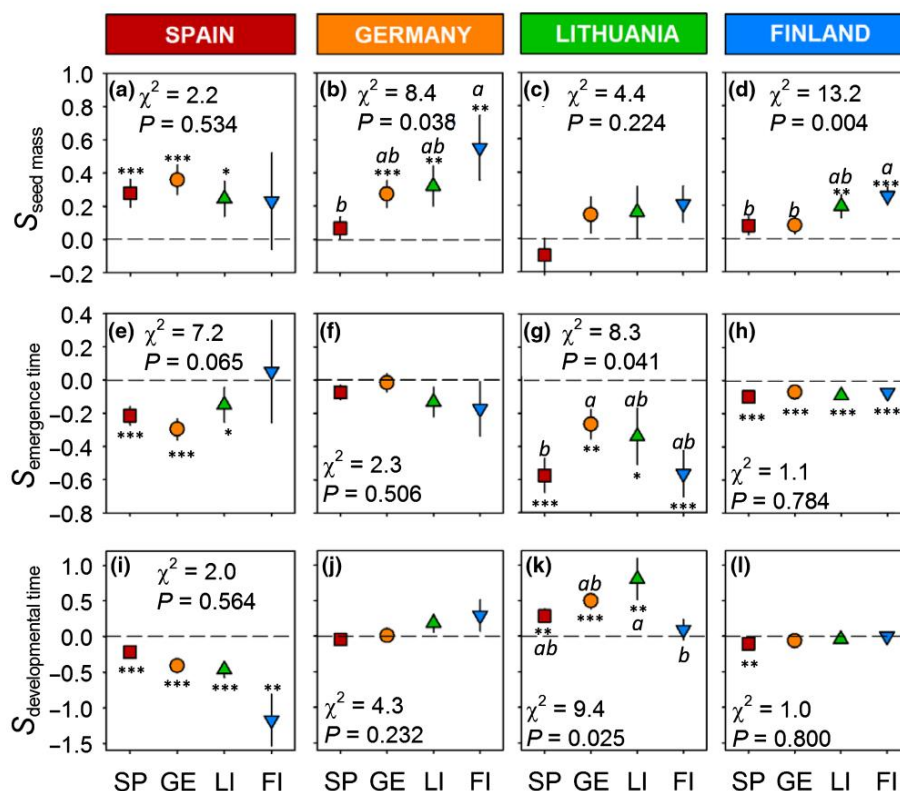


Рис. 6 Линейные дифференциалы отбора (S) для массы семян (a–d), времени появления всходов (e–h) и времени развития (i–l), оцененные для каждой популяции *Pinus sylvestris* (оси x) в пределах каждого из четырех экспериментальных участков (показаны в столбцах Испания, Германия, Литва и Финляндия), полученные с использованием «кумулятивной приспособленности» (для массы семян) или «кумулятивной выживаемости» (для времени появления всходов и времени развития). Тестируемые популяции были SP, GE, LI и FI. Вертикальные полосы обозначают SE, а звездочки обозначают дифференциалы отбора (S), значительно отличающиеся от нуля (*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$). Различия в S между популяциями в пределах участков были проверены с использованием взаимодействий признаков \times популяция с использованием смешанных моделей. Показаны соответствующие значения хи-квадрат (χ^2) и P. Оценки численности популяции S с разными буквами существенно различались друг от друга.

темпы роста) (рис. 5). Наши анализы отбора показали, что большая пластичность в сторону более раннего развития была при отрицательном отборе в парах участков Испания–Германия и Испания–Литва, что свидетельствует о неадаптивной роли фенотипической пластичности в этих случаях (рис. 7). Неадаптивные пластичные реакции были обнаружены для различных признаков у растений, таких как скорость фотосинтеза (Caruso et al., 2006), покой (Morin et al., 2008) и удельная площадь листьев (Liu et al., 2016). Однако как адаптивные, так и неадаптивные реакции пластичности для изучаемых признаков были размыты после первого года (таблица S4). Необходимо провести дальнейшие анализы, чтобы лучше понять роль фенотипической пластичности признаков раннего периода жизни для пожизненной приспособленности.

Локальная адаптация *Pinus sylvestris* на ранних стадиях?

Наше исследование выявило сильное взаимодействие популяции \times среда в приспособленности, но, вопреки гипотезе локальной адаптации, ни одна из популяций не имела наивысшей приспособленности в своем географически и климатически наиболее близком месте. Потенциальным фактором, который мог бы объяснить эту закономерность, является то, что климатические условия в период исследования на участках отличались от условий контрольного периода 1970–2000 гг. для изучаемых популяций. В частности, все участки демонстрировали более теплые условия (на 0,2–6,1 °C теплее летом) в годы исследования, чем в период 1970–2000 гг. для их локальных

популяций (таблица 2). Более теплая и сухая среда могла способствовать более высокой выживаемости, наблюдаемой для самой южной испанской популяции не только в их местной среде, но и в Германии, где высокие температуры и мало осадков в 2018 году были даже суровее, чем в Испании за отчетный период (1970–2000 гг.) (таблица 2). Более теплые условия также наблюдались в остальные сезоны. Более мягкая зима могла способствовать высокой выживаемости зимой, наблюдаемой для всех популяций в самом северном саду, где, как ожидалось, отрицательные температуры вызывали дифференциальную смертность среди популяций (Lindgren & Nilsson, 1992; Hurme et al., 1997; Savolainen et al., 2004). Напротив, низкая выживаемость, зарегистрированная в Литве, в частности для местной популяции, была связана с аномальной неделей сильных осадков, зафиксированной в июле 2017 года на этом участке.

Потепление и более высокая частота экстремальных климатических явлений являются одними из основных факторов, обуславливающих расщепление популяционной изменчивости в приспособленности и среднем климате. Например, в трехлетнем исследовании с экотипами двух видов дуба Эттерсон и др. (2020) предположили, что превосходная производительность южных популяций на северных участках, вероятно, была следствием теплых условий, которые испытывали участки в годы исследования. Эти очевидные задержки адаптации подчеркивают необходимость проведения дополнительных исследований для повторной оценки провенансов и экотипов для целей восстановления и вспомогательной миграции (Украинец и др., 2018).

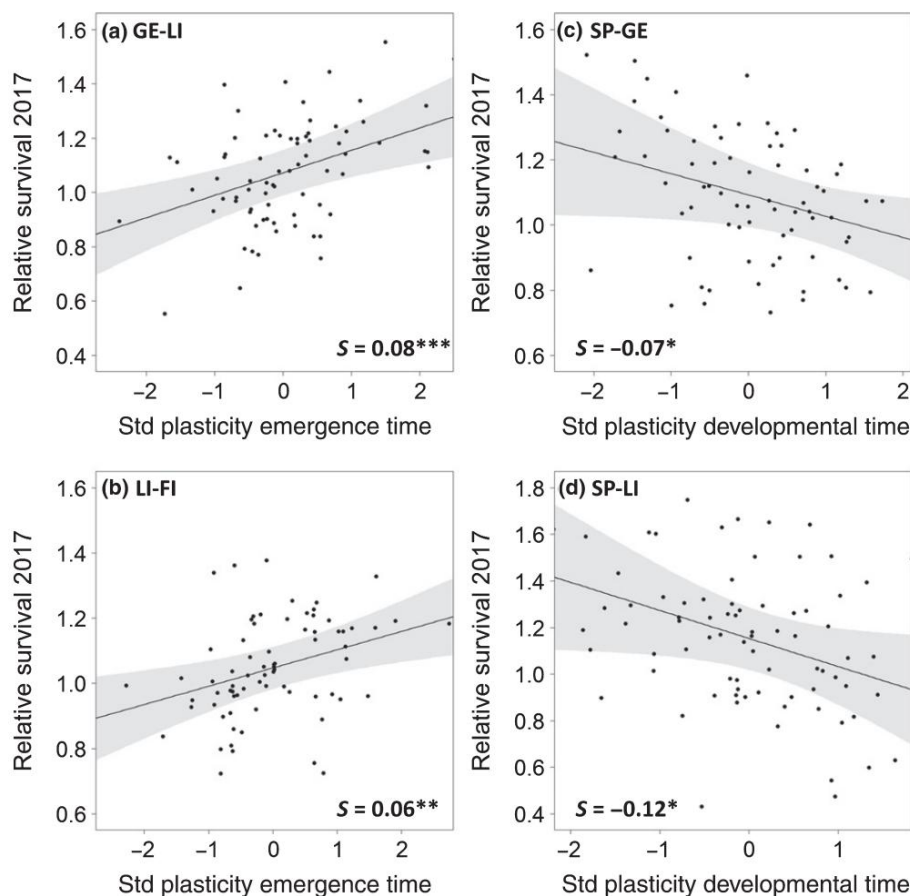


Рис. 7 Линейные дифференциалы отбора (S) для пластичности времени появления между немецкими (GE) и литовскими (LI) участками (a) и между литовскими и Финские (FI) сайты (b) и линейные различия в отборе для пластичности времени развития между испанскими (SP) и немецкими сайтами (c) и между испанскими и литовские сайты (d). Только выживание 2017 представлено как компонент пригодности. Затененные полосы представляют 95% доверительные интервалы. Звездочки указывают дифференциалы отбора (S) значительно отличаются от нуля (*, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$; ***, $P < 0,001$). Значения пластичности были стандартизованы, а показатели выживаемости были релятивизированы (см. текст для получения подробной информации). См. таблицу S4 вспомогательной информации для линейных и квадратичных дифференциалов выбора всех комбинаций сайтов и приспособленности компоненты. Обратите внимание, что функции пластичности-приспособленности представляют только линейные компоненты.

Другие авторы предположили, что закономерности изменения популяции в значительной степени зависят от стадии жизни долгоживущих организмов, и, следовательно, локальная адаптация может наблюдаться только использование долгосрочных исследований, интегрирующих компоненты фитнеса на протяжении всего жизненного цикла (Вискайно-Паломар и др., 2014; Дикон & Cavender-Bares, 2015; Tíscar et al., 2018). Фактически, некоторые исследования показывают, что для того, чтобы локальная адаптация стала очевидной, могут потребоваться десятилетия (Germino et al., 2019), и что необходимо включить приспособленность на ранних стадиях жизни (например, появление), что традиционно игнорируется в обычных садовых экспериментах с деревьями (Гибсон и др., 2016).

Выводы

Наше исследование вносит три важных вклада. Во-первых, мы обнаружено, что гибель сеянцев в четырех обычных садах *P. sylvestris* был связан с высокими температурами, засухой и экстремальные осадки и что эти факторы различаются среди участков. Сильный отбор наблюдался для более тяжелых семян, особенно в теплых и сухих условиях, а также для всхожести

времени и темпов роста, но с более сложными закономерностями.

В совокупности эти результаты подтверждают идею о том, что использование растительного материала от питомников до проведения общих садовых экспериментов игнорирует отбор на ранних стадиях жизни и, следовательно, нашу интерпретацию того, как популяции деревьев адаптируются к климату (McLane & Aitken, 2012; Tíscar et al., 2018; Sole-Medina et al., 2020). В

Кроме того, сильные и нелинейные закономерности отбора предполагают, что влияние изменения климата на отбор может быть сложным и

специфичные для конкретных признаков и участков.

Во-вторых, некоторые популяции, демонстрирующие один и тот же признак, означают в общая среда подвергалась разному фенотипическому отбору давления, вероятно, из-за различий между популяциями в генетические корреляции с неизмеряемыми признаками приспособленности (т.е. разными генетические фоны), что подчеркивает необходимость исследований исследование естественного отбора на интегрированных фенотипах (Агравал и Стинчкомб, 2009 г.; Дамиан и др., 2020).

В-третьих, между популяциями наблюдались различия в фенотипической пластичности (взаимодействие генотипа и среды), но анализы фенотипического отбора не дали последовательных доказательств того, что Пластичность была адаптивной в зависимости от измеряемых признаков и условий среды.

Подводя итог, наши результаты подчеркивают необходимость долгосрочных исследований. воспроизведено в различных средах, которые учитывают ранние этапы жизни понять роль изменения климата в демографической и эволюционная динамика популяций деревьев.

Благодарности

Это исследование финансировалось программой Европейского Союза Horizon 2020. научно-исследовательская и инновационная программа в рамках грантового соглашения №. 676876 (проект GenTree). ASM был поддержан стипендией PhD (FPI-SGIT-INIA) и TP от Академии Финляндии (287431). Мы очень признательны всем партнерским командам GenTree которые участвовали в кампаниях по сбору семян: NIBIO, NERC, CNR, WSL, INRA и THUNEN. Финские семена были предоставлено Институтом природных ресурсов Финляндии (LUKE). Мы спасибо Эдуардо Баллестеросу, Джулиусу Бетте, Фернандо дель Кано, Табеа Макенбах, Туомас Хамаль аль-а, Серхио Сан Сегундо, Рикардо Алиа, Хосе Климент, Сильвия Матесанц, Марио Бланко-Санчес, Марина Рамос-Му Ноз, Тиина М. Маттила, Вэйсюань Нин и Дарио И. Охеда за работу на местах помощь. Мы благодарим Рикардо Алиа, Хосе Клименту и Регине Чамбел за предложения и комментарии по более ранним версиям рукописи и Сильвии Матесанц за ее предложения по окончательным версиям рукописи. Мы благодарим сотрудников Servicio Territorial de Medio Ambiente de Segovia за разрешение и помощь. в создании испанского экспериментального участка. Мы также благодарим АЕМЕТ за предоставление данных климатической станции рядом с Испанский экспериментальный участок.

Вклад автора

Идея пришла в голову JJR-A, KH, LO, OS, TP и DD. JJR-A, RU и JAR-V разработали экспериментальный макет. JAR-V, AS-M, KH, JS, LO, SC, TP, OS, RK, STK, TAK, DD, JJR-A и RB внес вклад в управление экспериментом и/или сбор данных. JAR-V проанализировал данные и написал рукопись с вклад всех остальных авторов.

ОРКИД

Ракель Бенавидес <https://orcid.org/0000-0003-2328-5371>
Дариус Данусевичюс <https://orcid.org/0000-0002-1196-9293>
Катрин Хир <https://orcid.org/0000-0002-1036-599X>
Соня Т. Куджала <https://orcid.org/0000-0003-0949-6156>
Тимо Кумпула <https://orcid.org/0000-0002-6124-8929>
Эдуардо Нотивол <https://orcid.org/0000-0003-4272-4536>
Ларс Опгенорт <https://orcid.org/0000-0003-0737-047X>
Таня Пюхай <https://orcid.org/0000-0001-6958-5172>
Хосе Альберто Рами Рез-Валиенте <https://orcid.org/0000-0002-5951-2938>
Хуан Хосе Робледо-Арнунсио, <https://orcid.org/0000-0002-3909-8928>
Оути Саволайнен <https://orcid.org/0000-0001-9851-7945>

Наличие данных

Наборы данных этого исследования включены в Supporting Information Dataset S1. Код R для основных анализов включен в Примечания S1.

Ссылки

- Адамс Х.Д., Гвардиола-Кларамонте М., Бэррон-Гаффорд Г.А., Вильегас Х.К., Breshears DD, Zou CB, Troch PA, Huxman TE. 2009. Температура Чувствительность к засухе, вызванной гибелью деревьев, предвещает увеличение региональной гибели в условиях засухи глобального типа. Труды Национальной академии Наук, США 106: 7063–7066.
- Агравал А.Ф., Стинкомб Дж.Р. 2009. Насколько генетические ковариации изменяют Скорость адаптации? Труды Королевского общества В: Биологические науки 276: 1183–1191.
- Алиа Р, Чамбель Р, Нотивол Э, Климент Дж, Гонсалес-Мартинес СК. 2014. Микроэволюция средиземноморской сосны (Pinus) в зависимости от окружающей среды Pinaster Aiton). BMC Evolutionary Biology 14: 200.
- Аллен К.Д., Бреширс Д.Д., Макдауэлл Н.Г. 2015. О недооценке глобального уязвимость к гибели деревьев и вымиранию лесов из-за более жаркой засухи в Антропоцен. Экосфера 6: 1–55.
- Аллен С.Д., Макалада А.К., Ченчуни Х., Бачелет Д., Макдауэлл Н., Веннетье М., Китцбергер Т., Риглинг А., Бреширс Д.Д., Хогг Э.Х. и др. 2010. Глобальный Обзор смертности деревьев, вызванной засухой и жарой, раскрывает формирующий климат Риски изменения для лесов. Лесная экология и управление 259: 660–684.
- Anderegg WR, Anderegg LD, Kerr KL, Trugman AT. 2019. Широко распространено Смерть деревьев, вызванная засухой на засушливых окраинах, свидетельствует о том, что климатический стресс превышает компенсаторные механизмы видов. Биология глобальных изменений 25: 3793–3802.
- Anderegg WR, Kane JM, Anderegg LD. 2013. Последствия широкого распространения деревьев Смертность, вызванная засухой и температурным стрессом. Природа Изменение климата 3: 30–36.
- Ассис АПА, Паттон Дж. Л., Хаббе А., Марройг Г. 2016. Эффекты направленного выбора о закономерностях фенотипической (ко)вариации в диких популяциях. Труды Королевского общества В: Биологические науки 283: 20161615.
- Бенард Р.Б., Тофт, Калифорния. 2007. Влияние размера семян на производительность семян у долгоживущего пустынного многолетнего кустарника (Ericameria nauseosa: Asteraceae). Международный Журнал наук о растениях 168: 1027–1033.
- Бенавидес Р., Рабаса С.Г., Гранда Е., Эскудеро А., Ходар Х.А., Мартинез-Вилаль Дж., Ринкон А.М., Самора Р., Валладарес Ф. 2013. Прямые и косвенные эффекты Влияние климата на демографию и ранний рост Pinus sylvestris на заднем крае: изменение роли биотических и абиотических факторов. PLoS ONE 8: e59824.
- Блэйд С, Валлехо ВР. 2008. Влияние массы семян на производительность Pinus halepensis Миллион саженцев, посеянных после пожара. Лесная экология и управление 255: 2362–2372.
- Кальво Л., Эрнандес В., Вальбуэна Л., Табоада А. 2016. Происхождение и семена Масса определяет устойчивость семян к высоким температурам, связанным с лесными пожарами в Pinus pinaster. Анналы лесной науки 73: 381–391.
- Карузо СМ, Махерали Н, Шеррард М. 2006. Пластичность физиологии у лобелии: Тестирование адаптации и ограничений. Эволюция 60: 980–990.
- Кастро Дж. 1999. Масса семян против производительности семян у сосны обыкновенной: материнский зависимый признак. Новый фитолог 144: 153–161.
- Кастро Дж. 2006. Короткая задержка во времени появления определяет установление успех в Pinus sylvestris в микроместообитаниях. Annals of Botany 98: 1233–1240.
- Кастро Дж., Ходар Х.А., Гомес Х.М. 2006. Размер семян. В: Basra AS, ред. Справочник наука и технология семян. Нью-Йорк, США: Haworth Press, 397–428.
- Кастро Дж., Самора Р., Ходар Х.А., Димаскини-Понсета Засуха способствует успешному укоренению Pinus sylvestris в Средиземноморье гора: экспериментальный подход. Экология растений 181: 191–202.
- Кавендер-Барес Дж., Баззас ФА. 2000. Изменения в стратегиях реагирования на засуху с Онтогенез Quercus robur: последствия для масштабирования от семян до зрелости дерева. Экология 124: 8–18.
- Сендан С., Сампедро Л., Зас Р. 2013. Материнская среда определяет Сроки прорастания семян Pinus pinaster. Экологические и экспериментальные Ботаника 94: 66–72.

Чамбел М.Р., Климент Дж., Алиа Р. 2007. Дивергенция между видами и популяциями средиземноморских сосен в распределении биомассы саженцев, выращенных при двух режимах полива. *Annals of Forest Science* 64: 87–97.

де Шанталь М., Лейнонен К., Куулувайнен Т., Ческати А. 2003. Ранняя реакция семян Pinus sylvestris и Picea abies на экспериментальный пророст в пологе boreального елового леса. *Лесная экология и управление* 176: 321–336.

Chatterjee S, Hadi AS, ред. 2015. Регрессионный анализ на примере. В: Balding DJ, Cressie NAC, Fitzmaurice GM, Goldstein H, Johnstone IM, Molenberghs G, Scott DW, Smith AFM, Tsay RS, Weisberg S, ред. Emeriti: Barnett V, Hunter JS, Kadane JB, Teugels JL. Нью-Йорк, Нью-Йорк, США: John Wiley & Sons.

Кокс Д.Р. 1972. Регрессионные модели и таблицы смертности. Журнал Королевского статистического Общества: Серия В (Методическая) 34: 187–202.

Clegg BM, Zhang JW. 2001. Физиология и морфология Pinus sylvestris саженцы из разных источников в условиях циклического стресса засухи. *Лесная экология и управление* 154: 131–139.

Дамиан Х, Очоа-Лопес С, Гаксиола А, Форнони Дж, Домингес К.А., Боге К. 2020. Естественный отбор, действующий на интегрированные фенотипы: ковариация среди функциональных признаков листьев повышает приспособленность растений. *New Phytologist* 225: 546–557.

Дэвис МБ, Шоу Р.Г. 2001. Сдвиги ареалов и адаптивные реакции на изменение климата в четвертичный период. *Science* 292: 673–679.

Дэвис МБ, Шоу Р.Г., Этерсон Дж.Р. 2005. Эволюционные реакции на изменение климата. *Экология* 86: 1704–1714.

Де ла Мата Р., Худ С., Сала А. 2017. Вспышка нашествия насекомых меняет направление отбора с быстрых на медленные темпы роста у долгоживущего хвойного дерева Pinus ponderosa. *Труды Национальной академии наук, США* 114: 7391–7396.

Deacon NJ, Cavender-Bares J. 2015. Ограниченное распространение пыльцы способствует генетической структуре популяции, но не локальная адаптация в лесах Quercus oleoides в Коста-Рике. *PLoS ONE* 10: e0138783.

Донхью К. 2002. Время прорастания влияет на естественный отбор признаков жизненного цикла Arabidopsis thaliana. *Экология* 83: 1006–1016.

Донхью К. 2005. Почему онтогенез важен во время адаптации: построение ниши развития и плейотропия на протяжении жизненного цикла Arabidopsis thaliana. *Эволюция* 68: 32–47.

Донхью К., Рубио де Касас Р., Бургхардт Л., Ковач К., Уиллис К.Г. 2010. Прорастание, адаптация после прорастания и экологические ареалы видов. Ежегодный обзор экологии, эволюции и систематики 41: 293–319.

Донован ЛА, Дадли SA, Розенталь DM, Людвиг Ф. 2007. Фенотипический отбор по эффективности использования воды листьями и связанным с ними экофизиологическим признакам для естественных популяций пустынных подсолнечников. *Oecologia* 152: 13–25.

Донован Л.А., Людвиг Ф., Розенталь Д.М., Ризеберг Л.Х., Дадли С.А. 2009. Фенотипический отбор по экофизиологическим признакам листьев у Helianthus. *New Phytologist* 183: 868–879.

Дайер А.Р. 2004. Материнские и сестринские факторы вызывают покой в диморфных семенах пары Aegilops triuncialis. *Экология растений* 172: 211–218.

Истон Л.К., Кляндорфер С. 2008. Эффекты взаимодействия массы семян и температуры на прорастание австралийских видов Frankenia (Frankeniaceae). *Folia Geobotanica* 43: 383.

Этерсон Дж. Р. 2004. Эволюционный потенциал Chamaecrista fasciculata в связи с изменением климата. I. Клинические паттерны отбора вдоль градиента окружающей среды на Великих равнинах. *Эволюция* 58: 1446–1456.

Этерсон Дж. Р., Корнетт М. В., Уайт М. А., Кавец Л. К. 2020. Вспомогательная миграция через фиксированные семенные зоны обнаруживает задержки адаптации у двух основных североамериканских видов деревьев. *Экологические приложения* 30: e02092.

Этерсон Дж. Р., Шоу Р. Г. 2001. Ограничение адаптивной эволюции в ответ на глобальное потепление. *Наука* 294: 151–154.

Fairbairn DJ, Reeve JP. 2001. Естественный отбор. В: Fox CW, Roff AD, Fairbairn DJ, ред. Эволюционная экология: концепции и примеры. Оксфорд, Великобритания: Oxford University Press, 29–43.

Fick SE, Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: новые климатические поверхности с пространственным разрешением 1 км для глобальных территорий суши. *Международный журнал климатологии* 37: 4302–4315.

Фокс Дж., Вайсберг С. 2019. R-компаньон для прикладной регрессии, 3-е изд. Таузенд-Оукс, Калифорния, США: Sage.

Germino MJ, Moser AM, Sands AR. 2019. Адаптивные вариации, включая локальную адаптацию, требуют десятилетий, чтобы стать очевидными в обычных садах. *Экологические приложения* 29: e01842.

Gianoli E, Valladares F. 2011. Изучение фенотипической пластичности: преимущества широкого подхода. *Biological Journal of the Linnean Society* 105: 1–7.

Гибсон АЛ, Эспеланд ЕК, Вагнер В, Нельсон КР. 2016. Могут ли исследования локальной адаптации растений дать информацию о выборе местных растительных материалов? Анализ экспериментальных методологий. *Эволюционные приложения* 9: 1219–1228.

Гомес Дж. М. 2004. Больше не всегда лучше: противоречивые селективные давления на размер семян у Quercus ilex. *Эволюция* 58: 71–80.

Хенгль Т., де Хесус Дж.М., Хёвелинг ГБ, Гонсалес М.Р., Килибарда М., Благотик А., Шангуань В., Райт М.Н., Гэн Х, Бауэр-Маршаллингер Б. и др. 2017. SoilGrids250m: глобальная сеточная информация о почве, основанная на машинном обучении. *ПЛОС ОДИН* 12: e0169748.

Хоффманн А.А., Сгро К.М. 2011. Изменение климата и эволюционная адаптация. *Природа* 470: 479.

Хурме П., Рено Т., Саволайнен О., Паакконен 1997. Климатическая адаптация закладок почек и морозостойкость сосны обыкновенной (Pinus sylvestris). Канадский журнал лесных исследований 27: 716–723.

МГЭИК, Изменение климата. 2013. Физическая научная основа. Вклад рабочей группы I МГЭИК в AR5. Кембридж, Великобритания и Нью-Йорк, штат Нью-Йорк, США: Cambridge University Press, 953–1028.

Jacob D, Petersen J, Eggert B, Alias A, Christensen OB, Bouwer LM, Braun A, Colette A, Deque M, Georgievski G et al. 2014. EURO-CORDEX: новые высокоразрешающие прогнозы изменения климата для исследований воздействия в Европе. *Regional Environmental Change* 14: 563–578.

Janzen FJ, Stern HS. 1998. Логистическая регрессия для эмпирических исследований многомерного отбора. *Эволюция* 52: 1564–1571.

Кингсольвер Дж.Г., Пфеннинг Д.В. 2007. Закономерности и сила фенотипического отбора в природе. *BioScience* 57: 561–572.

Kramer K, Vreugdenhil SJ, Van Der Werf DC. 2008. Влияние наводнения на пополнение, повреждение и смертность прибрежных видов деревьев: полевое и имитационное исследование поймы Рейна. *Лесная экология и управление* 255: 3893–3903.

Куйла С.Т., Кнурт Т., Кайнен Айна К, Нил Д.Б., Силланпа М.Дж., Саволайнен О. 2017. Генетическая гетерогенность, лежащая в основе вариации локально адаптивного климатического признака у Pinus sylvestris, выявленная с помощью байесовского мультипопуляционного анализа. *Наследственность* 118: 413–423.

Купаринен А., Саволайнен О., Шурр Ф.М. 2010. Повышенная смертность может способствовать эволюционной адаптации лесных деревьев к изменению климата. *Лесная экология и управление* 259: 1003–1008.

Кузнецова А., Брокхофф П.Б., Кристенсен Р.Х.Б. 2017. Пакет lmerTest: тесты в линейных моделях со смешанными эффектами. *Журнал статистического программного обеспечения* 82: 1–19.

Ланде Р., Арнольд С.Дж. 1983. Измерение отбора на коррелированных персонажах. *Эволюция* 37: 1210–1226.

Larson JE, Sholey RL, Hardegree SP, Doescher PS, James JJ. 2015. Семена и черты проростков, влияющие на переходы критических стадий жизни и результаты рутинга у засушливых злаков. *Журнал прикладной экологии* 52: 199–209.

Лебриха-Трейос Э., Райх П.Б., Эрнандес А., Райт С.Дж. 2016. Виды с большей массой семян более терпимы к соседям своего вида: ключевой фактор раннего выживания и будущего изобилия в тропическом лесу. *Ecology Letters* 19: 1071–1080.

Лейшман М.Р., Райт И.Дж., Моулз А.Т., Уэстби М. 2000. Эволюционный экология размера семян. Семена: экология регенерации в растительных сообществах 2: 31–57.

Лесли АБ, Болье ДЖМ, Мэттюз С. 2017. Изменчивость размера семян структурирована синдромом рассеивания и морфологией шишек у хвойных и других нецветущих семенных растений. *New Phytologist* 216: 429–437.

Лхотка О., Кисели Дж., Фарда А. 2018. Сценарии изменения климата волн тепла в Центральной Европе и их неопределенности. *Теоретическая и прикладная климатология* 131: 1043–1054.

Линдгрен К., Нильссон Дж. Э. 1992. Холодовая акклиматизация сосны обыкновенной и сосны скрученной, измеренная по устойчивости к замораживанию отдельных иголок. *Скандинавский журнал лесных исследований* 7: 309–315.

Лю И., Доусон В., Прати Д., Хойзер Э., Фэн И., ван Клейнен М. 2016. Помогает ли большая пластичность удельной площади листьев растениям сохранять высокую производительность в затенении? *Анналы ботаники* 118: 1329–1336.

Льорет Ф., Казановас К., Пенуэлз Х. 1999. Выживаемость семян средиземноморских кустарниковых видов в зависимости от соотношения корней и побегов, размера семян и использования воды и азота. *Функциональная экология* 13: 210–216.

- Long JA. 2019. взаимодействия: комплексный, удобный набор инструментов для зондирования взаимодействия. Пакет R v.1.1.0. [WWW-документ] URL <https://cran.r-project.org/package=interactions>.
- Матесанц С., Джаноли Э., Валладарес Ф. 2010. Глобальные изменения и эволюция фенотипической пластичности растений. *Анналы Нью-Йоркской академии наук* 1206: 35–55.
- Matías L, Jump AS. 2012. Взаимодействие между ростом, демографией и биотическими взаимодействиями при определении границ ареалов видов в условиях потепления в мире: случай *Pinus sylvestris*. *Лесная экология и управление* 282: 10–22.
- Matías L, Jump AS. 2014. Влияние прогнозируемого изменения климата на пополнение на географических границах сосны обыкновенной. *Журнал экспериментальной ботаники* 65: 299–310.
- Маклейн, Южная Каролина, Эйтен, С.Н. 2012. Белокорая сосна (*Pinus albicaulis*) с помощью потенциал миграции: испытательное учреждение к северу от ареала вида. *Экологические приложения* 22: 142–153.
- Mediavilla S, Escudero A. 2004. Устьичные реакции на засуху взрослых деревьев и семян двух совместно произрастающих средиземноморских дубов. *Лесная экология и управление* 187: 281–294.
- Митчелл-Олдс Т., Шоу Р.Г. 1987. Регрессионный анализ естественного отбора: статистический вывод и биологическая интерпретация. *Эволюция* 41: 1149–1161.
- Moles AT, Westoby M. 2004. Масса семян и укоренение всходов после пожара в национальном парке Куринг-гай-Чейз, Сидней, Австралия. *Austral Ecology* 29: 383–390.
- ван Молкен Т., Йорритсма-Винк Л.Д., ван Хук П.Х., де Крун Х. 2005. Только размер семян имеет значение для прорастания в различных популяциях диморфного *Tragopogon pratensis* subsp. *pratensis* (Asteraceae). *Американский журнал ботаники* 92: 432–437.
- Морин Х, Винер Д, Чуин И. 2008. Изменения ареалов древесных пород на континентальном масштабе: новые прогностические идеи из модели, основанной на процессах. *Журнал экологии* 96: 784–794.
- Niu S, Luo Y, Li D, Cao S, Xia J, Li J, Smith MD. 2014. Рост и смертность растений в условиях экстремальных климатических условий: обзор. *Environmental and Experimental Botany* 98: 13–19.
- Нотивол Э., Гарсия-Гил М.Р., Алия Р., Саволайнен О. 2007. Генетическая вариация Черты ритма роста в пределах широтной клины у сосны обыкновенной. *Канадский журнал лесных исследований* 37: 540–551.
- Паркер В.К., Ноланд Т.Л., Морно А.Е. 2006. Влияние массы семян на прорастание, появление всходов и ранний рост всходов восточной белой сосны (*Pinus strobus* L.). *New Forests* 32: 33–49.
- Пэн С, Ма З, Лэй Икс, Чжу Ц, Чэнь Х, Ван В, Лю С, Ли В, Фан Икс, Чжоу Икс. 2011. Вызванное засухой повсеместное увеличение смертности деревьев в бореальных лесах Канады. *Nature Climate Change* 1: 467.
- Перссон Т., Андерссон Б., Эрикссон Т. 2010. Связь между устойчивостью к осенним холодам и полевыми показателями северной сосны обыкновенной. *Silva Fennica* 44: 255–266.
- Филлипс П.К., Арнольд С.Дж. 1989. Визуализация многомерного отбора. *Эволюция* 43: 1209–1222.
- Pierhø NP, Williams ER, Michel V. 2015. За пределами латинских квадратов: краткий обзор конструкций строк и столбцов. *Agronomy Journal* 107: 2263.
- R Core Team. 2018. R: язык и среда для статистических вычислений. Вена, Австрия: Фонд статистических вычислений R. [WWW-документ] URL-адрес <https://www.R-project.org>.
- Ramírez-Valiente JA, Robledo-Arnuncio JJ. 2015. Поток экзотических генов влияет на значения признаков приспособленности, но не на уровни наследуемых вариаций признаков в самой южной популяции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L. var. *nevadensis*). *Biological Conservation* 192: 331–342.
- Рамирес-Валиенте Х.А., Валладарес Ф., Дельгадо А., Никотра А.Б., Аранда И. 2015. Понимание важности внутривидовой функциональной изменчивости и фенотипической пластичности у *Quercus suber*. *Tree Genetics & Genomes* 11: 35.
- Ramírez-Valiente JA, Valladares F, Gil L, Aranda I. 2009. Различия в популяционной выживаемости молодняка в условиях усиливающейся засухи обусловлены размером семян пробкового дуба (*Quercus suber* L.). *Лесная экология и управление* 257: 1676–1683.
- Рефельдт Г.Е., Чебакова Н.М., Парфенова Ю.И., Выкофф В.Р., Кузьмина Н.А., Милютин Л.И. 2002. Внутривидовые реакции на климат у *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology* 8: 912–929.
- Райх П.Б., Олексин Дж. 2008. Потепление климата приведет к снижению роста и выживаемости Сосна обыкновенная, за исключением крайнего севера. *Ecology Letters* 11: 588–597.
- Reich PB, Oleksyn J, Tjoelker MG. 1994. Влияние массы семян на прорастание и рост различных популяций европейской сосны. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 306–320.
- Рубио де Касас Р., Уиллис К.Г., Пирс В.Д., Баскин К.К., Баскин Дж.М., Кавендер-Бэрс Дж. 2017. Глобальная биогеография покоя семян определяется сезонностью и размером семян: исследование на примере бобовых. *New Phytologist* 214: 1527–1536.
- Рузда М., Годой О., Хокинс Б.А. 2017. Пространственный и эволюционный параллелизм между устойчивостью к тени и засухе объясняет распространение хвойных на территории Соединенных Штатов. *Глобальная экология и биогеография* 26: 31–42.
- Салазар-Тортоса Д., Кастро Х., Саладин Б., Циммерманн Н.Е., Де Касас Р.Р. 2020. Засушливые условия способствуют отбору более крупных семян у сосен (*Pinus spp.*). *Эволюционная экология* 34: 11–26.
- Салмела М.Дж., Каверс С., Коттрелл Дж.Э., Ясон Г.Р., Эннос Р.А. 2013. Весна Фенология показывает генетическую изменчивость между популяциями и внутри них у сеянцев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Шотландском нагорье. *Экология и разнообразие растений* 6: 523–536.
- Саволайнен О., Бокма Ф., Гарсия-Гил Р., Комулайнен П., Рено Т. 2004. Генетическая изменчивость прекращения роста и морозостойкости и последствия для адаптации *Pinus sylvestris* к климатическим изменениям. *Лесная экология и управление* 197: 79–89.
- Саволайнен О., Пюхэйярви Т., Кн ~~древяных~~ и локальная адаптация в уиг Т. 2007. Ежегодный обзор экологической эволюции и систематики 38: 595–619.
- Шлутер Д. 1988. Оценка формы естественного отбора по количественному признаку. *Эволюция* 42: 849–861.
- Seidel H, Menzel A. 2016. Надземные размеры и акклиматизация объясняют вариации смертности от засухи у сеянцев сосны обыкновенной из разных мест происхождения. *Frontiers in Plant Science* 7: 1014.
- Сейва К. 2000. Влияние размера семян и времени появления всходов на всходы деревьев создание: важность ограничений развития. *Экология* 123: 208–215.
- Сейва К., Кикудзава К. 1996. Значение размера семян для развития сеянцев пяти видов листопадных широколиственных деревьев. *Vegetatio* 123: 51–64.
- Семерчи А, Семерчи Х, Чалишкан Б, Чичек Н, Эмкечи Ю, Менкучини М. 2017. Морфологические и физиологические реакции на стресс, вызванный засухой, у сосны обыкновенной европейского происхождения. *Европейский журнал лесных исследований* 136: 91–104.
- Shaankar RU, Ganeshiah KN, Bawa KS. 1988. Конфликт родителей и потомков, соперничество братьев и сестер и закономерности размеров выводка у растений. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 19: 177–205.
- Шоу Р.Г., Эттерсон Дж.Р. 2012. Быстрое изменение климата и скорость адаптации: понимание экспериментальной количественной генетики. *New Phytologist* 195: 752–765.
- Shimono Y, Kudo G. 2003. Внутривидовые различия в появлении и выживании сеянцев *Potentilla matsumurae* (Rosaceae) между альпийскими сопками и снежными подстилками. *Annals of Botany* 91: 21–29.
- Саймонс А.М., Джонстон Миссури. 2000. Изменчивость свойств семян *Lobelia inflata* (Campanulaceae): источники и последствия для приспособленности. *Американский журнал ботаники* 87: 124–132.
- Соле-Медина А., Хир К., Огнерот Л., Калдевей П., Данусевичус Д., Нотивол Э., Робледо-Арунцио Дж.Дж., Рамирес-Валиенте Х.А. 2020. Генетическая изменчивость ранних признаков приспособленности в европейских популяциях березы повислой (*Betula pendula*). *РАСТЕНИЯ AoB* 12: plaa019.
- Стинчкомб-младший, Агравал А.Ф., Гогенлоз П.А., Арнольд С.Дж., Блоуз М.В. 2008. Оценка нелинейных градиентов отбора с использованием квадратичных коэффициентов регрессии: дважды или ничего? *Эволюция: Международный журнал органической эволюции* 62: 2435–2440.
- Стотт П. 2016. Как изменение климата влияет на экстремальные погодные явления. *Science* 352: 1517–1518.
- Стрэттон Д.А. 1992. Компоненты жизненного цикла отбора *Erigeron annuus*: I. Фенотипический отбор. *Эволюция* 46: 92–106.
- Суарес-Видаль Э, Сампедро Л, Зас Р. 2017. Оказывает ли более существенное влияние на производительность рассады за счет более крупного посевного материала в условиях абиотического стресса? *Экологическая и экспериментальная ботаника* 134: 45–53.
- Surles SE, White TL, Hodge GR, Duryea ML. 1993. Взаимосвязи между компонентами веса семян, признаками роста сеянцев и прогнозируемыми полевыми селекционными ценностями у сосны обыкновенной. *Канадский журнал лесных исследований* 23: 1550–1556.
- Терно Т. 2020. Пакет для анализа выживаемости в R. Пакет R v.3.1-1. [WWW-документ] URL <https://CRAN.R-project.org/package=survival>.

