

На правах рукописи

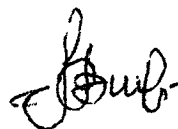
Видякин Анатолий Иванович

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ
НА ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

03.00.16 – экология

Автореферат

**диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**



Екатеринбург – 2004

Работа выполнена в Кировской лаборатории Научно-исследовательского института лесной генетики и селекции Министерства природных ресурсов Российской Федерации

Научный консультант -	Доктор биологических наук, профессор Глотов Николай Васильевич
Официальные оппоненты:	Доктор биологических наук, с.н.с. Васильев Алексей Геннадьевич
	Доктор биологических наук, профессор Санников Станислав Николаевич
	Доктор биологических наук, с.н.с. Путенихин Валерий Петрович
Ведущая организация -	Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН

Защита диссертации состоится «12» апреля 2005 г. в 11 часов на заседании Диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан «10» апреля 2005 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук



Нифонтова М.Г.

2006-4
16424

218.38/2

3

ВВЕДЕНИЕ

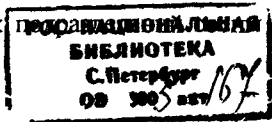
Актуальность проблемы. Сплошнолесосечные рубки, гибель насаждений в результате пожаров, болезней, ветровала, загрязнения окружающей среды, а также применение индивидуального отбора в селекции приводят к сокращению эффективной численности особей в популяциях лесных древесных растений. Поэтому наблюдается постоянное снижение генетического разнообразия лесов (Ирошников, 1975; Ирошников и др., 1989; Мамаев и др., 1984, 1988; Мамаев, Махнев, 1996; Семериков и др., 1998; Тараканов и др., 2001).

Поколения леса, возникшие естественным или искусственным путем от материнских насаждений с обедненным генофондом, будут генетически менее разнообразными, а, следовательно, исходя из наличия взаимосвязи между уровнем генетической изменчивости с одной стороны и интенсивностью роста и гомеостазом с другой (Левонтин, 1978; Грант, 1980), и менее продуктивными, менее устойчивыми к неблагоприятным экологическим условиям (Мамаев и др., 1984). Поэтому сохранение генетического разнообразия лесов – острейшая проблема современности. Успешность решения её во многом зависит от уровня научной разработанности проблемы популяционной структуры вида.

Четкое представление о популяционной структуре вида – это важнейшее условие дальнейшего прогресса в области биосистематики, популяционной генетики и экологии лесных древесных растений. Это основа изучения природы генетической гетерогенности вида как одной из центральных проблем эволюционной теории (Четвериков, 1926), микроэволюционного процесса, микрофилогенеза, уровня изменчивости генофонда (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, 1977; Яблоков, 1980, 1987; Путенихин, 2000; Петрова, 2002).

Однако проблема популяционной структуры вида до сих пор остается недостаточно изученной. Решение её особенно актуально для основных лесообразующих видов, к которым относится сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.).

Цель исследований. Цель работы – анализ популяционной структуры и выделение внутривидовых структурных



на основе морфолого-фенетических методов исследований и теоретическое обоснование популяционного подхода в решении задач сохранения генофонда.

Задачи исследований. Основные задачи состоят в следующем:

1. Разработать методологию выделения и масштабирования фенов, других генотипически обусловленных признаков-маркёров популяционной структуры сосны обыкновенной, на основе которой изучить, выделить и отобрать наиболее информативные признаки-маркёры.

2. Изучить изменчивость фенотипических признаков-маркёров генотипической структуры внутривидовых подразделений, выделить популяции и надпопуляционные группировки особей сосны обыкновенной, изучить рост семенного потомства разного географического происхождения в популяционных культурах.

3. Обосновать механизм формирования популяционной структуры вида.

4. Разработать основные направления использования популяционного подхода в решении задач сохранения генофонда вида.

Научная новизна и теоретическая значимость.

1. Впервые разработана методика выделения фенов и индексной оценки признаков генеративных органов сосны обыкновенной. Выделены фены и индексы-маркёры популяционной структуры вида. Изучена структура изменчивости фенов окраски семян и показана их высокая наследуемость.

2. Разработана методика масштабирования фенов и индексов генеративных органов сосны обыкновенной, на основании которой выделены признаки-маркёры структурной организации вида популяционного, группово-популяционного и миграционно-зонального масштаба.

3. Обоснован и апробирован способ косвенной оценки генотипической обусловленности развития морфологических признаков-маркёров популяционной структуры вида.

4. Выявлена популяционная структура вида, установлены границы популяций и надпопуляционных подразделений, впервые выделены и картиро-

ваны миграционные зоны как пути расселения вида из плейстоценовых рефугиумов, определены размеры популяций.

5. Установлена связь пространственного расположения популяций и групп популяций с физико-географической структурой ареала.

6. Установлено, что для изучения популяционной структуры вида пригодны, в основном, только те морфологические признаки, развитие которых в значительной степени определяется генотипом особи.

7. Впервые показано, что рост семенного потомства сосны обыкновенной в популяционных культурах дифференцирован адекватно уровням популяционной структурированности вида.

8. Обоснован механизм формирования популяционной структуры сосны обыкновенной как процесс расселения из ледниковых рефугиумов, микроэволюции и адаптации вида к конкретным лесорастительным условиям ареала.

Практическая значимость исследований. На основе изучения популяционной структуры сосны обыкновенной разработаны рекомендации по сохранению генофонда вида в процессе рубок главного пользования, лесовосстановления на вырубках, гарях, на местах ветровалов и гибели древостоя от болезней и насекомых-вредителей леса, при проведении плюсовой селекции. Выделены генетические резерваты на площади 5 254 га.

Научные положения, выносимые на защиту.

1. Обоснование методов и результаты выделения, масштабирования, оценки информативной ценности фенов и индексов как признаков-маркёров популяционной структуры сосны обыкновенной.

2. Популяционная структура сосны обыкновенной идентифицируется на основе фенетического и сравнительно-морфологического методов исследований с помощью генетически обусловленных признаков генеративных органов - фенов и индексов.

3. Популяционная структура сосны обыкновенной сложна, представляет собой иерархическую систему ареальных элементов разного ранга, включаю-

шую популяцию, группы популяций, миграционные зоны.

4. Рост семенного потомства сосны обыкновенной в популяционных культурах дифференцирован адекватно популяционной структуре вида на уровне групп популяций.

5. Популяционная структура вида сформировалась в ходе эволюционного процесса под влиянием естественного отбора, направляемого лесорастительными условиями, формирующимися на основе специфики факторов физико-географической среды ареала.

6. Для сохранения генофонда вида необходимо оптимизировать объёмы естественного и искусственного возобновления, программы плюсовой селекции, а также выделить генетические резерваты.

Апробация работы. Материалы исследований были представлены на IV Всесоюзном совещании «Фенетика природных популяций» (Москва, 1990), на научно-практическом совещании «Новые методы исследования природных популяций» (Москва, 1995), на Всероссийском совещании «Биологическое разнообразие лесных экосистем» (Москва, 1995), на Международной научно-практической конференции «Генетика и селекция - на службе лесу» (Воронеж, 1996), на I Всероссийском популяционном семинаре «Экология и генетика популяций» (Йошкар-Ола, 1997), на II Всероссийском популяционном семинаре «Жизнь популяций в гетерогенной среде» (Йошкар-Ола, 1998), на III Всероссийском популяционном семинаре «Онтогенез и популяция» (Йошкар-Ола, 2000), на Учёном Совете НИИЛГиС (Воронеж, 2000), на IV Всероссийском популяционном семинаре «Онтогенез и популяция» (Москва, 2000), на V Международной конференции «Освоение севера и проблемы природовосстановления» (Сыктывкар, 2001), на научно-практической конференции «Лесная генетика и селекция на рубеже тысячелетий» (Воронеж, 2001), на Всероссийской конференции «Проблемы устойчивого функционирования лесных экосистем» (Ульяновск, 2001), на V Всероссийском популяционном семинаре «Популяция, сообщество, эволюция» (Казань, 2001), на Международной научной кон-

ференции «Перспективы развития естественных наук в высшей школе» (Пермь, 2001), на VI Всероссийском популяционном семинаре «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (Нижний Тагил, 2002), на VII Всероссийском популяционном семинаре «Методы популяционной биологии» (Сыктывкар, 2004).

Публикации. Всего опубликовано 55 работ, из них по материалам диссертации – 27 работ, в том числе 1 методическая рекомендация и 6 публикаций в журналах, рекомендуемых ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и заключения, списка литературы, приложения. Работа изложена на 371 странице, включает 76 таблиц, 26 рисунков. Библиографический список содержит 545 работ, из которых 126 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ: ПРОБЛЕМЫ, МЕТОДЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Из множества направлений внутривидовой систематики (биосистематики) важнейшее значение имеют проблемы: 1) закономерностей внутривидовой изменчивости; 2) популяционной структуры вида; 3) структурных единиц внутри вида (Мамаев, 1968, 1973, 1974). Все эти проблемы взаимосвязаны. При этом изучение внутривидовой изменчивости во всех ее проявлениях является основным этапом популяционно-экологических исследований структуры и единиц вида (Вавилов, 1931; Розанова, 1946; Синская, 1948; Завадский, 1968; Мамаев, 1973; Райт, 1978; Семерилов, 1986; Махнёв, 1987). В связи с этим в главе анализируются результаты исследований отечественных и зарубежных авторов по проблемам внутривидовой изменчивости и популяционной структуры вида лесных древесных растений.

Отмечается достаточно хорошая изученность форм внутривидовой изменчивости (Правдин, 1964, 1975; Мамаев, 1968, 1969, 1973; Ирошников, 1974;

Махнёв, 1981, 1987; Милютин, 1983; Мамаев, Попов, 1989; Путенихин, 1993, 1997). На основании изучения природных популяций (Правдин, 1964, 1975; Мамаев, 1970, 1973; Семериков, 1986; Махнёв, 1987; Попов, 1991, 1992; Петрова, Санников, 1996; Путенихин, 2000; Петрова, 2002) и географических культур (Турский, 1899; Scott, 1904, 1907; Engler, 1905, 1913; Cieslar, 1907; Schotte, 1910, 1923; Sivers, 1911; Нестеров, 1912; Огиевский, 1916; Kienitz, 1922; Самофал, 1925; Wiedemann, 1930; Kalela, 1937; Munch, 1937; Фомин, 1940; Schmidt, 1943; Правдин, 1964; Патлай, 1965; Вересин, 1972; Ирошников, 1977; Хасанов, 1993, 1995) получены убедительные данные о наличии сложной популяционной структуры видов. Однако четкой картины популяционной организации их пока не получено.

Констатируется наличие многообразия определений популяции (Н.В.Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Майр, 1974; Яблоков, 1987; Гиляров, 1990; Петрова, Санников, 1996), неоднозначность оценки её размеров: от очень малых (Stern, 1972; Stern, Gregorius, 1972; Санников и др., 1976; Санников, Гришина, 1979), до очень больших (Мамаев, 1970; Koski, 1970; Sarvas, 1970; Мамаев, Семериков, 1981; Семериков, 1981, 1986), неопределенность механизма формирования и критериев выделения популяционных подразделений вида в сплошном ареале, отсутствие, за исключением уральской части ареала (Мамаев, 1970; Путенихин, 2000), карт-схем пространственного размещения популяций.

Причина недостаточной изученности популяционной структуры вида заключается, прежде всего, в слабой разработанности методических аспектов данной проблемы. При этом неразработанными остаются вопросы выделения, масштабирования, оценки наследуемости, информативности, последовательности анализа в пространстве признаков-маркёров популяционной структуры при сравнительно-морфологическом и недостаточно широко применяемом фенетическом методах исследований (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1980, 1987; Милютин, 1982, 1983, 1988; Васильев, 1982; Чернодубов,

1994, 1998). Недостаточная изученность проблемы популяционной структуры вида обусловлена также малым объемом анализируемого материала, большими расстояниями между опытными участками.

ГЛАВА 2. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Район исследований: расположение, лесорастительные условия, сосновые леса

Район исследований находится на востоке Европейской части России между 55 и 65° с.ш., 45 и 54° в.д. В него входят: восточная часть Архангельской, Вологодской, Костромской, Нижегородской областей, западная часть Коми республики, северо-западная часть Пермской области, Кировская область, республики: Марий Эл, Чувашия, Татарстан, Удмуртия (рис. 1). Он различается по геоморфологии, климату, почвам, составу, типологии и продуктивности сосновых лесов, что подробно рассматривается в диссертации.

Разнообразие природных условий района обусловило формирование двух природных зон: таёжной с северной, средней и южной подзонами и широколиственных лесов (рис. 1). Основные массивы сосновых лесов находятся на древнеаллювиальных террасах рек: Печоры, Вычегды, Мезени, Камы, Вятки, Ветлуги, Волги с их притоками, а также на заболоченных междуречьях.

2.2. Объекты и методы исследований

Объектами исследований являются: а) приспевающие и спелые естественные насаждения; б) клоны семенной плантации; в) популяционные культуры; г) отдельные деревья.

Для решения поставленных задач использованы сравнительно морфологический и фенетический методы исследований. Основными методическими принципами исследований являются: 1) учёт многообразия форм внутривидовой изменчивости и поэтапность их изучения; 2) представление о популяции

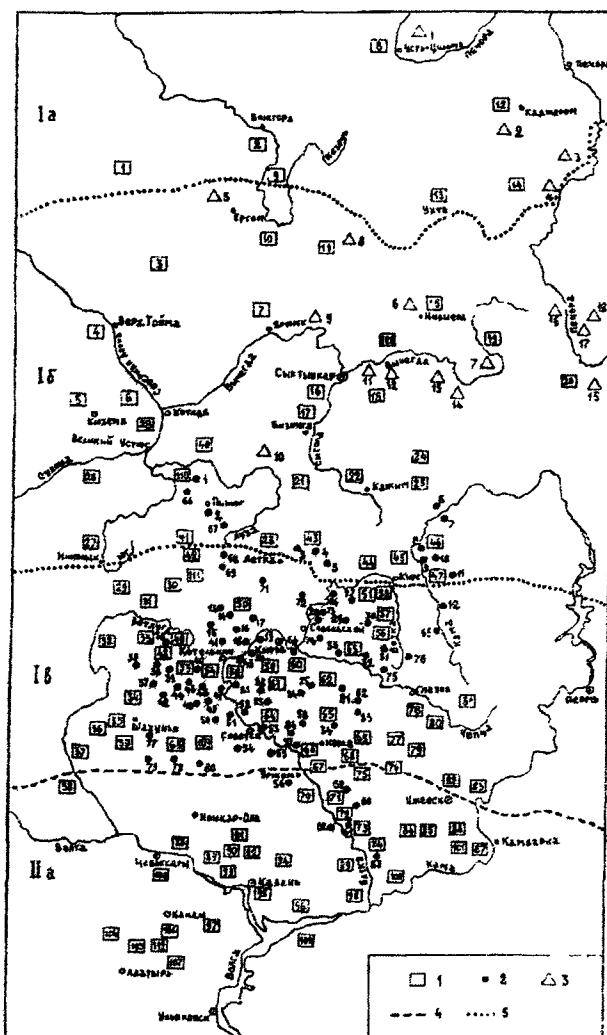


Рис. 1. Карта-схема расположения опытных участков и ботанико-географическое районирование востока европейской части России (по: Леса СССР, 1965).

1 - основные опытные участки; 2 - дополнительные опытные участки (1) (индивидуальный сбор по 1 шишке с 100 деревьев); 3 - дополнительные опытные участки (2) (популяционный сбор по 5 шишек с 100 деревьев); 4 - границы ботанико-географических зон; 5 - границы подзон. Зоны: I - таежная (подзоны: а - северная тайга, б - средняя тайга, в - южная тайга); II - широколиственные леса (подзоны: а - хвойно-широколиственные леса)

как элементарной эволюционной и естественно-исторической единице; 3) применение естественно-исторического принципа выделения внутривидовых подразделений, заключающегося в сопоставлении структуры изменчивости вида с физико-географической структурой его ареала (Семерилов, 1986); 4) количественная оценка формы, строения генеративных органов и их частей; 5) оценка популяционной структуры вида на основе комплекса мерных, счётных признаков, индексов и фенов; 6) выполнение автором работы всех измерений изучаемых признаков, а также всего комплекса исследований по выделению и идентификации фенов в выборках.

Так как популяционная структура отражает пространственную генетическую гетерогенность вида, то изучить её можно только с помощью генетически детерминированных маркеров, к которым, как известно, на морфологическом уровне относятся признаки генеративной сферы (Правдин, 1964, 1975; Мамаев, 1973; Семерилов, 1986; Махнёв, 1987; Петрова, Санников, 1996; Пугинихин, 2000). Поэтому основной вид анализируемого нами природного растительного материала – это шишки, микростробилы. Растительный материал собран на 229 опытных участках, из которых 112 основных, 117 дополнительных (рис. 1). Шишки собраны: 1) на 112 основных опытных участках по 10 штук с 70-80 деревьев для анализа изменчивости всех изучаемых признаков; 2) на 84 дополнительных опытных участках по 1 шт. с 100 деревьев (вариант 1 - индивидуальный сбор) для изучения изменчивости фенов; 3) на 18 дополнительных опытных участках по 5 шт. с 100 деревьев (вариант 2 - популяционный сбор) для учета количества семядолей; 4) на 9 опытных участках, заложенных на трансекте, по 1 шт. с 150-250 деревьев; 5) с 27 деревьев по 50-60 шт. с каждого в течение 3-х лет с целью изучения эндогенной и временной изменчивости признаков. Микростробилы собраны на 6 дополнительных опытных участках по 1 шт. с 100-110 деревьев для изучения изменчивости в пространстве фенов окраски.

Кроме того в возрасте 12 лет измерена высота 40-50 деревьев на каждой

опытной делянке в популяционных культурах на площади 7,2 га. Для оценки наследуемости фенов окраски семян использовано 26 рамет 10 клонов.

Для анализа популяционной структуры использованы шишки, семена, семенные чешуи, семенные крылышки. У каждой шишки, семени, семенного крылышка измеряли длину и ширину, у апофиза семенной чешуи - длину передней и задней частей, ширину и высоту. Схема этих измерений представлена на рис. 2. Для измерения использовано по 10 семенных чешуй, 20 крылышек, 10 семян с каждого дерева основного образца. С целью выделения фенов у каждой шишки изучали цвет, у семян - особенности окраски семенной кожуры, у семенной чешуи - строение апофиза, у микростробил - окраску.

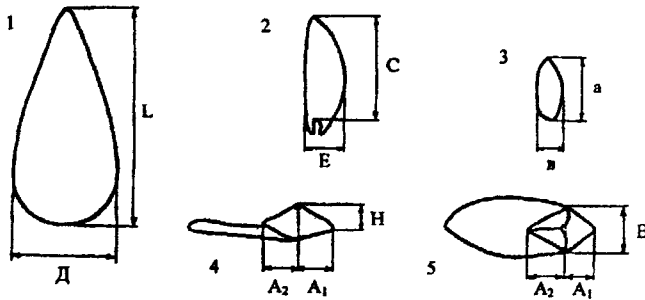


Рис. 2. Схема измерений генеративных органов сосны обыкновенной. 1 - шишка: L - длина, D - диаметр; 2 - семенное крылышко: C - длина, E - ширина; 3 - семя: a - длина, b - ширина; 4, 5 - семенная чешуя: A₁ - длина передней части апофиза, A₂ - длина задней части апофиза, H - высота апофиза, B - ширина апофиза.

Форму генеративных органов и их частей характеризовали индексами, представляющими собой отношение абсолютных значений двух мерных признаков. Для каждой шишки и каждого дерева вычисляли следующие индексы: индекс формы шишек (ИФШ) – D/L , индекс формы апофиза шишек (ИФАШ) – H/B , индекс формы основания апофиза (ИФОА) – B/A , индекс формы передней части апофиза (ИФПЧА) – A_1/B , индекс расположения центра апофиза (ИРЦА) – A_1/A_2 , индекс формы семенных крылышек (ИФСК) – E/C , индекс формы семян (ИФС) – b/a (Видякин, 1991). Ряды индивидуальных значений

каждого индекса разделяли: а) на 3 класса; б) на стандартное число классов. Первый вариант использовался для картографирования частот и отграничения районов со специфичными и стабильными частотами индекса, являющимися определёнными структурными подразделениями вида, второй вариант - для статистической оценки однородности и достоверности различий выделенных ареальных совокупностей особей, осуществляемой на основе анализа классовых частот выборок каждого индекса. Количество семядолей определяли у 200-300 проростков каждого основного и дополнительного (вариант 2) образцов. Популяционные культуры заложены по методике ЦНИИЛГиС (Основные положения ..., 1982). Так как для выделения популяций необходимо очень большое количество выборок с небольшим расстоянием между ними, то на большой площади данные исследования провести физически невозможно и поэтому они выполнены в границах Кировской области. При изучении популяционной структуры вида использован 31 фенотипический признак, в том числе: 13 фенов, 10 мерных и 1 счётный признак, 7 индексов.

Статистический анализ материалов исследований проведен с помощью критерия G (таблицы сопряженности) (Rohlf, Sokal, 1995; Sokal Rohlf, 1995), критерия χ^2 (Глотов и др., 1982; Лакин, 1990), t - критерия Стьюдента (Зайцев, 1984), коэффициента корреляции (Лакин, 1990), корреляционного отношения (Зайцев, 1984), однофакторного (Доспехов, 1979) и трёхфакторного иерархического дисперсионного анализа (Sokal, Rohlf, 1995; Rohlf, Sokal, 1995).

На всех этапах исследований использованы имеющиеся методические сведения (Серебровский, 1928; Правдин, 1964, 1975; Вавилов, 1966, 1967; Новоженков, 1972; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Мамаев, 1973; Ирошников, 1974, 1977; Яблоков, 1980, 1987; Васильев, 1982; Милотин, 1982, 1983, 1988; Пугач, 1982; Придня, 1983, 1989; Яблоков, Ларина, 1985; Семериков, 1986; Махнёв, 1987; Чернодубов, 1994, 1998; Петрова, Санников, 1996; Путенихин, 2000; Васильев и др., 2000; Петрова, 2002).

ГЛАВА 3. ВЫДЕЛЕНИЕ ПРИЗНАКОВ-МАРКЕРОВ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Данная глава посвящена разработке методологии решения проблемы выделения генетически детерминированных признаков фенотипа, изучению на её основе собранного растительного материала и выделению фенотипических признаков-маркёров популяционной структуры вида. При этом рассматриваются две группы признаков: 1) дискретные, соответствующие понятию фена; 2) количественные (мерные и счётные).

3.1. Эколого-биологические особенности сосны обыкновенной

Рассматривается систематика рода *Pinus* (L.), особенности морфологического строения, роста вегетативных и генеративных органов, экологии вида. Констатируется, что в связи с отмеченными особенностями сосна обыкновенная отличается многообразием форм внутривидовой изменчивости (Мамаев, 1973), которые необходимо учитывать как при разработке методологии исследований и, в частности, при выделении признаков-маркёров популяционной структуры вида, так и в процессе анализа собранного научного материала.

3.2. Выделение фенов генеративных органов: методика и результаты

В процессе изучения индивидуальной изменчивости морфологических признаков шишек, семян, микростробил разработана методика выделения фенов и выделено несколько элементарных вариаций, отвечающих понятию фена. Она включает 4 этапа: первый - создание коллекций генеративных органов; второй - проверка имеющихся классификаций признаков и оценка выделяемых по ним вариаций на соответствие понятию фена; третий - выявление элементарных признаков, описание и выделение дискретных вариаций; четвёртый - косвенная оценка генотипической детерминированности отобранных дискретных вариаций.

Экспериментально установлено, что идентификация разными исследователями окрасочных вариаций одних и тех же выборок шишек, семян, микростробил на основе имеющихся классификаций признаков неоднозначна. Так как эти классификации построены на оценке цвета преобладающего пигмента, достоверность выделения которого зависит от индивидуальных особенностей зрительного восприятия исследователя, то они субъективны. Выделяемые по ним вариации не дискретны, так как изменения признака на индивидуальном уровне происходят постепенно через множество промежуточных форм. Поэтому все известные окрасочные вариации генеративных органов элементарными, то есть фенами, не являются.

На третьем этапе исследований сложные признаки, имеющие на индивидуальном уровне непрерывную изменчивость, разлагали на более простые составляющие, среди которых выделяли дискретные вариации. Поясним это на примерах окраски семян и микростробил, строения апофиза шишек.

Установлено, что окраска семян сосны обыкновенной определяется тремя слоями. Первый (внутренний), находящийся на коже семени, очень тонкий, равномерный. У одних деревьев он окрашен черным, у других – коричневым пигментом. Второй (средний) слой – толстый, состоит из зернистых структур, которые у всех деревьев окрашены чёрным пигментом. Однако у семян одних деревьев зёрна расположены равномерно, изменяясь на индивидуальной уровне от почти сплошного слоя до отдельных зёрен, у семян других деревьев они расположены пятнами, на индивидуальном уровне изменяясь от максимума, когда пятна соприкасаются, образуя ячеистый рисунок, до минимума, когда имеется только одно-два небольших, иногда слабо контрастных пятна (рис. 3). Третий (наружный) окрасочный слой желтовато-белого цвета. У семян одних деревьев он есть, у других – его нет (рис. 3).

В результате исследований по окраске семян выделены следующие дискретные вариации: по первому слою – серая и коричневая, по второму – равномерно окрашенная и пятнистая, по третьему – наличие и отсутствие его.

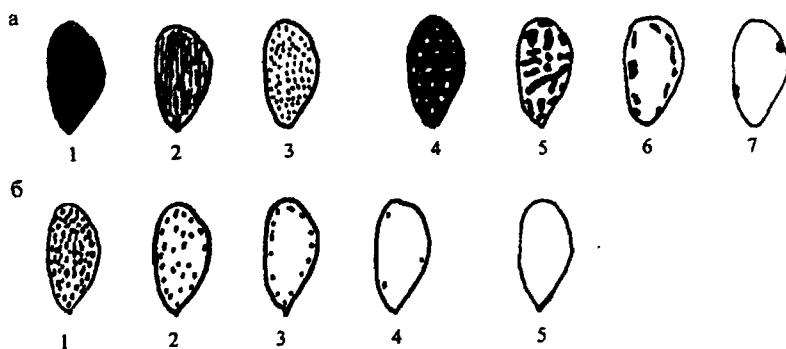


Рис. 3. Изменчивость семян сосны обыкновенной по окраске: а - второго окрасочного слоя (1-3 - равномерно окрашенные, 4-7 - пятнистые); б - третьего окрасочного слоя (1-4 - семена с наличием слоя, 5 - с отсутствием слоя).

Изучение окраски микростробил показало, что они окрашены всегда одним слоем пигмента без рисунка. У одних деревьев пигмент жёлтый, у других - красный. На индивидуальном уровне по каждому пигменту наблюдается непрерывная изменчивость от светлых до тёмных тонов. Поэтому дискретны лишь вариации по цвету пигмента: жёлтая и красная.

Установлено, что шишки на индивидуальном уровне различаются по типу развития апофиза (ТРА). У шишек одних деревьев наибольшее развитие получает передняя часть апофиза (ПТРА), у шишек других деревьев - задняя (ЗТРА). На индивидуальном уровне по высоте наиболее развитой части апофиза в пределах каждой вариации наблюдается непрерывная изменчивость (рис. 4). При этом у шишек вариации ПТРА с увеличением этих значений появляется крючкообразный изгиб наиболее развитой части в сторону основания шишки, у вариаций ЗТРА - к вершине шишки.

Установлено, что шишки окрашены всегда одним слоем пигмента серовато-зелёного, коричневого или жёлтого (песочного) цвета. При этом цвет пигмента строго индивидуален. На индивидуальном уровне цвет каждого из этих пигментов изменяется от светлых до тёмных тонов. Поэтому дискретны только вариации по цвету пигмента: серо-зелёная, коричневая, песочная.

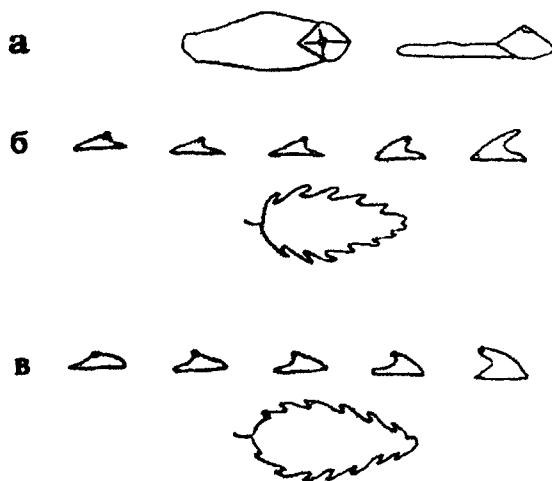


Рис. 4. Изменчивость сосны обыкновенной по типу развития апофиза шишек (ТРА): а - семенная чешуя (вид сверху и сбоку); б - апофизы и рассечённая вдоль продольной оси шишка с задним типом развития апофиза (ЗТРА); в - апофизы и рассечённая вдоль продольной оси шишка с передним типом развития апофиза (ПТРА).

Результаты идентификации одних и тех же выборок разными исследователями показали, что вариации, выделенные нами по цвету шишек, семян, микростробил, типу развития апофиза дискретны. На четвертом этапе исследований установлено, что они стабильны во времени, в пределах кроны дерева, клона, а также в смежных типах леса, что видно на примере окраски семян и микростробил (табл. 1). На основании этой оценки сделан вывод, что данные дискретные вариации являются генотипически жестко детерминированными признаками. Таким образом, в результате исследований, проведенных по разработанной методике, установлено, что все они соответствуют понятию фена. Фенами являются следующие 13 дискретных вариаций. Окраска семян: по первому слою – черная и коричневая, по второму – равномерно окрашенная и пятнистая, по третьему – наличие или отсутствие его; окраска шишек – серо-зеленая, коричневая, песочная; окраска микростробил – желтая, красная, по типу развития апофиза – ПТРА, ЗТРА.

Таблица 1

Частота дискретных вариаций окраски семян и микростробил сосны обыкновенной в разных типах леса Кировского лесхоза, %

Тип леса	Вариации окраски семян						Вариации окраски микростробил	
	Первый слой		Второй слой		Третий слой		желтая	красная
	черный	коричневый	пятнистый	равномерный	есть	нет		
Сосняк брусничный	80,0	20,0	94,3	5,7	51,4	48,6	50,0	50,0
Сосняк кисличный	78,7	21,3	93,3	6,7	52,0	48,0	51,2	48,8
Сосняк черничный	78,9	21,1	94,4	5,6	50,0	50,0	48,7	51,3

3.3. Структура изменчивости фенов окраски семян

С целью получения дополнительных сведений о высокой наследуемости фенов, отмеченной в разделе 3.2, был проведен специальный эксперимент, заключающийся в анализе соотношения экологического (внутриклонового) и генотипического (межклонового) компонентов изменчивости фенов окраски семян на плантации сосны. Эксперимент показал, что путем описания фенов окраски каждого семени в смешанных образцах семян нескольких клонов и последующей группировки семян с одинаковыми фенетическими характеристиками, можно с очень высокой точностью установить клоновую принадлежность каждого семени и определить общее количество предложенных для анализа клонов, что свидетельствует о высокой наследуемости этих фенов ($H^2=1$). Высокая наследуемость фенов – важнейшее условие эффективного использования их в решении проблемы популяционной структуры вида.

3.4. Индексная оценка мерных признаков генеративных органов

Абсолютные размеры генеративных органов экологически лабильны. Они не постоянны в метамерах кроны, изменяются на сравнительно малых

площадях при незначительных колебаниях факторов среды и фитоценологических особенностей, зависят от погодных условий в год формирования (Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Семерилов, 1986; Махнёв, 1987). Поэтому при изучении генетической гетерогенности вида в пространстве они мало информативны.

Исследования показали, что более независимы от факторов среды индексы формы органов. Они стабильны во времени, в кроне дерева, что видно на примере индекса формы шишек (табл. 2).

Таблица 2

Средние значения индекса формы шишек (Д/Л) и эндогенная изменчивость его у отдельных деревьев сосны по годам в квартале 48

Лянгасовского лесничества Паркового лесхоза Кировской области

Номер дерева	Индекс формы шишек по годам			Коэффициент эндогенной изменчивости индекса формы шишек (С, %) по годам		
	1983	1985	1986	1983	1985	1986
1	0,45	0,46	0,46	3,3	3,3	3,0
3	0,44	0,45	0,45	3,6	2,7	2,9
6	0,48	0,49	0,49	2,7	2,7	3,1
7	0,51	0,51	0,51	5,1	3,7	3,5
8	0,53	0,53	0,54	4,0	2,8	3,9
13	0,46	0,45	0,46	2,4	4,6	3,7
14	0,44	0,44	0,44	3,9	4,3	3,0
16	0,50	0,50	0,50	5,0	2,9	3,8

При разделении вариационных рядов индивидуальных значений индекса на 3 класса в соответствии с интервалами, приведенными в табл. 3, классовые частоты в пределах определённых географических районов характеризуются специфичностью и стабильностью, что может свидетельствовать о наличии популяционной дифференциации вида.

Установлено, что различия в лесорастительных условиях одной группы типов леса не оказывают влияния на классовые частоты индексов (табл. 4).

Таблица 3

Интервалы классов индексов генеративных органов сосны обыкновенной

Индекс	Класс индекса		
	1	2	3
Д/Л	$\leq 0,45$	0,46-0,54	$>0,54$
Н/В	$\leq 0,30$	0,31-0,65	$>0,65$
A ₁ /В	$\leq 0,45$	0,46-0,60	$>0,60$
В/А	$\leq 0,85$	0,86-1,15	$>1,15$
A ₁ /A ₂	$\leq 0,85$	0,86-1,15	$>1,15$
Е/С	$\leq 0,35$	0,36-0,45	$>0,45$
в/а	$\leq 0,55$	0,56-0,64	$>0,64$

Таблица 4

Распределение частот деревьев сосны обыкновенной по классам индекса формы шишек (Д/Л) в разных типах леса

Место сбора (лесхоз)	Тип леса	Частоты индексов в классах, %		
		$\leq 0,45$	0,46-0,54	$>0,54$
В-Полянский	С. майн.- брусничный	51,4	48,6	0
	С. брусничный	49,3	50,7	0
Игринский	С. черничный	18,6	80,0	1,4
	С. брусничный	18,6	78,6	2,8
Зуевский	С. кисличный	56,5	41,9	1,6
	С. черничный	56,9	41,7	1,4

Это, в совокупности с отмеченной низкой эндогенной и временной изменчивостью индексов (табл. 2), свидетельствует о том, что развитие формы генеративных органов в значительной мере контролируется генотипом дерева. Поэтому эти индексы являются высокоинформативными признаками – маркерами популяционной структуры вида.

Из счётных признаков для исследований выбран один – количество семян. Основанием для этого послужили: 1) специфичность и стабильность

в пространстве; 2) однородность распределений числа семян в разных типах леса определённых географических районов (Видякин, Глотов, 1999).

3.5. Масштабирование и оценка информативности фенотипических признаков генеративных органов сосны обыкновенной

До изучения изменчивости признаков-маркёров популяционной структуры вида в пространстве важно знать их масштаб. Под масштабом фена, индекса или другого генотипически детерминированного признака нами понимается уровень структурной организации вида, на котором он дифференцирует население на ареальные группы особей путём маркирования их специфическими и стабильными частотами. Для этого была разработана методика масштабирования признаков-маркёров. Суть её в следующем.

Многочисленные исследования последних лет свидетельствуют о том, что в контрастных лесорастительных условиях на болоте и пространственно смежных участках суходола формируются две разные популяции сосны обыкновенной (Особенности формирования..., 1984; Петрова и др., 1989; Петрова, Санников, 1996; Белоконов и др., 1998). Если это так, то на границе болота и суходола частоты одной группы признаков должны изменяться, другой группы - оставаться стабильными. Первая группа признаков будет иметь популяционный масштаб, вторая - надпопуляционный.

Для проверки этих предположений были использованы две пары смежных биогеоценозов из группы сосняков зеленомошников (*Pineta hylocomiosa*) и заболоченных кустарничково-сфагновых (*Pineta sphagnosa*), относящихся к олиготрофному застойному ряду заболачивания (Видякин, 2001, 2004).

Исследования показали, что на границе болотной и суходольной популяций статистически значимо изменяются частоты фенотипических признаков первого и третьего слоев окраски семян, типа развития апофиза, окраски шишек и микростробил (табл. 5). Следовательно, эти фены имеют популяционный масштаб.

Частоты фенотипических признаков второго слоя окраски семян, а также частоты индексов шишек (ИФШ, ИФША, ИФОА, ИФПЧА, ИРЦА), формы семенного крылышка

(ИФСК) и семян (ИФС), количества семядолей в обеих популяциях одинаковы (см. пример в табл. 6), то есть они являются признаками-маркёрами внутривидовых подразделений надпопуляционного масштаба.

Таблица 5

Результаты сравнения распределений частот фенотипов в популяциях сосны обыкновенной на болотах и суходолах Кировской области по χ^2

Сравниваемые популяции	Значения χ^2					
	Фены					
	первого слоя окраски семян	второго слоя окраски семян	третьего слоя окраски семян	окраски шишек	окраски микро- стробил	типа развития апофиза
1. Болото* и суходол	9,40	0,01	6,45	13,83	13,45	15,56
2. Болото** и суходол	8,52	0,03	5,19	10,01	18,37	24,88

Примечание: 1) χ^2 табличное при $P_{001}=10,83$; $P_{01}=6,64$; $P_{05}=3,84$ (Лакин, 1990, с.329); 2) * - Иваново болото, ** - Пищальское болото.

Таблица 6

Частоты классов индексов шишек (ИФШ) и формы семян (ИФС)
в популяциях сосны обыкновенной на болотах и суходолах

Популяции	Распределение деревьев по классам индексов, %					
	формы шишек			формы семян		
	$\leq 0,45$	0,46-0,54	$> 0,54$	$\leq 0,55$	0,56-0,64	$> 0,64$
Иваново болото	45	55	0	20	72	8
Суходол	43	57	0	21	72	7
Пищальское болото	45	55	0	21	73	6
Суходол	45	55	0	22	71	7

Для установления масштаба признаков надпопуляционного уровня изучали изменчивость их частот на контрастных физико-географических рубежах. В результате выявлены три варианта изменчивости признаков: 1) частоты всех признаков не изменяются, что означает отсутствие здесь границы; 2) частоты изменяются только у части признаков, что интерпретировалось как наличие одного из надпопуляционных подразделений (табл. 7); 3) изменяются частоты

всех признаков, что расценивалось как наличие двух надпопуляционных подразделений вида (табл. 7).

Таблица 7

Результаты сравнения различий 3-х-классовх рядов распределений частот индексов шишек, семян, семенных крылышек по χ^2 на границах некоторых физико-географических округов Кировской области

Сравниваемые округа	Значения по индексам					
	ИФШ	ИФАШ	ИФОА	ИФПЧА	ИФС	ИФСК
I и IV	18,66	21,99	12,35	12,47	0,27	2,42
$\chi^2_{0,05}$	5,99	3,84	3,84	5,99	5,99	5,99
$\chi^2_{0,01}$	9,21	6,64	6,64	9,21	9,21	9,21
IV и VI	48,27	21,66	14,76	39,48	11,20	20,61
$\chi^2_{0,05}$	3,84	3,84	3,84	5,99	5,99	5,99
$\chi^2_{0,01}$	6,64	6,64	6,64	9,21	9,21	9,21

Прмечание: I - Моломско-Лузский округ, IV - Вятско-Чепецкий округ, VI - Вятско-Кильмезский округ.

В результате масштабирования и оценки межгрупповой изменчивости признаков отобраны маркёры популяционной структуры сосны с высокой генотипической детерминированностью, установлены масштабы их, выделены наиболее информативные маркёры, выявлено наличие трёх уровней структурной организации вида: популяционный, первый надпопуляционный, второй надпопуляционный.

Маркёрами популяционного уровня структурной организации сосны являются следующие одиннадцать фенотипов. Окраска семян: первый слой - чёрная и коричневая, третий - наличие или отсутствие его; окраска шишек - серозелёная, коричневая, песочная; окраска микростробил - жёлтая и красная; тип развития апофиза шишек - передний (ПТРА) и задний (ЗТРА). Наиболее информативны из них фены третьего слоя окраски семян.

Маркёрами низшего (первого) подразделения надпопуляционного уровня структурной организации вида являются: индекс формы шишек (ИФШ), индекс формы апофиза шишек (ИФАШ), индекс формы основания апофиза

(ИФОА), индекс формы передней части апофиза (ИФПЧА) и индекс расположения центра апофиза (ИРЦА). Наиболее информативен из них ИФС.

Маркёрами высшего (второго) подразделения надпопуляционного уровня структурной организации вида являются: индекс формы семенного крылышка (ИФСК), индекс формы семян (ИФС), количество семядолей. Наибольшей информативностью среди индексов характеризуется ИФСК.

ГЛАВА 4. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ-МАРКЁРОВ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА

Для выявления популяционной структуры вида и пространственного размещения внутривидовых структурных подразделений изучена географическая изменчивость каждого выделенного признака-маркёра, полагая при этом, что данная дифференциация сосны обыкновенной есть процесс, направленный на приспособление популяций и надпопуляционных структур к конкретным лесорастительным условиям, в ходе микроэволюции сопровождающийся возникновением генотипических и фенотипических различий между ними.

4.1. Географическая изменчивость фенов-маркёров популяций

Фены третьего слоя окраски семян. Нанесение на карту Кировской области и последующий анализ частот фенов третьего слоя окраски семян показал, что в пределах определённых географических районов они отличаются исключительно высокой стабильностью. Это позволило провести границы между районами со специфичными частотами фенов и, таким образом, объединить выборки в 17 ареальных совокупностей (рис.5). Так как данные фены имеют популяционный масштаб, то маркируемые ими ареальные совокупности особей являются популяциями.

Статистический анализ показал, что группировка выборок в популяции таким образом, как это показано на рис. 5, правильная, действительно отражающая природную дифференциацию вида по данному признаку, так как каж-

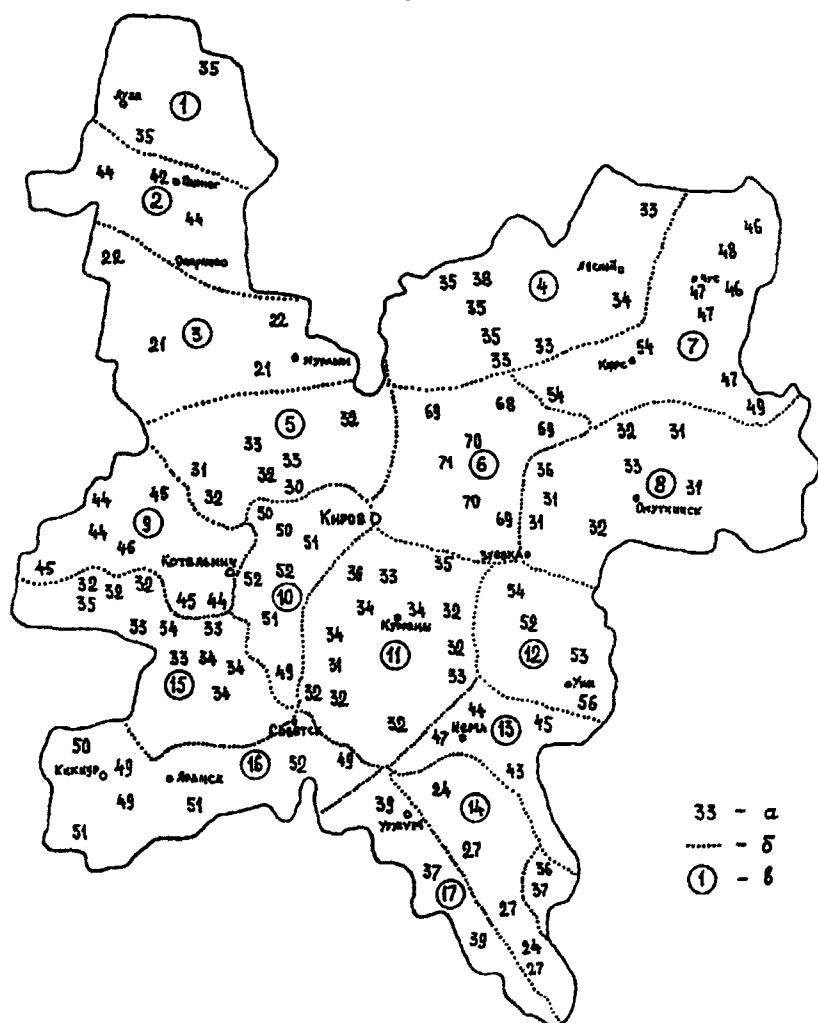


Рис. 5. Карта-схема изменчивости сосны обыкновенной в Кировской области по фену отсутствия третьего слоя окраски семян, а - частота фена (%), б - граница популяций, в - номер популяции. Популяции: 1 - Лузская, 2 - Пушминская, 3 - Верхне-Моломская, 4 - Сысоло-Кобринская, 5 - Нижне-Моломско-Летская, 6 - Северо-Вятско-Увальская, 7 - Вятско-Камская равнинная, 8 - Вятско-Камская возвышенная, 9 - Моломско-Ветлужская, 10 - Средне-Вятская левобережная, 11 - Центрально-Вятско-Увальская, 12 - Чепецко-Косинская, 13 - Лобанско-Кильмезская, 14 - Нижне-Вятская левобережная, 15 - Вятско-Пижемская, 16 - Ярано-Немдинская, 17 - Нижне-Вятская правобережная.

дая популяция однородна внутри себя по частотам каждого фена ($\chi^2 < \chi^2_{0.05}$), а пространственно смежные популяции достоверно различаются между собой за исключением одного варианта сравнения (табл. 8). Однако анализ показал, что отсутствие статистически значимых различий между Лузской (№ 1) и Пушкинской (№ 2) популяциями обусловлено малочисленностью сравниваемых выборок.

Таблица 8

Результаты сравнения достоверности различий пространственно смежных популяций по фенам третьего слоя окраски семян

№ п/п	Номера сравниваемых популяций	$\chi^2_{\text{факт.}}$	№ п/п	Номера сравниваемых популяций	$\chi^2_{\text{факт.}}$
1	1-2	2,26	15	8-12	45,92
2	2-3	32,64	16	9-10	3,98
3	3-5	10,61	17	9-15	19,62
4	4-6	148,21	18	10-11	52,27
5	4-7	26,15	19	10-15	46,59
6	5-6	160,59	20	11-12	51,35
7	5-9	18,50	21	11-13	15,36
8	5-10	40,28	22	11-16	52,08
9	6-7	60,98	23	12-13	5,25
10	6-8	178,56	24	13-14	26,63
11	6-10	43,38	25	14-17	10,69
12	6-11	214,92	26	15-16	46,27
13	6-12	23,10	27	16-17	10,35
14	7-8	38,26			

Примечание: для числа степеней свободы $k = (2-1)(2-1) = 1$ $\chi^2_{0,05} = 3,84$;

$\chi^2_{0,01} = 6,64$; $\chi^2_{0,001} = 10,83$ (Лакин, 1990, с.329).

В дальнейшем при анализе популяционной дифференциации населения вида по другим изучаемым фенам оценивалась совместимость пространственного расположения ареальных группировок особей, маркируемых данным фе-

ном, с границами популяций, приведенными на рис. 5. Для этого на карту-схему Кировской области с границами популяций, выделенных по фенам третьего слоя окраски семян (рис. 5), наносили частоты фенов каждого изучаемого признака. Выборки частот в пределах границ каждой популяции объединяли. Полученные группы частот с помощью критерия χ^2 оценивали на однородность включенных в них выборок и достоверность различий между собой. Получены следующие результаты.

Фены первого слоя окраски семян. По сравнению с фенами третьего слоя окраски семян межгрупповая изменчивость данных фенов меньше, а внутрипопуляционная – больше. Выборки частот в пределах каждой популяции однородны ($P>0,05$). Различия между пространственно смежными популяциями статистически значимы в 23 вариантах сравнения из 27 возможных.

Фены окраски шишек. В популяциях сосны обыкновенной Кировской области по данному признаку встречаются только два фена: «шишки коричневые» и «шишки серо-зелёные». Деревьев с песочной окраской шишек нет (Видякин, 2001). Анализ по χ^2 показал, что несмотря на наличие определённой внутрипопуляционной изменчивости, распределения частот фенов окраски шишек в каждой популяции однородны ($P>0,05$). Из 27 возможных вариантов сравнения пространственно смежных популяций в 24 получены различия на 0,1% уровне значимости, в 2-х - на 1% и в 1-м различия не достоверны.

Фены окраски микростробил. В популяциях имеются два фена: микростробилы жёлтые и красные. В каждой из двух изученных популяций частоты их очень стабильны и специфичны. Выборки в пределах популяций однородны ($P>0,05$), а различия между ними статистически значимы ($\chi^2 = 38,37$; $\chi^2_{0,001} = 10,83$).

Фены типа развития апофиза шишек. Во всех популяциях сосны обыкновенной Кировской области преобладают деревья с задним типом развития апофиза (ЗТРА). Распределения частот фенов ПТРА и ЗТРА в каждой по-

пуляции однородны ($P > 0,05$), а различия между пространственно смежными популяциями статистически значимы в 96,3% случаев.

Общая оценка достоверности различий пространственно смежных популяций по изученным фенам 4-х признаков показала, что из 108 возможных вариантов сравнения в 101 различия статистически значимы и только в 7 – они не доказаны. Таким образом, фены окраски семян, шишек и микростробил, типа развития апофиза шишек стабильностью и специфичностью частот в пространстве маркируют одинаковые по объёму ареальные подразделения вида в ранге популяций, количество и границы которых показаны на рис.5.

Изучение изменчивости частот фенов типа развития апофиза на границе двух популяций показало, что ширина межпопуляционных границ составляет около 20 км. Это соответствует известному представлению о «размытости» популяционных границ (Мамаев, 1970; Мамаев, Махнёв, 1982).

Установлено, что границы популяций совпадают с границами физико-географических районов.

4.2. Географическая изменчивость индексов-маркёров первого подразделения надпопуляционного уровня структурной организации вида

4.2.1. Изменчивость размеров шишек и апофиза

В направлении с севера на юг наблюдается увеличение размеров шишек и апофизов семенных чешуй. Например, длина шишек увеличивается на 4-5 мм, ширина на 2 мм на протяжении 13° широты. Резкое увеличение размеров происходит при переходе от северной тайги к южной. Следовательно, размеры генеративных органов зависят от природно-климатических условий. Они также изменяются под влиянием эдафических условий опытных участков. Поэтому для изучения популяционной структуры вида в связи со слабой информативностью не пригодны.

4.2.2. Изменчивость средних значений индексов формы шишек и апофиза

Средние значения индексов и пределы изменчивости их в направлении с севера на юг не изменяются. Например, во всех ботанико-географических подзонах индекс формы шишек, изменяясь в пределах 0,45-0,52, равен 0,47. Средние значения индексов не изменяются на эдафически неоднородных опытных участках. Поэтому изменчивость их в пространстве обусловлена не экологическими условиями, а генетической гетерогенностью вида. В связи с этим индексы перспективны при изучении популяционной структуры вида. Однако по причине слабой изменчивости в пространстве, по средним значениям индексов практически невозможно выделить районы стабилизации и специфичности признака, а, следовательно, и внутривидовые структурные подразделения. Поэтому при изучении популяционной структуры с целью повышения информативности признака анализировались и сравнивались в пространстве не средние значения, а классовые частоты индексов.

4.2.3. Изменчивость выборок по классовым частотам индексов шишек

Для анализа географической изменчивости значения индексов каждого дерева данной выборки группировали: а) по 3 классам; б) по стандартному числу классов (Зайцев, 1984; Лакин, 1990). Частоты 3-х-классовых рядов распределений наносили на карту, анализировали в пространстве, выделяли зоны стабильных и специфичных значений признака, которые интерпретировались как ареалы внутривидовых структурных подразделений, ранг которых соответствовал масштабу маркирующих их индексов (Видякин, 1990, 1991, 1995). Частотные распределения варианта «б» использовали для статистической оценки по χ^2 однородности и различий выделенных структурных подразделений вида.

3-х-классовые ряды распределений пространственно смежных опытных участков в пределах определённой территории характеризуются очень близкими значениями относительных частот индекса. Поэтому выделять ареальные

подразделения вида по данному индексу можно путём объединения пространственно смежных опытных участков с идентичными частотами первого класса 3-х-классовых рядов распределений. Результаты изучения географической изменчивости классовых частот индексов: ИФШ, ИФАШ, ИФОА, ИФПЧА, ИРЦА заключаются в следующем.

Индекс формы шишек (ИФШ). Исследования показали, что частоты первого класса 3-х-классовых рядов распределения признака в пределах определённых территорий отличаются значительным постоянством и специфичностью. Это позволило опытные участки с одинаковыми частотами объединить в 15 ареальных групп особей (рис. 6). Так как данный индекс имеет надпопуляционный масштаб, то маркируемые им ареальные совокупности отнесены к рангу групп популяций. Каждая группа популяций статистически однородна ($\chi^2 < \chi^2_{0,05}$). Пространственно смежные группы популяций достоверно различаются между собой ($P < 0,001$). Распределение значений ИФШ в каждой группе популяций соответствует нормальному распределению.

ИФШ является самым информативным маркёром первого надпопуляционного уровня структурной организации вида. Поэтому можно предположить, что выделенные группы популяций наиболее полно соответствуют природной дифференциации населения на данном уровне структурной организации вида. С учётом этого анализ каждого последующего индекса заключался в объединении частот 3-х-классовых рядов распределений в границах групп популяций, выделенных по ИФШ, в оценке полученных групп с помощью критерия χ^2 на однородность включенных выборок и достоверность различий между собой.

Индекс формы апофиза шишек (ИФАШ). Классовые частоты ИФАШ в границах популяций стабильны. Небольшие отклонения частот наблюдаются на границах популяций. По классовым частотам рядов распределений каждая группа популяций однородна ($\chi^2 < \chi^2_{0,05}$). Из 27 возможных вариантов

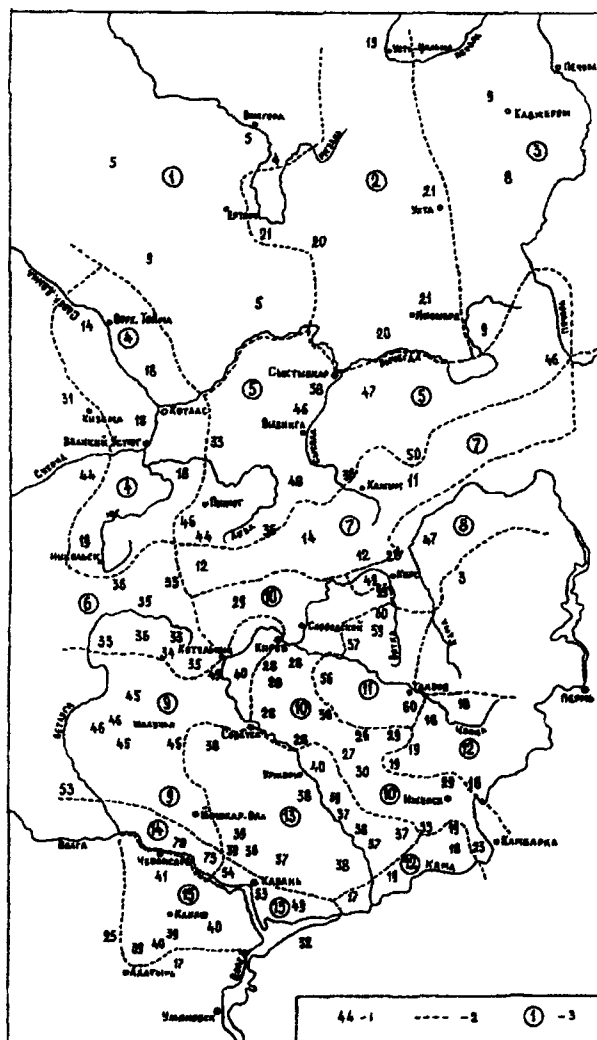


Рис. 6 Карта-схема изменчивости относительных частот первого класса трёхклассовых рядов распределений индекса формы шишек сосны обыкновенной на востоке Европейской части России. 1 - частота класса (%), 2 - границы групп популяции, 3 - номер группы популяций. Группы популяций: 1 - Вычегодско-Мезенская, 2 - Тиманская, 3 - Печорская, 4 - Северо-Двинская, 5 - Сысоло-Вычегодская, 6 - Верхне-Ветлужская, 7 - Северо-Увальская, 8 - Верхне-Камская, 9 - Ветлужско-Вятская, 10 - Вятско-Чепецкая, 11 - Чепецкая, 12 - Прикамская, 13 - Нижне-Вятская, 14 - Волжско-Ветлужская, 15 - Волжско-Суринанская.

сравнения пространственно смежных групп популяций в 24 различия статистически значимы, в том числе в 21 $P < 0,001$, в 1 $P < 0,01$, в 2 $P < 0,05$.

Индекс формы передней части апофиза (ИФПЧА). Классовые частоты рядов распределений индекса в пределах каждой группы популяций статистически однородны ($\chi^2 < \chi^2_{0,05}$). Различия между пространственно смежными группами популяций статистически значимы в 26 из 27 вариантов сравнения. Таким образом, ИФПЧА маркирует группы популяций аналогично индексам ИФШ и ИФАШ.

Индекс формы основания апофиза (ИФОА). Статистический анализ частот рядов распределений показал, что выборки каждой группы популяций однородны ($\chi^2 < \chi^2_{0,05}$). Различия между пространственно смежными группами популяций статистически значимы в 26 из 27 возможных вариантов сравнения. Различия не доказаны между Северо-Двинский (№4) и Сысоловчегодской (№5) группами популяций.

Индекс расположения центра апофиза шишек (ИРЦА). Апофиз семенной чешуи шишек сосны обыкновенной представляет собой пирамидку, в верхней части оканчивающуюся так называемым пупком. Если апофиз спроектировать на плоскость, то получится ромб с точкой в средней части, представляющей проекцию пупка. Эту точку мы и называем центром апофиза. Если сравнить апофизы со строго фиксированным положением в шишке, то каждому дереву присуще свое место нахождения данного центра.

Статистический анализ рядов распределений деревьев по ИРЦА показал однородность выборок в каждой группе популяций ($\chi^2 < \chi^2_{0,05}$). Различия между пространственно смежными группами популяций статистически значимы в 23 из 27 возможных вариантов сравнения, в том числе в 20 при $P < 0,001$, в 2 при $P < 0,01$, в 1 при $P < 0,05$. Итоговая оценка сравнения пространственно смежных групп популяций по всем индексам группово-популяционного мас-

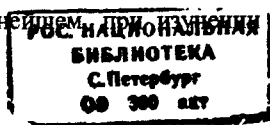
штаба показала, что из 135 возможных вариантов сравнения в 126 получены статистически значимые различия.

Наличие отдельных статистически не доказанных различий некоторых пространственно смежных групп популяций по одному, максимум двум индексам может являться следствием: 1) единства их происхождения; 2) наличия слабого пространственного градиента лесорастительных условий, не способного вызвать разновекторизованный естественный отбор по отдельным индексам; 3) кратковременности действия микроэволюционных процессов.

Индексы изменяются независимо друг от друга. Моделирование показало, что отбор по одному из классов 3-х-классовых рядов распределений индекса не сказывается на частоты классов данной выборки по другим индексам. Таким образом, индексы стабильностью и специфичностью классовых частот в пространстве маркируют одинаковые по объёму группы популяций в соответствии с границами, показанными на рис. 6. Границы групп популяций совпадают с границами крупных форм рельефа - возвышенностями, низменностями, равнинами, речными террасами. Так, Вычегодско-Мезенская группа популяций занимает Вычегодско-Мезенскую равнину, Тиманская - Тиманский кряж, Печорская - Печорскую низменность, Сысоло-Вычегодская - Сысоло-Вычегодскую равнину, Северо-Увальская - Северные Увалы.

4.3. Географическая изменчивость признаков-маркёров второго подразделения надпопуляционного уровня структурной организации вида

Количество семядолей. Среднее количество семядолей стабильно и специфично на больших территориях, включающих несколько групп популяций (рис. 7). Это позволило группы популяций с идентичным средним числом семядолей объединить в ареальные совокупности, которые названы миграционными зонами. Выделено четыре зоны. Различия между ними статистически значимы ($P < 0,001$). Миграционные зоны и входящие в них группы популяций приведены на рис. 7. В дальнейшем при изучении изменчивости в простран-



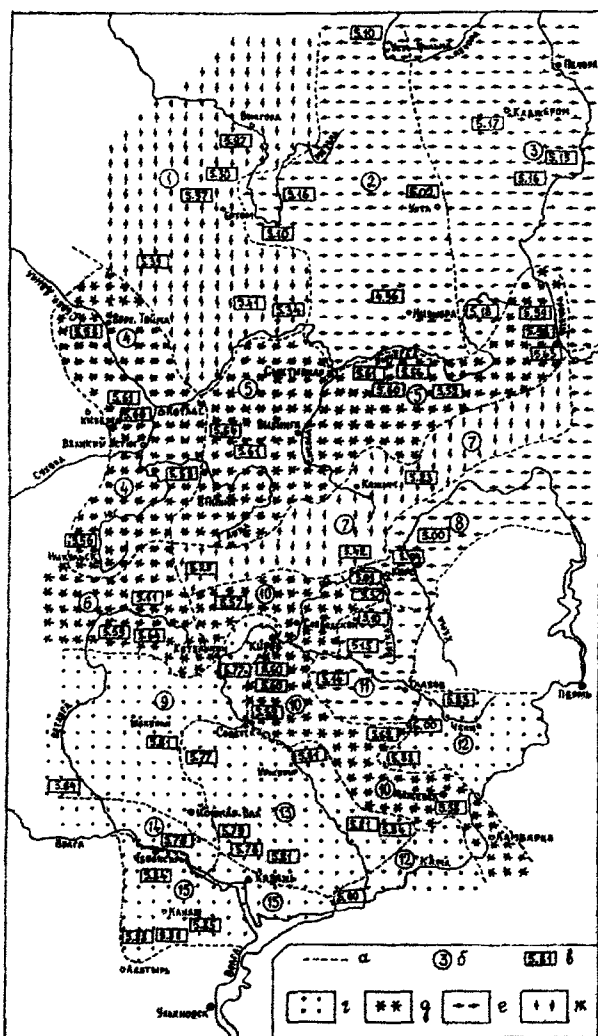


Рис. 7. Карта-схема изменчивости сосны обыкновенной по количеству семядолей на востоке Европейской части России. Группы популяций: 1 - Вычегодско-Мезенская, 2 - Тиманская, 3 - Печорская, 4 - Северо-Двинская, 5 - Сысоло-Вычегодская, 6 - Верхне-Ветлужская, 7 - Северо-Увальская, 8 - Верхне-Камская, 9 - Ветлужско-Вятская, 10 - Вятско-Чепецкая, 11 - Чепецкая, 12 - Прикамская, 13 - Нижне-Вятская, 14 - Волжско-Ветлужская, 15 - Волжско-Суринская; а - границы групп популяций; б - номер группы популяций; в - среднее количество семядолей в выборке; миграционные зоны: г - первая, д - вторая, е - третья, ж - четвертая.

стве индексов-маркёров данного уровня структурной организации вида классовые частоты выборок объединяли в границах выделенных по числу семядолей зон. Затем с помощью статистического анализа оценивали однородность выборок в каждой группе популяций, групп популяций в пределах миграционной зоны, значимость различий между миграционными зонами. Получены следующие результаты.

Индекс формы семян (ИФС). Он изучен в 1-ой, 2-ой и 3-ей зонах. Установлено, что распределения выборок в пределах каждой миграционной зоны однородны. Распределения выборок частот 2-ой миграционной зоны статистически значимо отличается от распределений 1-ой и 3-ей. Статистически не значимы различия между 1-ой и 3-ей зонами ($P > 0,05$).

Индекс формы семенного крылышка (ИФСК). По распределению классовых частот группы популяций и миграционные зоны статистически однородны ($\chi^2 < \chi^2_{0,05}$). Различия между пространственно смежными миграционными зонами статистически значимы ($P < 0,001$).

Таким образом, все изученные признаки маркируют одинаковые по объёму миграционные зоны в границах, показанных на рис. 7. Они велики по размером, как правило, пересекают несколько природных подзон.

4.4. Особенности роста сосны обыкновенной в популяционных культурах

Установлено, что при продвижении районов заготовки семян с севера на юг наблюдается увеличение высоты культур, которое происходит не линейно, а по кривой, что связано с пространственной дифференциацией генофонда вида. Анализ показал, что высота семенного потомства сосны обыкновенной разного географического происхождения дифференцирована на уровне групп популяций. Это является доказательством того, что выявленная схема популяционной организации вида действительно отражает реальную картину природной дифференциации генофонда вида.

4.5. Изменчивость фенов второго слоя окраски семян

Установлено, что относительные частоты этих фенов практически не изменяются на всех уровнях структурной организации вида. Естественный отбор по данным фенам, по-видимому, не происходит. Поэтому они имеют видовой масштаб (Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985).

ГЛАВА 5. МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Современная популяционная структура вида сформировалась в процессе микроэволюции вида на протяжении многих тысячелетий. Поэтому механизм её формирования можно выяснить при условии изучения истории развития вида в связи с природно-климатическими особенностями плейстоцена и голоцена, которые, как известно, оказали решающую роль в становлении существующих ареалов растений и облика природы в целом (Кац, 1952; Горчаковский, 1953, 1969, 1975; Правдин, 1964, 1975; Гричук, 1989).

5.1. Климат и лесная растительность плейстоцена и голоцена

В разделе дана характеристика изменений климата в четвертичный период истории Земли, указаны направления и границы распространения ледников. Установлено, что в области сплошного оледенения и на некотором расстоянии от неё, в так называемой перигляциальной зоне, лесов не было (Сукачёв, 1938; Кац, 1952; Горчаковский, 1953, 1969). Древесная растительность произрастала в это время в ледниковых убежищах (рефугиумах), расположенных за пределами перигляциальной зоны в районах с относительно благоприятными условиями (Вульф, 1944; Нейштадт, 1957). В межледниковые эпохи и в голоцене в связи с потеплением климата и отступлением ледника на север происходила миграция древесной растительности из ледниковых рефугиумов (Лавренко, 1930; Сукачёв, 1938; Кац, 1952). Наиболее неблагоприятным пе-

риодом плейстоцена для растительности является эпоха максимального (днепровского) оледенения (Вульф, 1944; Горчаковский, 1953, 1969), распространившегося далеко на юг.

5.2. Послеледниковая миграция сосны обыкновенной в районе исследований

В период максимального оледенения сосны обыкновенной в районе исследований не было. Сюда она мигрировала в межледниковые эпохи и в голоцене из близлежащих рефугиумов, находящихся на территории Среднего и Южного Урала (Видякин, Глотов, 1999). Выделенные миграционные зоны представляют пути расселения вида из этих рефугиумов. Высказана гипотеза, что сосна обыкновенная 1-ой и 2-ой миграционной зоны расселилась с Южного Урала, 3-ей и 4-ой – с Среднего Урала. Рефугиум 2-ой миграционной зоны находился, вероятно, в нижнем течении реки Белой.

5.3. Механизм формирования популяционной структуры вида

В процессе расселения вида из рефугиумов возникли миграционные зоны. Миграционная зона – это часть населения вида, характеризующаяся однородной и специфической генетической структурой того рефугиума, из которого происходила миграция. Одновременно с миграцией под влиянием естественного отбора в каждой миграционной зоне происходила «подгонка» генетической структуры вида к конкретным лесорастительным условиям территории. При этом микроэволюционный процесс осуществлялся на двух уровнях: популяционном – адекватно специфике лесорастительных условий физико-географических районов и группово-популяционном – адекватно лесорастительным условиям крупных форм рельефа типа возвышенностей, низменностей. В результате этого формируются популяции и группы популяций.

Таким образом, механизм формирования популяции и группы популяций обусловлен наличием гетерогенности условий произрастания в пределах

ареала вида, естественным отбором и изоляцией. В непрерывном ареале вида изоляция осуществляется путём пространственного разделения популяций другими лесными формациями, открытыми участками территории, лишенными древесной растительности или низинными болотами. Ведущим эволюционным фактором образования специфической генотипической структуры данного подразделения вида является естественный отбор, векторизованный однородными лесорастительными условиями, сложившимися под влиянием однообразного сочетания физико-географических условий ландшафтного комплекса, в пределах которого формируется эта единица популяционной структуры. Исследования показали, что чем больше видовая норма реакции, тем выше ранг физико-географического комплекса, в границах которого формируется популяция, и тем больше её объем. Например, видовая норма реакции сосны обыкновенной больше, чем дуба черешчатого. Поэтому размер популяции сосны составляет сотни тысяч гектаров (Видякин, 1999, 2001), а дуба – десятки, сотни, иногда тысячи гектаров (Семериков, 1986). Формирование популяций в границах определённых единиц физико-географического районирования у видов лесных древесных растений, вероятно, представляет собой общую закономерность. Так, популяция дуба черешчатого формируется в границах ландшафтного урочища (Семериков, 1986), сосны – в границах физико-географического района (Видякин, 1999, 2001).

На основании предложенного механизма формирования популяции к ней применимы следующие определения: популяция – это элементарная эволюционная и структурная единица вида, это генетико-эволюционное или эколого-генетическое явление (Шварц, 1969, 1980; Тимофеев-Ресовский и др., 1973, 1977), это естественно-историческая структура (Глотов, 1975).

ГЛАВА 6. ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КАК ОСНОВА СОХРАНЕНИЯ ГЕНОФОНДА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Популяционная структура сосны обыкновенной, сложившаяся в результате длительного эволюционного процесса, представляет собой наиболее вы-

годную стратегию выживания вида, и поэтому она должна сохраняться в поколениях. Так как её основу составляет популяция, то сохранение существующей структурной организации вида означает сохранение определённых условий для нормального протекания генетических процессов, обеспечивающих самовоспроизведение каждой популяции в чреде поколений. Одним из этих условий является сохранение природной генетической изменчивости популяции. Решение данной проблемы базируется на сведениях о популяционной структуре вида и пространственном расположении популяций (Мамаев и др., 1988). Следовательно, популяционная структура вида – основа сохранения его генофонда. Сохранение генетической изменчивости вида может быть обеспечено при условии сохранения генофонда каждой популяции (Яблоков, 1987; Мамаев и др., 1988; Путенихин, 2000).

Основными причинами обеднения генофонда сосны обыкновенной могут быть: 1) стихийные бедствия; 2) лесоводственно не обоснованные системы рубок главного пользования; 3) искусственное лесовосстановление; 4) методы индивидуальной селекции вида.

6.1. Популяция как основа сохранения генофонда вида при стихийных бедствиях, рубках главного пользования и искусственном лесовосстановлении

Основными стихийными бедствиями, которые могут привести к значительному снижению генетического разнообразия популяции являются лесные пожары, гибель древостоя в результате ветровала, повреждения болезнями, энтомовредителями леса на больших площадях. В этих случаях естественное возобновление вида может произойти в результате обсеменения площади от единичных сохранившихся деревьев, что приведет к снижению генетической изменчивости появившегося поколения леса.

Зная границы популяций, в которых произошли данные события, избежать этого можно следующим образом. На площадях, подверженных стихийным бедствиям, следует провести сплошные санитарные рубки, убрать все

поврежденные деревья, а сохранившиеся здоровые деревья оставить в качестве семенников. Провести частичную подготовку почвы и посадку семян сосны обыкновенной, выращенных из семян, заготовленных на лесосеках сплошной рубки, расположенных в пределах ареала данной популяции.

Сохранение генофонда популяции в процессе рубок главного пользования будет обеспечено в случае естественного восстановления вырубок за счёт предварительного и последующего лесовозобновления. Для этого необходимо, чтобы применяемые системы и способы рубок главного пользования соответствовали лесорастительным условиям, наличию, состоянию, возрасту и характеру размещения подроста на лесосеке. Искусственное лесовосстановление должно проводиться ограниченно, только в тех типах леса, где естественное возобновление невозможно или будет проходить со сменой сосны мягколистными видами.

6.2. Плюсовая селекция и проблема сохранения генетической изменчивости вида

Ограниченное количество исходных особей, используемых при закладке семенных плантаций сосны обыкновенной, вызывает уменьшение генетической изменчивости, нарушение существующей коадаптации и интеграции генетических систем в популяциях и, как следствие этого, снижение устойчивости лесов к факторам среды. Поэтому необходима оптимизация программ плюсовой селекции по следующим параметрам: 1) оптимизация соотношения площадей искусственного возобновления, осуществляемого за счёт использования нормальных (неселекционных) семян, с одной стороны, и селекционных, с другой; при этом лесные культуры с использованием селекционных семян должны закладываться в лесорастительных условиях не ниже I-II классов бонитета; 2) оптимизация долевого участия разных объектов постоянной лесосеменной базы, что означает значительное сокращение объёмов создания лесосеменных плантаций первого порядка с одновременным увеличением темпов закладки испытательных культур плюсовых деревьев и созданием ле-

сосеменных плантаций повышенной генетической ценности, а также плантаций второго порядка; 3) упорядочение схемы перемещения семян в лесокультурных целях, считая оптимальным вариантом перемещение их в границах данной популяции и как предел допустимого перемещения – в границах группы популяций; 4) выделение генетических резерватов из расчёта – один генрезерват площадью не менее 500 га на каждую популяцию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

На примере сосны обыкновенной разработаны и апробированы методы выделения признаков-маркёров популяционной структуры, выделены популяции и надпопуляционные подразделения, обоснован механизм формирования популяционной структуры, разработаны основные направления популяционного подхода в сохранении генофонда. Результаты изучения популяционной структуры определяют стратегию дальнейших исследований в области эволюции, генетики, экологии, систематики, селекции сосны обыкновенной, а также мероприятий по рациональной эксплуатации и своевременному восстановлению сосновых лесов. По итогам работы можно сделать следующие выводы.

1. Популяционная структура сосны обыкновенной идентифицируется на основе фенетического и сравнительно-морфологического методов исследований с помощью генотипически обусловленных признаков генеративных органов – фенов и индексов.

2. Разработана методика выделения фенов. На основании её установлено, что ни одна из известных в настоящее время вариаций признаков генеративных органов сосны обыкновенной не отвечает понятию фена. Они субъективны, не дискретны, так как на индивидуальном уровне представляют собой произвольно выделенные исследователями части непрерывных вариационных рядов распределения признаков в популяции.

3. Окраска семян определяется тремя слоями. На индивидуальном уровне внутренний слой окраски семян может быть черным и коричневым, средний,

окрашенный всегда чёрным пигментом - равномерным или пятнистым, наружный слой у одних деревьев есть, у других его нет. Цвет шишек индивидуален, определяется на дереве одним пигментом - серо-зелёным, коричневым или жёлтым. Поверхность микростробил окрашена одним слоем пигмента, у одних деревьев он жёлтый, у других - красный. В популяциях имеются шишки с двумя типами развития апофиза: у шишек одних деревьев наиболее развита передняя часть апофиза (ПТРА), других - задняя (ЗТРА). Каждая вариация окраски шишек, семян, микростробил на индивидуальном уровне изменяется от светлых до тёмных тонов.

4. Выделенные окрасочные вариации шишек, семян, микростробил, ТРА дискретны. Они стабильны в онтогенезе, в пределах дерева и клона, их частоты - в пределах микроэкологически неоднородных территорий. Развитие их жёстко контролируется генотипом дерева. Они альтернативны и полностью соответствуют понятию фена.

5. Фены окраски семян отличаются высокой наследуемостью ($H^2=1$) и хорошей воспроизводимостью оценок (низкой ошибкой идентификации) фенетических особенностей деревьев.

6. Размеры шишек и апофиза изменяются в соответствии с широтно-зональной трансформацией природно-климатических условий. Поэтому признаками-маркёрами популяционной структуры вида не являются.

7. Относительные показатели (индексы) генеративных органов жёстко контролируются генотипом дерева. Однако в связи с низкой географической изменчивостью средние значения индексов при изучении популяционной структуры вида малоинформативны. Наиболее пригодны для этого частоты классов распределений индексов.

8. Разработана методика масштабирования фенов и количественных признаков. На её основе установлено, что фены и индексы, меняющие частоты на границе болота и суходола, имеют популяционный масштаб, не меняющие - надпопуляционный. Маркёрами популяционного уровня структурной органи-

зации вида являются фены окраски семян первого слоя – чёрная и коричневая, третьего – наличие или отсутствие его, фены окраски шишек – серо-зелёная, коричневая, песочная, фены окраски микростробил – жёлтая и красная, фены типа развития апофиза - передний (ПТРА) и задний (ЗТРА). Наиболее информативны из них фены третьего слоя окраски семян. Маркёрами первого подразделения надпопуляционного уровня являются индексы формы шишек, формы апофиза и его составных частей. Наиболее информативен из них индекс формы шишек. Маркёрами второго (высшего) подразделения надпопуляционного уровня структурной организации вида являются индексы формы семенного крылышка, формы семян, количество семядолей.

9. Популяционная структура сосны обыкновенной представляет систему иерархически соподчинённых элементов разного ранга. Она состоит из популяций, групп популяций, миграционных зон. На территории Кировской области выделены 17 популяций, в районе исследования - 15 групп популяций и 4 миграционных зоны.

10. Популяционная структура вида связана с физико-географической структурой ареала: популяции располагаются в границах физико-географических районов, группы популяций – на крупных формах рельефа типа низменностей, возвышенностей. Несколько пространственно смежных групп популяций объединяются в миграционные зоны. Объединение иерархически соподчинённых подразделений вида в более крупные ареальные структуры происходит всегда на основе общности их пространственных границ.

11. Ширина границ между ареальными подразделениями определённого уровня популяционной структуры вида примерно равна ширине зоны трансформации специфики одних физико-географических условий в другие. Ширина границ между популяциями составляет около 20 км.

12. Как на популяционном, так и на группово-популяционном уровнях организации вида имеются пространственно разобшённые ареальные группировки особей, характеризующиеся очень близкими значениями частот мар-

керных признаков, что обусловлено идентичностью их генетической структуры, сформировавшейся под влиянием сходных условий среды в ареалах, а также общностью происхождения.

13. Популяционные подразделения каждого уровня популяционной организации вида можно выделять на основании изучения специфики изменчивости в пространстве одного высокоинформативного признака-маркёра, что согласуется с выводами А.В.Яблокова (1980, 1987). К таким признакам-маркёрам популяций относятся фены третьего слоя окраски семян, групп популяций - индекс формы шишек, миграционных зон - количество семядолей.

14. Рост семенного потомства сосны обыкновенной разного географического происхождения в популяционных культурах дифференцирован на уровне групп популяций. Это является доказательством того, что выявленная схема популяционной организации вида действительно отражает природную дифференциацию генофонда.

15. Популяционная структура вида сформировалась в результате миграции сосны из ледниковых рефугиумов среднего и южного Урала и последующего микроэволюционного процесса, происходящего под влиянием естественного отбора, направляемого спецификой лесорастительных условий: а) физико-географических районов; б) крупных форм рельефа типа возвышенностей, низменностей, равнин. Это привело к формированию миграционных зон с генофондом того рефугиума, из которого происходило расселение вида, в пределах районов – популяций, на крупных формах рельефа – групп популяций. Площадь популяции очень большая, составляет сотни тысяч гектаров. Критерием выделения популяции является пространственная специфика генофонда вида.

16. Существующая популяционная структура представляет собой наиболее выгодную стратегию выживания вида. Сохранение популяционной структуры вида означает сохранение генофонда каждой популяции. Для этого необходимо: 1) обеспечение естественного возобновления вырубок на основе

оптимизации применяемых систем и способов рубок главного пользования; 2) оптимизация соотношения площадей лесных культур, создаваемых из нормальных и селекционных семян; 3) сокращение объёмов закладки лесосеменных плантаций первого порядка и создание плантаций повышенной генетической ценности; 4) перемещение семян в лесокультурном деле осуществлять в границах популяций, в исключительных случаях -- в границах группы популяций; 5) выделение генетического резервата в каждой популяции.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Видякин А.И. Изменчивость сосны обыкновенной в Кировской области // Роль науки в создании лесов будущего: Тез. докл. на Всесоюз. конф. молод. учён. 5-7 мая 1981, Пушкино.- Л., 1981. С. 68.

2. Видякин А.И. Влияние географического происхождения семян на рост сосны обыкновенной в таёжной зоне Кировской области // Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Ч.1: Тез. докл. 1-4 ноября 1983, Петрозаводск. -Петрозаводск, 1983. С. 118-120.

3. Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной в Удмуртской АССР // Экологические основы воспроизводства хвойных лесов Прикамья. - Пермь: Пермский госуниверситет, 1990. - С. 104-113.

4. Видякин А.И. Индексно-фенетический метод выделения популяций сосны обыкновенной по количественным признакам // Фенетика природных популяций: Матер. Всесоюз. совещ., ноябрь 1990, Борок. - М., 1990. С. 46-48.

5. Видякин А.И. Индексная оценка признаков популяционной структуры сосны обыкновенной // Лесоведение. - 1991. - №1. - С. 57-62.

6. Видякин А.И. Изучение популяционной структуры сосны обыкновенной с помощью индексной оценки признаков // Естественные науки в решении экологических проблем народного хозяйства. Ч.1. - Пермь: Естеств. науч. инст. Пермского ун-та, 1991. - С. 63-66.

7. Видякин А.И. Изменчивость формы шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части СССР // Лесоведение. - 1991. - №3. - С.45-52.
8. Ворончихин Л.И., Видякин А.И., Овечкин С.М., Корепанов А.В. Селекция и семеноводство хвойных в Кировской области и Удмуртской АССР // Генетика и селекция в лесоводстве. - М.: ЦНИИЛГиС, 1991. - С. 219 - 224.
9. Видякин А.И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части России // Экология. - 1995.- №5. - С. 356-362.
10. Видякин А.И. Оценка популяционной структуры сосны обыкновенной по количественным и качественным признакам // Биологическое разнообразие лесных экосистем. - М.: Международный инст. леса, 1995. - С. 77-80.
11. Видякин А.И., Корепанов А.В., Ворончихин Л.И. Опытная база селекции и семеноводства хвойных в Вятском лесосеменном районе // Опытная база в лесной селекции. Сб. тр. НИИЛГиС. 1995. С. 4-11.
12. Видякин А.И. Популяционная структура и селекция сосны обыкновенной // Генетика и селекция - на службе лесу: Матер, междунар. науч. - практ. конф. 28-29 июня 1996, Воронеж. - Воронеж, 1997. С. 122-127.
13. Видякин А.И. Проблемы оценки популяционной структуры видов лесных древесных растений и некоторые пути решения их на примере сосны обыкновенной // Экология и генетика популяций. - Йошкар-Ола: Периодика, 1998. - С. 131-133.
14. Видякин А.И. Миграция в голоцене и популяционная структура *Pinus sylvestris* L. на востоке европейской части России // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч.2. - Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. - С. 4-12.
15. Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной - основа генетико-селекционного улучшения вида // Генетико-селекционные основы улучшения лесов. Сб. науч. трудов НИИЛГиС. 1999. С. 6-21.

16. Видякин А.И., Глотов Н.В. Изменчивость количества семядолей у сосны обыкновенной на востоке Европейской части России // Экология. - 1999. - №3. - С. 170-176.

17. Видякин А.И. Выделение популяций и охрана генофонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Освоение Севера и проблемы природовосстановления. Тез. докл. У Междунар. конф. 5-8 июня 2001, Сыктывкар. - Сыктывкар, 2001. С. 35-36.

18. Видякин А.И. Проблемы использования популяционного подхода в лесной экологии // Проблемы устойчивого функционирования лесных экосистем: Матер. Всеросс. конф. 26-27 сентября 2001, Ульяновск. - Ульяновск, 2001. С. 49-51.

19. Видякин А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. - 2001. - №3. - С. 197-202.

20. Видякин А.И. О применении популяционного подхода в лесной селекции // Перспективы развития естественных наук в высшей школе. Т. III: Тр. Междунар. науч. конф., Пермь 2001. - Пермь, 2001. С. 76-79.

21. Видякин А.И. Изменчивость формы семенных крылышек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части России // Популяция, сообщество, эволюция. Ч.1: Матер. У Всеросс. популяционного семинара 26-30 ноября 2001, Казань. - Казань, 2001. С. 10-14.

22. Видякин А.И., Хорькова Е.Ю., Клабукова Т.П. Результаты предварительной оценки плюсовых деревьев сосны и ели в испытательных культурах Вятского лесосеменного района // Лесная генетика и селекция на рубеже тысячелетий: Матер, науч.-практ. конф. 26-29 июня 2001, Воронеж. - Воронеж, 2002. С. 41-50.

23. Видякин А.И. Выделение фенотипов окраски семян сосны обыкновенной // Лесоведение. - 2003. - №2. - С. 69-73.

24. Видякин А.И. Проблемы сохранения генетического разнообразия лесных древесных растений и некоторые пути решения их на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Селекция, генетические ресурсы и сохранение генофонда лесных древесных растений: Сб. науч. трудов ИЛ НАН Беларуси. - Вып. 59. - Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2003. С. 98-102.

25. Видякин А.И. Методические аспекты выделения фенов растений на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Учёные записки Нижнетагильской госуд. социально-педагог. академии: Матер. VI Всерос. популяционного семинара 2-6 декабря 2002, Нижний Тагил. - Нижний Тагил, 2004. - С. 29 - 35.

26. Методические рекомендации по выделению фенов лесных древесных растений (на примере сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.) / Видякин А.И. - Воронеж: НИИЛГиС, 2004. 16 с.

27. Видякин А.И. Изучение популяционной структуры сосны обыкновенной на основе индексной оценки признаков генеративных органов // Методы популяционной биологии: Сб. Матер. VII Всерос. популяц. семинара 16-21 февраля 2004, Сыктывкар. Ч.1. - Сыктывкар, 2004. С. 35-37.

Подписано в печать 20.12.2004 г. Объем 2 п.л.
Тираж 100 экз.

Размножено с готового оригинал-макета в мини-типографии ООО «Вятич»
610002, г. Киров, ул. Володарского, д. 150

№ - 4 17 4

РНБ Русский фонд

2006-4

16424