

Первое Международное совещание по сохранению лесных генетических ресурсов Сибири
(30 июля – 4 августа 2007 г, Барнаул, Россия)

ФЕНЕТИКА, ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА И СОХРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ФОНДА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.)

А.И. Видякин

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Киров, Россия
610002 г. Киров ул. Ленина, 111. Лаборатория биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН
Тел.факс: (8332) 678656, ecolab@vshu.kirov.ru

Излагаются материалы исследований по разработке принципов и методов выделения генотипически детерминированных признаков-маркеров популяционной структуры сосны обыкновенной. Приводятся результаты изучения популяционно-хорологической структуры вида на востоке европейской части России. Установлено, что наиболее информативными признаками-маркерами в популяционных исследованиях являются фены и индексы генеративных органов. Исследования показали, что популяционно-хорологическая структура сосны обыкновенной в районе исследований представляет собой трехуровневую иерархическую систему, включающую популяции, группы популяций, миграционные комплексы. Популяции формируются в границах физико-географических районов, группы популяций занимают крупные формы рельефа – возвышенности, низменности, равнины, речные террасы больших рек. Миграционные комплексы, включающие несколько групп популяций, очень велики по площади и, как правило, пересекают несколько природных зон. На основе полученных результатов исследований предлагается комплекс лесохозяйственных мероприятий по сохранению генетического фонда вида.

The worked out principles and methods of pointing out genotypic-determined markers of *Pinus sylvestris* L. population structure are described in the article. The investigation results of population structure of the species in the eastern part of Russia are shown. It is stated that the most informative markers in the population investigation are the phenes and indexes of generative organs. It was found out during the investigation that population structure of *Pinus sylvestris* L. within the investigation zone is a three-level hierarchy system that includes populations, groups of populations, migration complexes. Populations are formed within physic-geographic areas, groups of populations occupy large landscape forms, such as highlands, lowlands, plains, terraces of big rivers. Migration complexes that include several groups of populations are very large, as a rule, they cross several nature zones. On the bases of the results a complex of forest protection measures aiming at genetic fund preserving is worked out.

ВВЕДЕНИЕ

Сохранение генетического разнообразия лесов – острейшая проблема современности. Известно, что за счет сокращения эффективной численности особей в популяциях древесных растений вследствие проведения сплошных концентрированных рубок, гибели древостоев в результате пожаров, болезней, ветровала, загрязнения окружающей природной среды, широкомасштабного применения индивидуального отбора в селекции наблюдается неуклонное снижение генетического разнообразия лесов [1-7]. Поколения леса, возникшее в результате естественного или искусственного возобновления от ограниченного количества особей, будут генетически менее разнообразными, а следовательно, и менее продуктивными, менее устойчивыми к неблагоприятным экологическим факторам [3].

Известно, что сохранение генетического разнообразия лесов возможно при условии сохранения генофонда каждой популяции как основной структурной и элементарной эволюционной единицы вида [8,9]. Поэтому проблема сохранения генетического разнообразия вида может быть успешно решена только в том случае, если будет достаточно полно изучена его популяционно-хорологическая структура, дающая четкое представление о пространственном положении каждой популяции и каждого надпопуляционного подразделения.

Изучить популяционную структуру, отражающую, как известно, пространственную генетическую гетерогенность вида, можно только с помощью генетически детерминированных признаков-маркеров.

Таким образом, решение проблемы сохранения генетического фонда включает последовательное изучение трех взаимосвязанных проблем: 1) выбор информативных признаков-маркеров популяционной структуры; 2) изучение популяционно-хорологической структуры вида; 3) разработка мероприятий по сохранению генетического разнообразия лесов.

Цель настоящего сообщения – обобщить полученные нами результаты изучения популяционно-хорологической структуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и на основе этого разработать основные мероприятия по сохранению генофонда вида.

РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

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 Республики Коми, северо-западная часть Пермской области, Кировская область, Рес-

публики Марий Эл, Чувашия, Татарстан, Удмуртия. Район исследований является восточной частью Восточно-Европейской равнины.

Поверхность района представляет увалисто-волнистую равнину с ровными водораздельными пространствами и пологими склонами. Здесь имеется множество геоморфологических районов. Основными из них: Печорская низменность (южная часть), Тиман (южная половина), Сысоло-Вычегодская и Вычегодско-Мезенская равнины, Северные Увалы, Марийско-Вятский вал, Верхне-Камский вал, Кирово-Котельничская, Кильмезская, Чепецкая низины, Марийская низменность, Яранско-Кокшайская и Вятско-Волжская водораздельная равнины, Приволжская возвышенность (северные отроги). Основная часть сосновых лесов произрастает на указанных равнинах, низменностях и низинах, где сформировались подзолистые песчаные почвы.

По климатическому районированию [10] основная часть района исследований относится к северо-восточной и юго-восточной подобластям Атлантико-континентальной лесной области, очень небольшая северная часть его входит в восточную подобласть Атлантико-арктической лесной области.

Объект исследований – приспевающие и спелые насаждения сосны обыкновенной естественно-го происхождения.

Основными методическими принципами исследований являются: 1) учёт многообразия форм внутривидовой изменчивости и поэтапность их изучения; 2) представление о популяции как элементарной эволюционной и естественно-исторической единицы; 3) применение естественно-исторического принципа выделения внутривидовых подразделений, заключающегося в сопоставлении структуры изменчивости вида с физико-географической структурой его ареала [11]; 4) количественная оценка формы, строения генеративных органов и их частей; 5) оценка популяционной структуры вида на основе комплекса мерных, счётных признаков, индексов и фенев; 6) выполнение автором работы всех измерений изучаемых признаков, а также всего комплекса исследований по выделению и идентификации фенев в выборках.

Генеративные органы древесных видов растений, как известно, в меньшей степени зависят от экологических факторов [12,13]. Поэтому основной вид анализируемого нами природного растительного материала – это шишки, микростробилы. Растительный материал собран на 229 опытных участках, из которых 112 основных, 117 дополнительных. 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 фенев; 3) на 18 дополнительных опытных участках по 5 шт. с 100 деревьев (вариант 2 - популяционный сбор) для учета коли-

чества семядолей; 4) на 9 опытных участках, заложённых 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 фенев окраски.

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. Для измерения использовано по 10 семенных чешуй, 20 крылышек, 10 семян с каждого дерева основного образца. С целью выделения фенев у каждой шишки изучали цвет, у семян – особенности окраски семенной кожуры, у семенной чешуи – строение апофиза, у микростробилов – окраску.

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) – Д/Л; индекс формы апофиза шишек (ИФАШ) – Н/В; индекс формы основания апофиза (ИФОА) – В/А; индекс формы передней части апофиза (ИФПЧА) – А₁/В; индекс расположения центра апофиза (ИРЦА) – А₁/А₂, индекс формы семенных крылышек (ИФСК) – Е/С; индекс формы семян (ИФС) – в/а [14]. 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 выделённых 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. 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 фенев, 10 мерных и 1 счётный признак, 7 индексов.

На всех этапах исследований использованы имеющиеся в литературе методические сведения по изучению обсуждаемой проблемы [8-9,11-13,15-30].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе изучения индивидуальной изменчивости морфологических признаков шишек, семян, микростробилов 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 [31].

Экспериментально установлено, что идентификация разными исследователями окрасочных вариаций одних и тех же выборок шишек, семян, микростробилов 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 [32].

Далее 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 микростробилов, 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 индивидуальном 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. Третий (наружный) окрасочный слой желтовато-белого цвета. У семян одних деревьев он есть, у других – его нет [32,33].

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.

Изучение окраски микростробилов 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.

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.

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. 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 [32].

Показано, что вариации, выделенные по цвету шишек, семян, микростробилов, типу развития апофиза дискретны, а также стабильны во времени, в пределах кроны дерева, клона, в смежных типах леса и, следовательно, соответствуют понятию фена [34].

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 [11-13,26]. Поэтому при изучении генетической гетерогенности вида в пространстве они мало информативны [35]. Для этого наиболее пригодны индексы формы органов, которые отличаются низкой эндогенной, временной и эдафической изменчивостью [14], что свидетельствует о значительной генотипической детерминированности их и перспективности использования в качестве признаков-маркеров популяционной структуры сосны.

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 [31]. Для этого была разработана методика масштабирования признаков-маркёров [33]. Суть её в следующем.

Исследования последних лет свидетельствуют о том, что в контрастных лесорастительных условиях на болоте и пространственно смежных участках суходола формируются две разные популяции сосны обыкновенной [28,29]. 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.

Установлено, что на границе болотной и суходольной популяций статистически значимо изменя-

ются частоты фенотипов первого и третьего слоев окраски семян, типа развития апофиза, окраски шишек и

микростробилов (таблица 1). Следовательно, эти фены имеют популяционный масштаб.

Таблица 1 - 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 микростробилов	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

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

Частоты фенотипов 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, то есть они являются признаками-маркерами внутривидовых подразделений надпопуляционного масштаба [33]. 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 (таблица 2) изменяются частоты всех признаков, что расценивалось как наличие двух надпопуляционных подразделений вида (таблица 2).

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

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

Сравниваемые округа	Значения χ^2 по индексам					
	ИФШ	ИФША	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
$\chi^2_{0,05}$	9,21	6,64	6,64	9,21	9,21	9,21
I и IV	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
$\chi^2_{0,05}$	6,64	6,64	6,64	9,21	9,21	9,21

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

Маркерами популяционного уровня структурной организации вида являются фены окраски семян первого слоя: чёрная и коричневая; третьего – наличие или отсутствие его, фены окраски шишек: серо-зелёная, коричневая, песочная, фены окраски микростробилов; – жёлтая и красная; фены типа развития апофиза – передний (ПТРА) и задний (ЗТРА). Наиболее информативны из них фены третьего слоя окраски семян. Маркерами первого подразделения надпопуляционного уровня являются индексы формы шишек, формы апофиза и его составных частей. Наиболее информативен из них индекс формы шишек. Маркерами второго подразделения надпопуляционного уровня структурной

организации вида являются индексы формы семенного крылышка, формы семян, количество семядолей.

Для выявления популяционной структуры вида и пространственного размещения внутривидовых структурных подразделений изучена географическая изменчивость признаков-маркеров. Установлено, что в пределах определенных географических районов они отличаются высокой стабильностью. Это позволило между районами со специфичными частотами фенотипов и индексов провести границы и в результате этого объединить выборки в ареальные совокупности. По фенам первого и третьего слоев окраски семян, окраски шишек и микростробилов,

типа развития апофиза шишек в пределах Кировской области выделено 17 ареальных совокупностей, статистически значимо различающихся между собой. Так как данные фены имеют популяционный масштаб, то маркируемые ими пространственные группировки особей являются популяциями. В качестве примера на рисунке 1 показана дифференциация видового населения на популяции по фену отсутствия третьего слоя окраски семян в Кировской области. Границы популяций совпадают с границами физико-географических районов.

Средние значения индексов очень слабо изменяются в пространстве, и по ним 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 [36].

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. Частотные распределения варианта «б» использовали для статистической оценки по χ^2 однородности и различий выделенных структурных подразделений вида.

3-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-классовых рядов распределений. В результате изучения географической изменчивости классовых частот индексов ИФШ, ИФАШ, ИФОА, ИФПЧА, ИРЦА, имеющих масштаб первого подразделения надпопуляционного уровня организации вида, в районе исследований было выделено 15 групп популяций, статистически значимо различающихся между собой [37,38]. При этом границы групп популяций по всем изучаемым индексам совпадают и проходят по границам крупных форм рельефа – возвышенностей, низменностей, равнин, речных террас. Например, Печорская группа популяций занимает Печорскую низменность, Сысоло-Вычегодская – Сысоло-Вычегодскую равнину, Северо-Увальская – Северные Увалы.

По количеству семян, индексам формы семян (ИФС) и семенного крылышка (ИФСК) группы популяций объединяются в миграционные комплексы, статистически значимо различающиеся между собой [39,40].

Таким образом, популяционная структура сосны обыкновенной на востоке европейской части России представляет собой трехуровневую иерар-

хическую систему, включающую популяции, группы популяций и миграционные комплексы. Так как границы популяций совпадают с границами физико-географических районов, а границы групп популяций с границами крупных форм рельефа – возвышенностями, низменностями, равнинами, речными террасами, то это свидетельствует о решающей роли факторов среды в их формировании.

Популяционная структура вида в данной части ареала сформировалась в результате миграции сосны из ледниковых рефугиумов Среднего и Южного Урала [39] 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 комплексов с генофондом того рефугиума, из которого происходило расселение вида, в пределах районов – популяций, на крупных формах рельефа – групп популяций [40]. Площадь популяции очень большая, составляет сотни тысяч гектаров. Критерием выделения популяции является пространственная специфика генофонда вида.

Исследования показали, что чем больше видовая норма реакции, тем выше ранг физико-географического комплекса, в границах которого формируется популяция, и тем больше ее объем. Например, видовая норма реакции сосны обыкновенной больше дуба черешчатого. Поэтому размер популяции сосны составляет по нашим данным сотни тысяч гектаров, а дуба по данным Л.Ф. Семерикова – десятки, сотни, иногда тысячи гектаров [11]. Формирование популяций в границах определенных единиц физико-географического районирования у видов лесных древесных растений, вероятно, представляет собой общую закономерность.

Подразделения каждого уровня популяционной организации сосны можно выделить на основании изучения специфики изменчивости в пространстве одного высокоинформативного признака-маркера, что согласуется с выводами А.В. Яблокова [8,9]. К таким признакам-маркерам популяций относятся фены третьего слоя окраски семян, групп популяций – индекс формы шишек, миграционных комплексов – количество семян.

Популяционная структура сосны, сложившаяся в результате длительного эволюционного процесса, представляет собой наиболее выгодную стратегию выживания вида. Поэтому она должна сохраняться в поколениях. Так как ее основу составляет популяция, то сохранение существующей структурной организации вида означает сохранение определенных условий для самовоспроизведения каждой популяции в чреде поколений.

Одним из этих условий является сохранение природной генетической изменчивости популяций. Для этого необходимо, прежде всего, на основании карты-схемы популяционно-хорологической структуры сосны выделить в каждой популяции не менее одного генетического резервата.

Так как популяция есть интегрированная и коадаптированная система особей, в которой в процессе эволюции сформировался оптимальный генотипический состав особей, то применяемые системы лесозаготовительных и лесохозяйственных мероприятий должны обеспечивать, во-первых, сохранение всего разнообразия этих генотипов и, во-

вторых, сохранение их в сбалансированном природном состоянии. По нашему мнению, решить это можно только при условии, если эксплуатация популяции и последующее восстановление ее численности будут осуществляться на основе максимально возможного сохранения принципа естественного самовоспроизведения данной структуры.

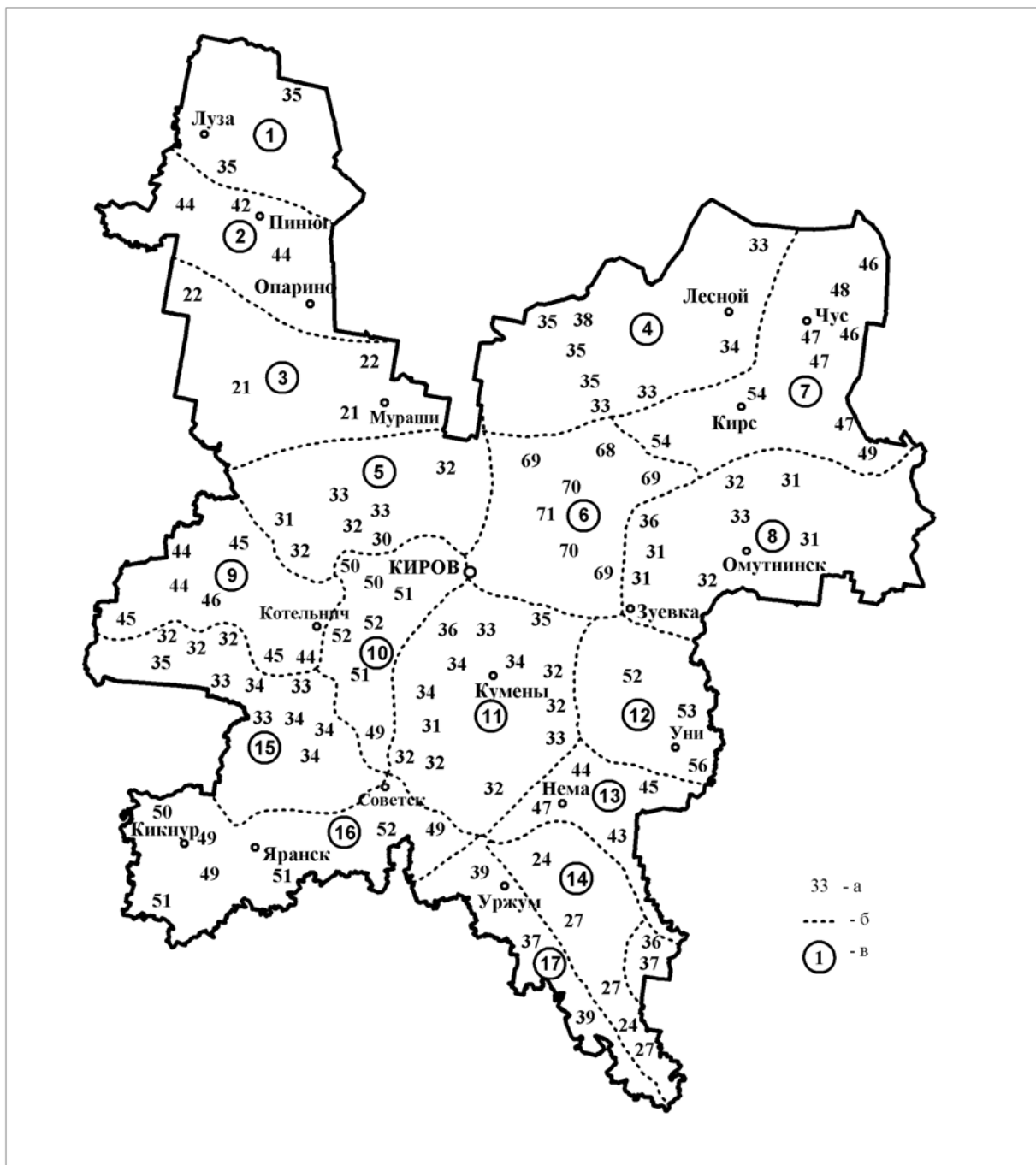


Рисунок 1 - Карта-схема изменчивости сосны обыкновенной в Кировской области по фену отсутствия третьего слоя окраски семян:

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.

В терминах лесоводства это означает, что лесовосстановление должно осуществляться в основном естественным путем. Известно, что во многих типах леса таежной зоны под пологом спелых сосновых насаждений имеется большое количество подроста, которое вполне может обеспечить формирование нового поколения. Поэтому лесовосстановление здесь должно осуществляться только за счет естественного возобновления сосны на основе выбора оптимальных схем разработки лесосек, обеспечивающих максимально возможное сохранение подроста. В тех типах леса, где не происходит смена сосны хозяйственно малоценными древесными видами, но имеется недостаточное количество соснового подроста, восстановление вырубок должно также осуществляться естественным путем на основе проведения постепенных рубок с применением мер содействия естественному возобновлению.

Восстановление вырубок посадкой должно проводиться только в тех типах леса, где естественное возобновление происходит всегда со сменой сосны другими, менее ценными древесными видами. Семена для этой цели должны заготавливаться со срубленных деревьев только той лесосеки, на которой будут создаваться культуры, или близлежащих лесосек данного лесничества, что обеспечит соблюдение принципа: где заготовил семена, там их и высеял.

В целях сохранения генетического разнообразия популяций необходимо также проведение оптимизации программ селекции. Это означает, что селекционные программы, основанные на индивидуальном отборе, должны применяться ограниченно с использованием интенсивных технологий лесовыращивания в наиболее оптимальных для вида лесорастительных условиях.

Искусственное восстановление лесов с использованием селекционных семян следует проводить только на тех площадях, где произрастали насаждения не ниже I, II классов бонитета. Это позволит, во-первых, оптимизировать соотношение площадей, восстанавливаемых путем естественного возобновления, создания культур из обычных (неселекционных) семян с одной стороны и создания культур из селекционных семян с другой. Во-вторых, произойдет существенное повышение эффективности селекционного процесса.

Выполнение данных рекомендаций обеспечит сохранение природной генетической изменчивости вида, повышение продуктивности и устойчивости сосновых лесов к неблагоприятным факторам среды.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Алисов, Б.П. Климат СССР. / Б.П. Алисов. - М. : Изд-во МГУ, 1956.- 127 с.
Вавилов, Н.И. Научные основы селекции пшеницы / Н.И. Вавилов // Избр. сочинения. - М. : Колос, 1966. - С. 320-493.

- Васильев, А.Г. Опыт эколога - фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции / А.Г. Васильев // Фенетика популяций. - М. : Наука, 1982. - С. 15-24
- Видякин, А.И. Выделение фенотипов окраски семян сосны обыкновенной / А.И. Видякин // Лесоведение. - 2003. - №2. - С. 69-73.
- Видякин, А.И. Изменчивость количества семян у сосны обыкновенной на востоке Европейской части России / А.И. Видякин, Н.В. Глотов // Экология.-1999. - №3. - С. 170-176.
- Видякин, А.И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части России / А.И. Видякин // Экология.- 1995. - №5. - С. 356-362.
- Видякин, А.И. Изменчивость формы шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части СССР / А.И. Видякин // Лесоведение. - 1991. - № 3. - С.45-52.
- Видякин, А.И. Изучение популяционной структуры сосны обыкновенной на основе индексной оценки признаков генеративных органов / А.И. Видякин // Методы популяционной биологии: Сб. Матер. УП Всерос. популяц. семинара 16-21 февраля 2004, Сыктывкар. Ч.1. - Сыктывкар, 2004. С. 35-37.
- Видякин, А.И. Индексная оценка признаков популяционной структуры сосны обыкновенной / А.И. Видякин // Лесоведение. - 1991. - №1. - С. 57-62.
- Видякин, А.И. Методические аспекты выделения фенотипов растений на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / А.И. Видякин // Ученые записки Нижнетагильской госуд. социально-педагог. академии: Матер. У1 Всерос. популяционного семинара 2-6 декабря 2002, Нижний Тагил.- Нижний Тагил, 2004. - С. 29 - 35.
- Видякин, А.И. Миграция в голоцене и популяционная структура *Pinus sylvestris* L. на востоке европейской части России / А.И. Видякин // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч.2. - Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. - С. 4-12.
- Видякин, А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) / А.И. Видякин // Экология.- 2001. - №3. - С. 197-202.
- Видякин, А.И. Эколого-географическая изменчивость размеров шишек сосны обыкновенной на востоке европейской части России / А.И. Видякин // Проблемы биологии растений: Матер. междунар. конф. 22-24 ноября 2006, Санкт-Петербург.-СПб.:Изд-во «Тесса», 2006. - С. 30-36.
- Ирошников А.И. Изучение, охрана и рациональное использование генофонда лесов // Биосфера и человек. / А.И. Ирошников. - М. : Наука, 1975. - С. 60-62.
- Ирошников, А.И. Генетический фонд лесных древесных пород в СССР / А.И. Ирошников, С.А. Мамаев, В.И. Некрасов // Лесная генетика,

- селекция и физиология древесных растений: Материалы междунар. симпоз. 25-30 сентября 1989, Воронеж. - М., 1989. - С. 9-16.
- Ирошников, А.И. Полиморфизм популяций кедров сибирского / А.И. Ирошников // Изменчивость древесных растений Сибири. - Красноярск: Ин-т леса и древесины им В.Н. Сукачева, 1974. - С. 77-103.
- Мамаев С.А. О популяционном подходе в лесоводстве / С.А.Мамаев, Л.Ф.Семериков, А.К. Махнёв // Лесоведение. - 1988. - №1. - С. 3-9.
- Мамаев, С.А. Принципы выявления и сохранения генетических ресурсов древесных растений в лесах СССР / С.А. Мамаев, А.К. Махнёв, Л.Ф. Семериков // Лесн. хоз-во. - 1984. - № 11. - С. 35-38.
- Мамаев, С.А. Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах / С.А. Мамаев, А.К. Махнёв // Лесоведение. - № 5. - 1996. - С. 3-10.
- Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале) / С.А. Мамаев. - М.: Наука, 1973. - 283с.
- Махнёв, А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берёз секций *Albae* и *Nanae* / А.К. Махнёв. - М.: Наука, 1987. - 128 с.
- Методические рекомендации по выделению фенотипов лесных древесных растений (на примере сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.) / А.И. Видякин. - Воронеж: НИИЛГиС, 2004. - 16 с.
- Милютин, Л.И. Использование методов фенетики при изучении популяций лиственниц Сибири / Л.И. Милютин // Физиологическая и популяционная экология. - Саратов: Изд-во Саратовского университета, 1983. - С. 27-29.
- Милютин, Л.И. Исследования популяций лиственниц методами фенетики / Л.И. Милютин // Фенетика популяций - М. : Наука, 1982. - С. 255-260.
- Милютин, Л.И. О выделении фенотипов различного масштаба в популяциях древесных растений (на примере двух видов рода *Larix*) / Л.И. Милютин // Фенетика природных популяций. - М.: Наука, 1988. - С. 82-88.
- Новожинов, Ю.И. Эффект популяционного ареала восточного майского хруща *Mellolontha hippocastani* F. и его вероятные причины / Ю.И. Новожинов // Проблемы эволюции - Новосибирск: Наука, 1972. - Т. 2. - С. 179-187.
- Петрова, И.В. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной / И.В. Петрова, С.Н. Санников. - Екатеринбург: УрО РАН, 1996. - 60 с.
- Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость. Внутривидовая систематика и селекция / Л.Ф.Правдин - М.: Наука, 1964.- 190с.
- Придня, М.В. Принципы выявления фенотипов и анализа структуры популяций лесобразующих видов Кавказа: восточного бука и кавказской пихты / М.В. Придня // Физиологическая и популяционная экология. - Саратов: Изд-во Саратовского университета, 1983. - С. 44-45.
- Пугач, Е.А. К методике изучения морфологических признаков генеративных органов у сосны обыкновенной / Е.А. Пугач // Генетические основы лесной селекции и семеноводства: тр. центр. науч. - иссл. ин-та лесной генетики и селекции. - Воронеж, 1982. С. 85-95.
- Путенихин, В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / В.П. Путенихин. - Красноярск, 2000. - 48 с.
- Санников, С.Н. Дифференциация популяций сосны обыкновенной / С.Н. Санников, И.В. Петрова-Екатеринбург: УрО РАН, 2003. - 248с.
- Семериков, Л.Ф. О генетико-селекционном аспекте сохранения и улучшения лесов России / Л.Ф.Семериков [и др.] // Лесохозяйственная информация. - М.: ВНИИЦлесресурс, 1998. - Вып.9. - С. 3-12, вып. 10. - С. 29-40.
- Семериков, Л.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа) / Л.Ф. Семериков - М.: Наука, 1986. - 140 с.
- Серебровский, А.С. Геногеография и генофонд сельскохозяйственных животных СССР / А.С.Серебровский // Научное слово. - 1928.- № 9. - С. 3-22.
- Тараканов В.В. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири / В.В.Тараканов [и др.] [Текст]. - Новосибирск: Наука, 2001. - 230 с.
- Тимофеев-Ресовский, Н.В. Очерк учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В.Яблоков, Н.В. Глотов - М. : Наука, 1973. - 278 с.
- Чернодубов, А.И. Изменчивость морфолого-анатомических признаков сосны обыкновенной в островных борах юга Русской равнины / А.И. Чернодубов // Лесоведение. - 1994. - №2. - С. 28-36.
- Яблоков, А.В. Популяционная биология / А.В. Яблоков. - М.: Высшая школа, 1987.- 303с.
- Яблоков, А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. [Текст] / А.В. Яблоков. - М. : Наука, 1980. -136 с.

Поступила в редакцию 1 августа 2007 г.
Принята к печати 15 сентября 2007 г.