

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии
горных территорий им. А.К. Темботова Российской академии наук

На правах рукописи

МОЛЛАЕВА
МАЛИКА ЗУЛКАРНЫЕВНА

РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ И ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКАЯ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* L. НА
ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ (В ПРЕДЕЛАХ КАБАРДИНО-БАЛКАРИИ)

4.1.6 – Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация,
озеленение, лесная пирология и таксация

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Темботова Фатимат Асланбиевна
член-корреспондент РАН, доктор биол. наук

Екатеринбург – 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕННОСТИ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ НА КАВКАЗЕ.....	8
1.1. Таксономический статус сосны на Кавказе.....	8
1.2. Исследования внутривидовой изменчивости хвойных видов.....	10
ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ	19
2.1. Палеогеография и формирование современного ареала <i>P. sylvestris</i> L. на Кавказе.....	19
2.2. Современные природные условия Центрального Кавказа.....	21
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	29
ГЛАВА 4. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>PINUS SYLVESTRIS</i> L. В ГРАДИЕНТЕ ВЫСОТ НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ.....	41
ГЛАВА 5. ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ РАЗНОВЫСОТНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ (<i>PINUS SYLVESTRIS</i> L.) ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА (НА ПРИМЕРЕ УЩЕЛЬЯ РЕКИ БАКСАН).....	47
5.1. Сроки и продолжительность фенофаз.....	47
5.2. Репродуктивная изоляция и факторы ее детерминирующие.....	51
ГЛАВА 6. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНЕРАТИВНЫХ И ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ СОСНЫ В ВЫСОТНОМ ГРАДИЕНТЕ НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ.....	56
6.1. Изменчивость мужской генеративной сферы	56
6.2. Изменчивость женской генеративной сферы.....	67
6.3. Изменчивость семян.....	82
6.4. Морфологические признаки хвои и побега.....	94
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	100
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	103
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	121
Приложение 1.....	121
Приложение 2.....	122
Приложение 3.....	123
Приложение 4.....	128
Приложение 5.....	130
Приложение 6.....	132

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) – наиболее распространенный вид хвойных на Кавказе и, являясь эдификатором лесных ценозов субальпийского пояса Центрального Кавказа (в том числе в пределах Кабардино-Балкарской Республики), в основном образует чистые древостои. Сосновые леса республики занимают преимущественно северные склоны и сосредоточены в ущельях рек Баксан, Чегем, фрагментарно расположены в ущельях Черек и Малка. Высотные пределы распространения сосновых лесов в Кабардино-Балкарии, согласно имеющейся литературе, составляют от 1400-3000 м над ур. м. (Нечаев, 1960; Темботова и др, 2012; Саблирова и др., 2015).

Флоре, в том числе и дендрофлоре Центрального Кавказа (ЦК), в частности территории Кабардино-Балкарии, посвящен ряд публикаций (Нечаев, 1960; Шхагапсоев, Старикова, 2002; Шхагапсоев, 2015). Однако работы по изучению репродуктивной изоляции, а также фенотипической дифференциации и генетического разнообразия популяций сосны в регионе, единичны (Моллаева, 2015; Моллаева и др., 2018).

Анализ изученной литературы показывает, что на фоне значительного числа работ (Правдин, 1964; Мамаев, 1970; Видякин, 1991, 1999, 2003; Гончаренко, Силин, Падутов, 1993, Санников, Петрова, 1996, 2012; и др.), посвященных изучению популяционной структуры сосны обыкновенной Европейской части России, Урала, Сибири и Крыма, сведения о структуре сосны на Кавказе носят фрагментарный характер (Моллаева, 2015; Петрова и др., 2017; Моллаева и др., 2018). В связи с чем, изучение фенологической изоляции, морфологического и генетического разнообразия *P. sylvestris* в горных условиях Центрального Кавказа, где сосновые леса изолированы высокими хребтами, представляет огромный научный интерес.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы – изучение степени репродуктивной изоляции, морфологического и генетического разнообразия ценопопуляций *P. sylvestris* в условиях гор Центрального Кавказа.

Для достижения поставленной цели нами решались следующие задачи:

- 1) изучение генетического полиморфизма ценопопуляций *P. sylvestris* в высотном градиенте Центрального Кавказа;
- 2) определение таксономического статуса сосны на Центральном Кавказе на основании фенетической и генетической дифференциации;
- 3) оценка репродуктивной изоляции ценопопуляций *P. sylvestris* в высотном градиенте Центрального Кавказа и выявление факторов, их детерминирующих;
- 4) изучение изменчивости морфометрических показателей генеративной сферы *P. sylvestris* в высотном градиенте Центрального Кавказа
- 5) изучение изменчивости ассимиляционного аппарата *P. sylvestris* в высотном градиенте Центрального Кавказа.

Научная новизна. Впервые для Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии) проведены комплексные популяционно-генетические исследования ценопопуляций сосны: дана количественная оценка генетического разнообразия разновысотных ценопопуляций, выявлены генетические дистанции между ними на уровне локальных популяций. Показаны достоверно значимые различия морфологической изменчивости разновысотных ценопопуляций сосны на Центральном Кавказе. Показана количественная оценка степени фенологической репродуктивной изоляции деревьев в разновысотных выборках *P. sylvestris* (в бассейне р. Баксан).

Теоретическая и практическая значимость работы. Изучение закономерностей генетической и морфологической изменчивости, а также процессов «цветения»-пыления и распределения в высотном градиенте сосны обыкновенной, будет иметь значение в исследованиях биоразнообразия с учетом сукцессионных процессов развития лесных экосистем в трехмерных условиях гор Кавказа. Результаты будут важны при изучении механизмов устойчивости функционирования лесов, что крайне важно в контексте глобального изменения

климата (на разном уровне) и возрастающего уровня антропогенного пресса в регионе. Результаты проведенных исследований могут быть использованы в качестве научной основы при разработке мер по лесосеменному устройству, охране лесообразующих видов Кавказа, с учетом выявленных факторов внешней среды, детерминирующих фенологическую изоляцию, а также и выявленных морфологических и генетических различий горных популяций сосны обыкновенной.

Методология и методы исследования. Основные методы, применяемые при выполнении диссертационной работы – генетический (на основе аллозимного анализа хвои и почек); графический метод оценки степени репродуктивной изоляции, фенотипический (анализ морфометрических показателей пыльцы, хвои, шишек и семян). Анализ данных осуществляли методами математической статистики посредством программы STATISTICA–10.

Основные положения, выносимые на защиту:

- 1) Ценопопуляции *P. sylvestris* на Центральном Кавказе в пределах КБР генетически неоднородны на уровне локальных популяций.
- 2) Сроки фенофаз ценопопуляций *P. sylvestris* подвержены изменчивости в высотном градиенте на Центральном Кавказе.
- 3) Генеративные и вегетативные органы *P. sylvestris* на Центральном Кавказе подвержены морфологической изменчивости в градиенте высоты над уровнем моря.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность данных исследования гарантирована и подтверждена необходимым объемом экспериментальных данных, собранных и проанализированных с соблюдением требований используемых методов.

Основные положения и результаты диссертации были представлены на Всероссийской конференции с международным участием «Горные экосистемы и их компоненты» в Нальчике (2014, 2017, 2019, 2021); на Международной Ботанической Конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (2015); на Международной конференции "Innovative Approaches to Conservation of

Biodiversity" в Баку (2016); на Международной юбилейной конференции «Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа в Сухуме (2016); на Международной научной конференции молодых учёных «Современные проблемы экспериментальной ботаники», в Минске (2017); на Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Современные подходы и методы в защите растений» в Екатеринбурге (2018, 2020).

Публикации. По материалам диссертации опубликованы 26 научных работ, в том числе 2 – в журналах, включенных в перечень периодических научных изданий ВАК Министерства образования и науки РФ и рекомендованных по научной специальности; 5 – в изданиях, индексируемых в международных базах научного цитирования Web of Science и Scopus.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы, содержащего 167 работ, из которых 19 иностранных источников, и приложения. Объем работы составил 132 страниц, в том числе 14 рисунков и 24 таблицы. Приложение включает 3 таблицы и 3 рисунка.

Личный вклад автора. Диссертация представляет собой осуществленное соискателем самостоятельное научное исследование. Лично автором проведены выбор пунктов отбора выборок, сбор хвои, почек, побегов, шишек, семян и пыльцы сосны, измерение их морфометрических параметров. Изоферментный анализ хвои и вегетативных почек сосны, анализ и интерпретация результатов выполнены при участии автора. Анализ литературных данных по исследуемой проблеме, формулировка основных положений, выводов и практических рекомендаций, статистическая обработка, анализ и интерпретация полученных данных, написание публикаций (в том числе в соавторстве), подготовка рукописи диссертации являются результатами самостоятельной работы автора.

Благодарности. Выражаю искреннюю признательность научному руководителю, члену-корреспонденту РАН, доктору биологических наук, профессору Фатимат Асланбиевне Темботовой. Особую благодарность выражаю

доктору биологических наук Ирине Владимировне Петровой и доктору биологических наук, профессору Станиславу Николаевичу Санникову, за бесценные консультации, помощь в подборе методических подходов и методов исследований. Также автор глубоко признателен коллегам, принимавшим участие в первичной обработке материала – кандидату биологических наук О.Е. Черепановой (Ботанический сад УрО РАН), за помощь в сборе материала и организацию экспедиционных выездов – кандидату биологических наук Р.Х. Пшегусову, кандидату технических наук Ю.М. Саблировой, А.Ж. Жашуеву, кандидату биологических наук А.Б. Пхитикову, кандидату биологических наук Е.П. Кононенко, кандидату биологических наук З.М. Ханову (ИЭГТ РАН).

1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕННОСТИ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ НА КАВКАЗЕ

1.1. Таксономический статус сосны на Кавказе

Pinus sylvestris L. является эдификатором субальпийских лесов Центрального и Западного Кавказа. Растет на каменистых склонах, где корневая система проникает в трещины скал, и по берегам горных рек на мокрых аллювиальных галечниках. Образует древостой в высокогорной полосе в районе Бокового и Главного хребтов на высотах 1700-2700 м над ур. моря (Гулисашвили, 1956; Галушко, 1978, 1980; Шхагапсоев, 1999; Старикова, Шхагапсоев, 2000; Шхагапсоев, Волкович, 2002).

Первым из отечественных ботаников, изучившим сосны на Кавказе, был Х. Стевен (Steven, 1838), он открыл и описал разновидность сосны из Закавказья, *Pinus hamata* Steven – сосна крючковатая, такое название автор дал из-за особенностей строения шишек. К. Кох в одной из поздних работ (1873), отмечает для территории Кавказа *Pinus sylvestris*, и *Pinus kochiana* Klotzsch ex C.Koch. и их подвид *Pinus hamata* Steven. Д.И. Сосновский (1959) отмечает, что на Кавказе и в горном Крыму встречается сосна крючковатая, или Сосновского (*P. hamata* D. Sosn.), морфологически близкая к сосне обыкновенной (щитки на шишке крючковидно-изогнутые). Е.Г. Бобров (1978) выделяет ее как вид, на основании собственных исследований (в Крыму, Закавказье) и данных палеогеографии. Однако, Л.Ф. Правдин (1964, 1974) изучая морфологические, анатомические и физиологические особенности кавказской сосны, относит ее к подвиду сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. subsp. *hamata* Steven (Fomin) – крючковатая или кавказская.

Следует отметить, что наиболее отличительный морфологический признак этого «подвида» – крючковатость и загнутость апофизов встречается у *Pinus sylvestris* L, произрастающей в Германии (Коршиков, Подгорный, 2012).

Сведения о таксономическом статусе представителей рода *Pinus* L. на Кавказе в целом, на Центральном Кавказе в частности, также неоднозначны. Положение *Pinus pityica* Stev. и *Pinus pallasiana* Lamb., распространение которых охватывает западную границу Западного Кавказа, не оспаривается, а таксономический статус сосны, произрастающей в среднегорьях и высокогорьях Северного Кавказа, остается спорным. По одним данным в регионе произрастает сосна крючковатая (Галушко, 1978, 1980; Шхагапсоев, 1999; Старикова, Шхагапсоев, 2000; Салпагаров, 2003) и рассматривается как отдельный вид. С.Н. Санников с коллегами в исследованиях (2001, 2003, 2007, 2012) отмечают, что популяции сосны, произрастающие на Кавказе, относятся к *Pinus sylvestris* L. Согласно данным Л.В. Орловой (2000), *Pinus kochiana* и *P. sosnowskyi* отличаются от *P. sylvestris* формой верхушечных почек и почечных чешуй, формой микроспорофиллов, характером раскрывания шишек и более ранним сроком созревания микроспорофиллов и шишек. Однако вышеописанные морфо-анатомические и физиологические отличительные особенности носят скорее внутривидовой характер, т. к. варьирование данных признаков имеет место в популяциях из разных частей ареала *Pinus sylvestris* (Правдин, 1964), что позволяет рассматривать сосну обыкновенную на Кавказе в качестве экотипа, либо географической расы. Изучением структуры популяций сосны обыкновенной на Северном Кавказе (в пределах Карачаево-Черкесской республики, Республики Северной Осетии-Алании) занимались С.Н. Санников с коллегами (2007, 2012). Также имеются краткие сведения о генетической дифференциации популяций сосны в пределах Тебердинского заповедника (Салпагаров, 2002). С.Н. Санников с соавт. (2012, 2017) на основе аллозимного анализа выделили крымско-западнокавказскую *P. sylvestris* var. *hamata* Steven. и восточно-закавказскую *P. sylvestris* var. *kochiana* Klotzch ex C. Koch. лишь в ранге географических рас. Относительно небольшой уровень генетической

дифференциации (по данным анализа аллозимов) восточнокавказских популяций сосны обыкновенной от североевразийских (DN78 – 0.035) свидетельствует об их принадлежности к системе вида *Pinus sylvestris* (Санников, Петрова, 2007; Петрова и др., 2017). По комплексу фенотипических признаков шишек группа популяций Северного Кавказа, также как группа популяций Украинских Карпат может быть выделена в ранге географической расы (Санников, Петрова, 2003, стр. 150). Данные Н.В. Семерикова с коллегами (2020) на основе анализа микросателлитов митохондриальной ДНК (мтДНК) также подтверждают данные С.Н. Санникова. Современные атласы видов и иллюстрированные online-определители растений «Plantarium» и «The Plant list» указывают синонимами сосны обыкновенной *Pinus armena* K. Koch, *P. hamata* (Steven) Sosn., *P. sosnowskyi* Nakai, *P. sylvestris* ssp. *hamata* (Steven) Fomin, *P. sylvestris* var. *hamata* Steven, *P. sylvestris* ssp. *Kochiana*. (www.plantlist.org; <https://www.plantarium.ru/page/view/item/28399.html>). Мы в своей работе так же придерживаемся вышеуказанной точки зрения о принадлежности сосны, произрастающей на Центральном Кавказе, к системе вида *Pinus sylvestris* L.

1.2. Исследования внутривидовой изменчивости хвойных видов

В настоящее время проблеме изучения фенотипической и генетической структуры популяций сосны обыкновенной в России посвящена обширная литература. Кратко рассмотрим основные результаты предшествующих исследований.

В большинстве известных работ XX века, как отечественных, так и зарубежных, по изучению популяционной структуры древесных растений преобладал субъективный подход: морфологический или фенотипический (Правдин, 1964; Мамаев, 1972; Семериков, 1986; Махнёв, 1987; Попов, 1991; Путенихин, 1993), либо популяционно-генетический (Шурхал, Подогаз, 1988; Крутовский, 1989; Yazdani et al., 1984; Yeh et al., 1985). Наиболее эффективным является комплексный – сочетание популяционно-фенотипических,

географических, экологических и молекулярно-генетических методов исследования (Санников, Петрова, 1996, 2003).

Фенологические исследования. Фенологическая репродуктивная изоляция является одним из факторов генетической и фенотипической изменчивости древесных растений. Запаздывание репродуктивных процессов у растений, в частности хвойных, отмечено многими авторами, по мнению которых асинхронность фенофаз обусловлена эколого-географическими, поясно-климатическими особенностями мест произрастания. Рассмотрим результаты предшествующих фенологических исследований в равнинных и горных регионах.

Первые сохранившиеся в литературе материалы о фенологических наблюдениях в горных районах России и на Кавказе относятся к 1851 и проведены Г.И. Радде (цит. по Айрапетян, 1967). А.М. Семенова в своих исследованиях горных растительных сообществ Южной Осетии (1939), показала, что на сроки прохождения фенофаз существенное влияние оказывает не только высота, но и экспозиция склона. По ее данным на одной высоте на склонах разной экспозиции сроки запаздывают в среднем на 2.5-5 суток. А.А. Малышев (1958) отмечает запаздывание фенодат растений на 5-7 суток при разности высот их мест произрастания 400 м, а в интервале высот 2700–3000 м над ур. моря разница в сроках составила 2 суток, что объясняется автором радиационным фактором в высокогорьях.

В.А. Батманов в 1967 году на Урале отмечает запаздывание «цветения» сосны в заболоченных почвах на 3-4 дня в сравнении с дренированными.

Ф.И. Айрапетян в своей работе (1967) подвел основные итоги фитофенологических исследований в горных странах. По его данным в горных системах Германии, Франции, Италии, Швейцарии, а также на Карпатах, на Кавказе, на Урале исследователями показаны различия в сроках прохождения фенофаз от 2 до 7 суток с поднятием в горы на каждые 100 м. над ур. м.

М.К. Куприянова (1970) изучая сосны южной тайги Зауралья, наблюдала запаздывание сроков пыления-«цветения» сосны в заболоченных сосняках до 12 дней, по сравнению с суходольными. В Эстонии Э.И. Пихельгас отмечает (1971)

различия в сроках до 10 дней в сосняке кустарничково-сфагновом по сравнению с сосняком-брусничником. Фенологическую изоляцию между суходольными и болотными сосняками в лесной зоне Восточно-Европейской (Русской) равнины наблюдали М.П. Абатурова и Л.В. Хромова (1984), где разность сроков фенофаз составила два дня.

А.Н. Николаева (1975) в горах Западного Саяна, наблюдала запаздывание фенофаз *Pinus sibirica* на 3-4 недели при разности мест произрастания популяций 1000 м. Аналогичные результаты были получены А.И. Земляным (1971): пыление кедра на Алтае на высоте 450 м над ур. м. начиналось на месяц раньше, чем в высокогорьях (2000 м), но сроки фенофаз в горах были короче. Исследования Ю.К. Подгорного (1988, 1995) горных популяций сосны *Pinus pallasiana*, произрастающих в Крыму, показали, что сроки фенофаз верхнего пояса (800-1200 м над ур. м.) запаздывают по сравнению с нижним (0-400 м над ур. м.) на 25-45 дней. В.С. Шустер (Shuster et al., 1989) с соавторами в Скалистых горах Колорадо установили тесную связь дат массового пыления популяций *Pinus flexilis* с высотой над уровнем моря (цит. по Т.В.Филипповой, 2006).

Огромный вклад в изучении фенологии пыления-«цветения» сосны обыкновенной в России внесли уральские ученые. С.Н. Санников с коллегами предложили уникальный графический метод (1976, 1993) определения площади перекрытия полигонов пыления и «цветения» (Гришина 1978, Петрова, Санников, 1996), ими впервые дана количественная оценка репродуктивной фенологической изоляции популяций *Pinus sylvestris*, произрастающих в различных экотонах. И.В. Петровой и С.Н. Санниковым выявлена почти полная фенологическая репродуктивная изоляция (85-100%) между суходольными и болотными сосняками, обусловленная различиями температуры почвы в зоне ризосферы. В исследованиях С.Г. Стрельцовой с соавтор. (1991), С.Н. Санникова с соавтор., (1996, 2000, 2001, 2010, 2012), И.В. Петровой, В.В. Онищенко (2000), Т.В. Филипповой (2002), в разновысотных популяциях сосны обыкновенной на Северном и Южном Урале, в Карпатах, на Западном Кавказе при разности высот их мест произрастания 400 м и более, авторами показана 95-100% изоляция.

Фенотипические исследования. Высокая экологическая пластичность и полиморфизм сосны обыкновенной обусловили возникновение большого числа форм, рас и разновидностей в пределах видового ареала. Одним из первых фенотипические методы анализа хвойных, на примере *Pinus sylvestris* и *Picea abies* (L.) Н. Karst предложил Л.Ф. Правдин (1964). Им проведен анализ изменчивости различных признаков этого вида в пределах ареала (на территории бывшего СССР): размеров и анатомического строения хвои, строения и окраски шишек, морфологических особенностей микро- и макростробил, морфологических признаков семян, кариотипов и т.д. Изучив, географическую изменчивость фенотипических признаков сосны обыкновенной, он предложил схему внутривидовых подразделений: вид – подвид – экотип – популяция. Л.Ф. Правдин разделяет пять подвидов или географических рас:

- 1) *Pinus sylvestris* L. *subsp. sylvestris* обыкновенная или лесная;
- 2) *Pinus sylvestris* L. *subsp. hamata* Steven (Fomin) – крючковатая или кавказская;
- 3) *Pinus sylvestris* L. *subsp. lapponica* Fries – лапландская или северная;
- 4) *Pinus sylvestris* L. *subsp. sibirica* Ledeb – сибирская;
- 5) *Pinus sylvestris* L. *subsp. kulundensis* Sukaczew – кулундинская

Значительный вклад в развитие внутривидовой фенотипической изменчивости хвойных внес С.А. Мамаев. Он выявил формы внутривидовой изменчивости древесных растений (эндогенная, половая, индивидуальная, хронографическая, экологическая, географическая). Изучая анатомо-морфологические особенности сосны обыкновенной, С.А. Мамаев впервые предложил шкалу изменчивости различных признаков по коэффициенту вариации (1970).

А.И. Видякин (1991) разработал метод выделения локальных популяций сосны обыкновенной по индексам количественных признаков шишек и апофизов шишек. По мнению автора, если значение индекса характеризует данное конкретное дерево, оставаясь стабильным на протяжении всей его жизни, то можно выделять его своеобразным числовым феном. В результате применения системы признаков, а также индексов микростробилов, шишек и семян выделено

17 локальных популяций сосны обыкновенной на территории Русской равнины (Кировская область). На основе анализа классов частот (по критерию хи-квадрат) окраски третьего слоя семян, окраски шишек, микростробилов и типа развития апофиза семенной чешуи им показана относительная однородность фенотипической структуры в пределах каждой из выделенных, довольно крупных (до 1 млн. га) локальных популяций и их достоверная дифференциация друг от друга. Границы изученных популяций оказались близкими к границам элементарных ландшафтных регионов. (Филиппова и др., 2006).

У сосны обыкновенной выделены фены по окраске генеративных органов. Г.М. Козубовым (1962) описаны две формы *Pinus sylvestris* по окраске микростробилов:

1) *Pinus sylvestris* L.: f. (var.) *sulfuranthera* Kozubow (желтопыльниковая)

2) *Pinus sylvestris* L.: f. (var.) *erythranthera* Sanio (краснопыльниковая).

Форма сосны с красно окрашенными мужскими колосками также широко распространена по всему ареалу наряду с желтопыльниковой формой, но доля ее участия в популяциях из различных природных зон неодинакова. Микростробилы краснопыльниковых деревьев поглощают большее количество зеленых лучей солнечного спектра и нагреваются на 1-2°C выше. В связи с чем процесс пыления у краснопыльниковой формы сосны наступает раньше, а наиболее благоприятная температура прорастания ее пыльцы ниже, чем у желтопыльниковой (Некрасов, 1984). Размеры мужских колосков и число микроспорофиллов у краснопыльниковой формы сосны достоверно ниже, чем у желтопыльниковой. При этом данная отличительная особенность не оказывает заметного влияния на размеры формирующихся пыльцевых зерен. Т.П. Некрасова (1959) и Г.М. Козубов (1962) полагают, что краснопыльниковые формы более адаптированы к суровым климатическим условиям севера, чем желтопыльниковые. И.В. Петровой (1996) обнаружены достоверные различия суходольной и болотной популяций сосны обыкновенной по окраске микростробилов.

К фенетическим маркерам внутривидовой структуры хвойных относят также форму верхнего края семенной чешуи, окраску семенной чешуи,

конфигурацию поверхности чешуи, форма шишки, форма апофиза шишки, цвет семян и аллометрические показатели (Правдин 1964, Абатурова, Хромова, 1984). Семена сосны обыкновенной в отличие от других хвойных видов имеют исключительное разнообразие вариаций окраски, в основном исследователи выделяют: черный, пестрый, коричневый, оранжевый, бежевый (Курдиани, 1908; Альбенский, 1949; Правдин, 1964; Пугач, 1976; Черепнин, 1980) с различными оттенками. По цвету семян выделяют следующие формы: с черным цветом семян – *var. melanosperma* Litv., с желтым – *var. leucosperma* Litv., с коричневым – *var. phoeosperma* Litv., с пестрым – *var. baliosperma* Litv., и формы с переходной окраской (серо-коричневые и черно-коричневые, сюда же он относит семена с темно-серой окраской) (Курдиани, 1908; Мамаев, 1970; Кузьмина, 1978, 1980; Черепнин, 1980). Л.Ф. Правдин (1964) отмечает, что на протяжении всего ареала в структуре насаждений сосны преобладают деревья с темно-окрашенными семенами.

Эколого-географической изменчивости окраски семян сосны посвящено мало работ, показано преобладание светлой окраски в северных районах, и темной в южных районах (Каппер, 1954; Грибанов, 1959; Козубов, 1962; Черепнин, 1980; Филиппова и др., 2006). В.Л. Черепнин, изучая сосновые леса в условиях Сибири (1978) и Э.И. Пихельгас (1971) – сосняки в Эстонии, отмечают высокую обратную связь окраски семян с климатическими показателями мест произрастания, увеличение процента семян светлой окраски в сухих борах. Однако, Т.В. Филиппова с коллегами (2006), изучая окраску семян в уральских разновысотных популяциях сосны, не выявила определенной эколого-географической связи изменчивости данного признака, тенденции высотно-зональной изменчивости по окраске семян так же не обнаружено.

Закономерное увеличение длины и ширины, массы, всхожести семян сосны обыкновенной при продвижении с севера на юг ареала установлено В.Л. Черепниным (1980) в Средней Сибири, А.А. Молчановым (1967) на Русской равнине, Т.П. Некрасовой (1960), С.Н. Санниковым (1992) и Д.С. Абдуллиной с коллегами (2012) в Западной Сибири. Аналогичные данные эколого-

географической изменчивости отмечены для других видов хвойных (Барченков, 2010; Lindgren, 1975; Valero-Galvan et al., 2019).

Об ухудшении качественных показателей семян сосны (массы, энергии прорастания и всхожести) с продвижением в горы свидетельствуют некоторые работы (Альбенский, 1949; Сунцев, 1986; Путенихин, Фарукшина, 2004; Барченков, 2011; Пак, 2019). Низкими показателями качества семян отмечены болотные популяции сосны по сравнению с суходольными (Пихельгас, 1963; Петрова, Санников, 1996). Существует закономерность между массой семян и дальнейшим развитием сеянцев: чем больше масса, тем выше всхожесть, приживаемость и рост сеянцев (Войчалъ, 1961; Бабич и др., 2019).

Молекулярно-генетические исследования. Одним из наиболее распространенных и общепринятых методов изучения генетической дифференциации древесных растений являются молекулярно-генетические методы исследования.

В настоящее время генетическую структуру ДНК исследуют с помощью различных молекулярных маркеров. В качестве меры геномной варибельности используются белки, т.к. они являются продуктами экспрессии генов и могут дать информацию о структуре и состоянии соответствующих участков ДНК. Среди различных белковых маркеров используются аллозимы.

Изозимный (изоферментный) анализ – это комбинация процедуры электрофоретического разделения белков с гистохимическим выявлением специфической ферментативной активности. Данный метод позволяет определять частоты аллелей, их число на локус, степень гетерозиготности и другие параметры генетической изменчивости.

Во второй половине XX века возможность быстрого получения количественной информации о частотах аллелей и генотипов вызвала подлинную революцию в изучении генетической структуры природных популяций (Алтухов, 1986, 2004; Шурхал и др, 1988; Крутовский и др, 1989, 1990; Политов и др, 1992; Семериков, 1993; Шигапов и др, 1995; и др.; Ларионова, Экарт, 2005; Yeh et al., 1986; Muona et al., 1987; Moran et al., 1988;). С помощью данного метода

подтвержден видовой статус популяций *Pinus mugo* и *Pinus uliginosa*, отвергнут подвидовой ранг у лапландских, северокавказских, кулундинских, амурских групп популяций *Pinus sylvestris* (Семериков, 1992; Санников, Петрова, 2003; Филиппова и др., 2006; Санников и др., 2010). На основании данных изоферментного анализа, вычисляют генетические дистанции Неи, что дает возможность выявления филогенетического взаимоотношения видов (Nei, 1972; Ней, Кумар, 2004).

Особый интерес представляют работы по изучению генетической дифференциации разновысотных популяций хвойных древесных растений, произрастающих в различных высотных зонах. Американские исследователи (Shuster et al., 1989) обнаружили связь между высотой их произрастания, фенологической и генетической дифференциацией. При перепадах высот более 400 м над ур. м. обмен пыльцой разновысотными популяциями прекращается в связи полной фенологической изоляцией. Позднее это было доказано отечественными учеными, так, труды Ю.К. Подгорного (1988, 1995) по изучению популяций сосны *Pinus pallasiana*, произрастающей на склонах Крымской Яйлы, показали, что сроки фенофаз верхнего пояса (800-1200м над ур. м.) запаздывают по сравнению с нижним (0-400 м над ур. м.) на 25-45 дней. По числу изоферментных локусов А.В. Шурхал с соавторами (1988), выявили уровень генетической дивергенции разновысотных популяций *Pinus pallasiana*, произрастающих на высоте от 150 до 1260 м.

Полная репродуктивная фенологическая изоляция установлена С.Н. Санниковым с соавторами (1993) между смежными популяциями *P. sylvestris* на Южном Урале и в Карпатах, с разностью высот 350-400 м над ур.м. Изоляция обусловлена ежедневной разницей температуры их ризосферы, корнеобитаемого слоя почвы.

В результате комплексного эколого-генетического изучения репродуктивной изоляции и генетической дифференциации смежных разновысотных популяций *P. sylvestris* на Западном Кавказе установлена

существенная и стабильная фенологическая изоляция (70-100%) при разности высот от 220 до 500 м (Петрова, Санников, 1996).

Изоферментный анализ хвои, проводимый А.Д. Салпагаровым (2002), не выявил существенных отличий по основным параметрам генетической структуры в разновысотных популяциях сосны на Западном Кавказе (на территории Тебердинского национального парка), и показал достоверную степень их гетерозиготности в высокогорной части по сравнению со среднегорной. В условиях относительно дизъюктивного ареала между разновысотными смежными поселениями сосны обыкновенной, отстоящими друг от друга на 1300 м, выявлены достоверные различия (на популяционном уровне). Несмотря на высокие значения степени репродуктивной фенологической изоляции разновысотных ценопопуляций сосны Коха, вследствие непрерывности большей части их ареала на Северо-Западном Кавказе наблюдается сравнительно слабая степень их генетической дифференциации (Салпагаров, 2002).

В результате исследований популяций *Pinus sylvestris* Крыма, Северного Кавказа и южных склонов Главного Кавказского хребта С.Н. Санников с соавт. (1995, 2007, 2012) пришли к выводу, что популяционно-генетические основания для выделения в этих регионах «крымско-кавказских» видов *Pinus kochiana* отсутствуют. Генетические дистанции между популяциями *Pinus sylvestris*, произрастающими в Крыму, и таковыми на Кавказе, соответствуют уровню географической группы популяций или географической расы ($DN=0,019-0,024$).

2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Палеогеография и формирование современного ареала

Pinus sylvestris L. на Кавказе

В настоящее время вопрос происхождения сосны и формирования ее ареала в России, на Кавказе, в частности, остается актуальным. До сих пор среди исследователей нет единого мнения о древнем центре происхождения сосны обыкновенной и путей ее миграции. Л.Ф. Правдин (1964), происхождение рода *Pinus* относит к мезозойской эре, Н.Т. Мирон (1967) в своей сводке палеоботанических и палеогеографических данных, так же указывает, что представители рода произрастали в юрском периоде, что подтверждают ископаемые останки сосны, обнаруженные в Восточной Сибири, Приморском крае, во Франции, и США в штате Орегон (цит. по: Лаур, Цареву, 2012). Находки шишек сосны в 1958г в Западной Сибири отнесены к третичному периоду, годом позже идентичные останки были отмечены в Прибалтике, возраст которых также соответствует средне-третичному периоду (Правдин, 1964).

Ископаемые останки *P. sylvestris* L. обнаружены в плиоценовых отложениях третичного периода на юге Европы, но не выявлены в третичных отложениях на территории современного ареала сосны обыкновенной на севере Европы, на территории Западной и Центральной Сибири, северо-востоке Азии (Правдин, 1964, Лаур, Царев, 2012) По мнению Е.Г. Боброва (1975, 1978) *P. sylvestris* является потомком сосны, произрастающей в неогеновой флоре Европы, автор отмечает так же отсутствие ее в этот период в Восточной Сибири. Иной точки зрения придерживаются С.Н. Санников, И.В. Петрова, авторы гипотезы восточно-азиатского центра происхождения сосны обыкновенной (2003). Согласно этой гипотезе, первичное ядро популяций *P. sylvestris* возникло в горных регионах Северо-Восточного Китая и Монголии в

миоцене. Расселение сосны из Восточной Азии происходило, вероятно, в неогене по предгорьям Восточных Саян и гор Южной Сибири. Позднее гипотеза была подтверждена фенотипическими и аллозимно-генетическими исследованиями, показавшими наибольшее сходство популяций сосны обыкновенной с видами *Pinus* юго-восточного ареала – *P. densiflora* Siebold et Zuss. *P. Funebri* Kom. Расселение сосны из Восточной Азии происходило, по-видимому, в неогене по предгорьям Восточных Саян и гор Южной Сибири (Санников и др., 2012). Дальнейшая миграция сосны обыкновенной из Южной Сибири в Балканы, Центральную Европу и Малую Азию протекала в миоцене – начале плиоцена (Санников, Егоров, 2015).

Современный ареал сосны обыкновенной на Кавказе простирается от Черного до Каспийского морей, основные массивы сосновых лесов приурочены к северным отрогам хребтов Большого Кавказа (рисунок 2.1). Сосна образует чистые сосновые и смешанные леса в восточной, центральной и западной частях Кавказа (Гулисашвили, 1956; Сафаров, Олисаев, 1991; Коваль, Битюков, 2000). Нижний предел распространения сосновых лесов в горах совпадает с нижней границей ледников в период максимального оледенения, которая в бассейне р. Кубани спускалась до 800 м, а в бассейне р. Баксан – до 650 м над ур.м. (Мушкетов, 1896; Рейнгард, 1913-1914). Верхняя граница распространения сосны на Кавказе достигает верхней границы леса (2800 м), на Центральном Кавказе отдельные деревья сосны отмечены на высоте 3000 м над ур. м. (Габеев, Габеева, 2007; Темботова и др., 2012; Саблирова и др., 2015; Абдурахманова, 2021). Сосна на Кавказе произрастает в различных экологических условиях: от засушливого климата Предгорного Дагестана до влажного и холодного климата высокогорий Западного и Центрального Кавказа, предпочитая склоны северной и северо-западной экспозиции (Дышеков, Братков, 2008; Абдурахманова, 2021; Sablirova et al., 2021).

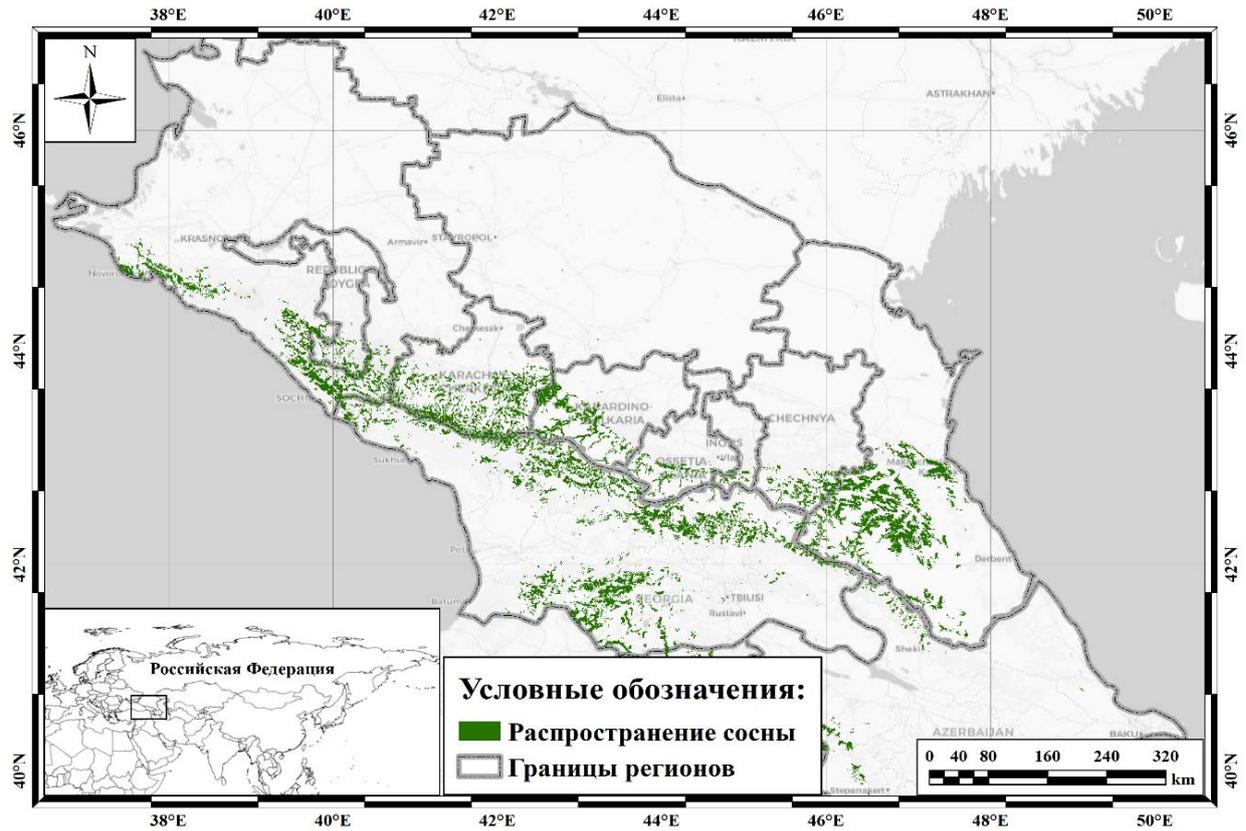


Рисунок 2.1. Распространение сосновых лесов на территории Большого Кавказа

Эдификатором хвойных лесов Центрального Кавказа является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Современный ареал сосны на исследуемой территории носит дизъюнктивный характер. Основные массивы сосновых лесов сосредоточены в пределах Бокового и Главного Кавказского хребта в ущельях рек Баксан и Чегем, небольшие площади занимают в ущельях р. Черек-Балкарский, Черек-Безенгийский и Малка на высоте 1200-2800 м над ур. м. (Нечаев, 1960; Шхагапсоев, Старикова, 2002; Темботова и др, 2012).

2.2. Современные природные условия Центрального Кавказа

Кавказ – это высокогорная область, омываемая на западе водами Черного и Азовского морей, на востоке – Каспийского моря. Северной границей Кавказа считают Кумо-Манычскую впадину, бывшую в недавнее геологическое время дном морского пролива, соединявшего Каспийский бассейн с Черноморским. За южную границу Кавказа принимается государственная граница с Турцией и

Ираном. Горные системы Кавказа определяют разнообразие эколого-географических условий региона. С горным рельефом связана высотная поясность Кавказа. Природа Кавказа разнообразна, флора и фауна обладают выраженным эндемизмом, однако, присутствуют формы, появившиеся в различные геологические эпохи под влиянием соседних территорий.

Согласно классификации Н.А. Гвоздецкого (1958, 1963), Кавказ подразделяют на три основные геоморфологические части: Предкавказье, Большой Кавказ и Закавказье.

Большой Кавказ представляет собой огромную горную систему, состоящую из параллельных хребтов: Главный или Водораздельный, Боковой, Скалистый, Меловой. В свою очередь Большой Кавказ делят на три части: Западный – занимает территорию от Черноморского побережья до горы Эльбрус, Центральный Кавказ – от Эльбруса до Казбека, Восточный Кавказ – от Казбека до Каспийского моря. Район нашего исследования относится к северному макросклону Центрального Кавказа, части Большого Кавказа между вершинами Эльбрус на западе и Казбек на востоке.

Центральный Кавказ – это самая высокогорная часть Большого Кавказа, отличается геоморфологическим строением и крупными ледниками. Вершины Водораздельного и Бокового хребтов поднимаются более чем на 5000 м: Эльбрус (5642 м), Дых-Тау (5200 м), Шхара (5201 м), Казбека (5033 м) Коштан-Тау (5151 м), Пик Пушкина (5100 м), Джанги-Тау (5049 м) и превышают Альпийские горы (Монблан 4810 м) (Гвоздецкий, 1963; Герасимов, 1966). Центральный Кавказ охватывает следующие административные единицы: Кабардино-Балкарскую Республику, Республику Северная Осетия-Алания, частично Ставропольский край.

Орография и рельеф. В орографическом отношении Центральный Кавказ представляет собой ряд параллельных и возвышающихся друг над другом хребтов: Главный (Водораздельный), Боковой (Передовой), Скалистый, Меловой (Пастбищный). Все хребты отделены между собой депрессиями (продольными долинами). По характеру рельефа на исследуемой территории (Кабардино-

Балкарской Республики) выделяют равнинную, предгорную и горную части республики.

Главный Кавказский хребет представляет собой непрерывную горную цепь, с остроконечными вершинами высотой до 5000 м, покрытыми вечными снегами и огромными льдами. Водораздельный хребет сложен твердыми кристаллическими горными породами: граниты, гнейсы, сланцы и песчаники нижней юры.

К северу от Главного хребта протягивается Боковой хребет, к которому приурочена самые высокие вершины – Эльбрус, Дыхтау и др. По характеру рельефа Боковой – это сильно расчлененный ущельями горный массив. Боковой хребет слагают древнейшие докембрийские кристаллические сланцы, граниты (Герасимов, 1980). П.В. Ковалев (1957) в составе Бокового выделяет несколько хребтов: 1) снежные горные вершины Ирикчат (4030 м) и Кызген (4013 м), являющиеся водоразделом между реками Кыртык и Ирик; 2) невысокий хребет с вершинами Тегенекли-баши и Терскол-баши до 3796 м; 3) хребет Юсеньги с пологим гребнем и практически лишенный ледяного покрова с высотами – 3414 м (Юсеньги-баши); 4) Курмучи – отделяет долины Адыр-Су и Адыл-Су, берет начало с Главного хребта и тянется в северном направлении до вершины Курмучи (4058 м); 5) хребет Адыр-Су, служит водоразделом между бассейнами рек Баксан и Чегем.

Между Главным и Боковым хребтами расположена южная депрессия – узкая полоса шириной около 2 км, достигающая высот 1500-3000 м над ур. м., которая сложена нижнесреднеюрскими глинистыми сланцами и песчаниками (Щукин, 1926).

Скалистый хребет располагается севернее Бокового хребта, по морфологии обособляется от предыдущих, отвесными скалами, глубокими каньонами до 1000 м и теснинами (Ковалев, 1957). Скалистый хребет образован мощными верхнеюрскими известняками и нижнемеловыми мергелями и доломитами (Герасимов, 1966). Максимальные высоты достигают вершины до 3646 м (Кара-Кая). Скалистый хребет от Бокового отделяет Северная или Юрская депрессия,

шириной до 35 км, образующая прерывистые аридные котловины и высотами 1500-2500 м над ур. м. (Ефремов, 2001).

Севернее Скалистого хребта начинается среднегорная зона с массивами Мелового (Пастбищного хребта). Меловой значительно ниже Скалистого, отличается мягким холмистым рельефом и закругленными гребнями. Основополагающими породами Мелового хребта являются верхнеюрские известняки, доломиты, мергеля, глинистые сланцы (Щукин, 1926).

Горная часть республики плавно сменяется в предгорно-равнинную, представляющую собой ровные плато, речные террасы и невысокие пологие возвышенности (Большая Кизилровка 750 м и Кызбурун 910 м). Предгорья сложены неогеновыми песчаниками, глинами и мергелями.

Равнинная часть Кабардино-Балкарской Республики занимает 1/3 территории. Кабардинская равнина занимает северо-восточную ее часть и представляет аллювиально-аккумулятивную котловину, понижающуюся постепенно с юго-запада на северо-восток с разницей от 600 м (Урвань - Аушигер) и ниже до 170-180 м над ур. м. (г. Прохладный) (Маслов и др., 1957).

Гидрография. Горные реки Кавказа, Центрального Кавказа в частности, имеют снегово-ледниковое и смешанное (подземное, дождевое и снеговое) питание рек. Реки ледникового происхождения Центрального Кавказа образуют ущелья или долины с соответствующими названиями (Баксанская долина, Чегемское, Черекское ущелья и т.д.). Истоки рек смешанного питания находятся в пределах передовых хребтов (Скалистый, Пастбищный и др.) (Воробьева и др., 2010; Геращенко, 2017).

Все реки Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) относятся к бассейну реки Терек, самой крупной и многоводной в Кавказском регионе, протяженность ее составляет 623 км. Главным притоком Терека является река *Малка* (210 км), которая образуется слиянием речек, берущих начало с нескольких ледников – Уллу-Чиран, Кара-Гул, Уллу-Кол, Кызыл-Кол, в пределах Бокового и Главного Кавказского хребтов. Её притоками на разных этапах являются реки: Хабаз, Кичмалка, Куркужин, Баксан (Панов и

др., 2015).

Река Баксан общей протяженностью 169 км – правый приток Малки. Она берет начало на высоте 2400 м над ур. м. в Баксанском ущелье с трех ледников Азау, Терскол и Донгуз-Орун. В верховьях притоками Баксана являются Юсеньги, Адыл-Су, Адыр-Су, Тютюн-Су, Ирик-Су, и Кыртык. В пределах Скалистого хребта принимает правый приток – Герхожан-Су и левые – Гижгит и Гунделен.

Река Чегем (102 км) имеет ледниковое происхождение, берет начало в Чегемском ущелье, образована слиянием двух рек – Башиль-Аузу-Су и Гара-Аузу-Су, на высоте 2030 м над ур. м.

Река Черек (119 км), формируется при слиянии двух рек – *Черека-Хуламского* и *Черека-Балкарского*. Черек-Безенгийский, длиной 46 км берет свое начало из грота крупнейшего на Кавказе ледника Безенги. Река Черек-Балкарский, длиной 54 км, образуется на высоте 2100 м от слияния рек Дых-Су (берет начало с одноименного ледника) и Кара-Су (ледники Агаштан и Штулу). Река Черек впадает в реку Баксан близ города Прохладного.

Река Сукан-Су (протяженность 120 км) берет начало на высоте 2600 м над ур. м. с Суканского ущелья, ее притоками являются небольшие реки Шекер, Лескен, с грунтовым питанием (Занилов, 2011).

Климат. Климатический режим обусловлен географическим положением Центрального Кавказа, рельефом местности, направлением воздушных масс. Климат Центрального Кавказа характеризуется умеренной континентальностью с холодными зимами и жарким летом, с выраженной ксерофитизацией ландшафтов. Уменьшение влажности северного макросклона Центрального Кавказа, объясняется тем, что на пути теплых и влажных средиземноморских воздушных масс с юго-запада барьером служит Главный Кавказский хребет (Гвоздецкий, 1963). Сильно расчлененный горный рельеф Центрального Кавказа определяет вертикальную поясность климата и способствует формированию микроклиматов. Предгорная часть республики находится в зоне умеренно-континентального климата. Средняя температура воздуха холодного периода

составляет -5°C , теплого периода 22°C . Годовое количество осадков колеблется в среднем 300-500 мм. Северо-Юрская депрессия, находящаяся между Скалистым и Боковым хребтами, оказывается в тени, здесь климат континентальный, средняя температура воздуха холодного периода равна $-3,5^{\circ}\text{C}$, теплого периода -19°C , годовое количество осадков 350-450 мм (Серебряный и др., 1984; Ашабоков, 2005). По отрогам и ущельям Главного Кавказского хребта в диапазоне высот 2000-2500м преобладают западные воздушные массы, климат здесь холодный и влажный. Максимальное количество осадков на северных склонах Центрального Кавказа приходится на весенний период (март-июнь) и составляет до 300 мм за месяц. Прослеживается вертикальный градиент осадков, так, в пределах высот 1500-2500 м над ур. м. составляет 100 мм для холодного периода и до 60 мм для теплого периода. Увеличение осадков отмечается в диапазоне высот 3000-4000 м над ур. м., достигая отметки 1300 мм. (Панов, 1978; Волошина, 2001). Температурный режим в высокогорной зоне отличается устойчивой отрицательной температурой холодного периода, средняя температура наиболее теплого периода не превышает 13°C . Выше 3100 м в горах Центрального Кавказа располагается зона холодного климата (ледников), где даже средняя температура июля не поднимается отметки 0°C (Серебряный и др., 1984; Михаленко, 2020).

Почвенный покров. Почвенный покров на территории Кабардино-Балкарии подчиняется высотно-поясной структуре Кавказа. Согласно типизации высотно-поясной структуры А.К. Темботова, район исследования относится к эльбрусскому и терскому варианту поясности (1989). В эльбрусском варианте выделяют следующие типы почв: черноземы каштановые, карбонатные, слабовыщелоченные, черноземы горные; горно-луговые черноземы, горно-луговые субальпийские, горно-луговые альпийские. В терском варианте выделяют черноземы каштановые, карбонатные, слабовыщелоченные, выщелоченные, оподзоленные, серые горно-лесные, бурые горно-лесные, горно-луговые субальпийские, горно-луговые альпийские (Керефов, Фиапшев, 1977).

В равнинной части Республики преобладают темно-каштановые, каштановые, черноземы. В предгорной области доминируют горно-степные,

светло-буро-оподзоленные почвы. В горных и высокогорных областях доминируют горно-луговые, лесные скрыто оподзоленные и горно-луговые торфянистые почвы.

Лесная растительность. Леса северного макросклона Центрального Кавказа характеризуются богатым составом дендрофлоры. Лесная растительность (лесистость) республики составляет 15,4% территории от ее площади (Лесной план, 2019).

Основные лесообразующие виды древесной растительности на территории республики бук восточный *Fagus orientalis* Lipsky, дуб черешчатый *Quercus robur* L., сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., береза Литвинова *Betula litwinowii* Doluch, береза Радде *B. raddeana* Trautv., береза плакучая *B. pendula* Roth., осина *Populus tremula* L., граб кавказский *Carpinus caucasica* Grossh., тополь белый *Populus alba* L., тополь черный *P. nigra* L., ольха серая *Alnus incana* (L.) Moench., ольха черная *A. glutinosa* (L.) Gaertn., ива козья *Salix caprea* L., ива ломкая *S. fragilis* L. (Темботова и др., 2012).

Исследователи флоры Кавказа на территории северного макросклона Центрального Кавказа выделяют следующие наиболее распространенные лесные формации:

1) Буковые леса из *F. orientalis* характерны для терского варианта поясности и простираются от юго-запада на северо-восток от границы Кабардино-Балкарии с Республикой Северная Осетия-Алания до отрогов Пастбищного хребта (Соколов, Темботов, 1989; Шхагапсоев, Курашева, 2011). Чистые букняки, чаще с примесью *Carpinus caucasica*, *Tilia caucasica* Rupr., *Ulmus glabra* Huds., *Acer campestre* L., *Corylus avellana* L., произрастают в ущельях рек Черек, Нальчик в пределах высот 800-1300 м (Шхагапсоев, Волкович, 2002).

2) Березовые леса образуют верхнюю границу лесного пояса, распространены на склонах Бокового, Главного Кавказского и частично Скального до 2800 м (Шхагапсоев, Волкович, 2002; Шхагапсоев, Курашева, 2011). Эдификаторами березовых лесов республики являются *Betula litwinowii*, *B. raddeana*, *B. pendula*. В составе древостоя березовых лесов часто примешиваются

Salix caprea, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Alnus incana*, *Sorbus aucuparia* L., *Acer platanoides* L., *Acer trautvetteri* Medw. (Темботова и др., 2012; Саблирова, Цепкова, 2019).

3) Сосновые леса на Центральном Кавказе произрастают в горной части республики, преобладают массивы сосновых лесов Кабардино-Балкарии преимущественно в бассейнах рек Баксан, Чегем, Черек, фрагментарно представлены в ущелье реки Малка. *P. sylvestris* образует чистые древостои, реже с примесью *Betula pendula*, *B. Litvinowii*, *Populus tremula*, произрастает в пределах высот от 1100-2800 м над ур. моря (Нечаев, 1960; Темботова и др., 2012), отдельные деревья встречаются на высоте 3000 м над ур. моря (Саблирова и др., 2015).

4) Дубовые леса республики представлены небольшими рощицами и пойменными дубравами в степном поясе, где доминирующей породой является дуб черешчатый *Q. robur* с примесью дуба скального *Q. petraea*, клена полевого *Acer campestre*, липы кавказской *Tilia caucasica* Rupr., граба *Carpinus caucasica*, груши кавказской *Pyrus caucasica* Fed., лещины обыкновенной *Corylus avellana* L. Также дубовые леса произрастают небольшими участками в Черекском и Чегемском ущельях на склонах Скалистого хребта в пределах высот 1300-2000 м, здесь лесообразующими породами являются дуб скальный *Q. petraea*, и дуб меловой *Quercus dalechampii* Ten. (Нечаев, 1960; Шхагапсоев, Волкович, 2002).

5) Осиновые леса на территории республики встречаются в равнинной части *Populus alba* и *P. nigra* образуют пойменные леса, а *P. tremula* небольшими участками на склонах гор до 2400 м над ур. м.

6) Ольховые леса северного макросклона Центрального Кавказа образованы *Alnus incala* (L.) Moench. и *A. glutinosa* (L.) Gaerth, фрагментарно представлены в ущельях Хазнидон, Сукан и Черек-Балкарское. Обычно в состав древостоя ольшаников примешиваются бук, ильм и клен (Шхагапсоев, Волкович, 2002).

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования послужили природные ценопопуляции сосны обыкновенной, произрастающие на Центральном Кавказе в бассейнах рек Баксан, Чегем, Черек, Малка (рисунок 3.1). Всего на исследуемой территории нами было заложено четырнадцать пробных площадей. Пять из них расположены вдоль самого Баксанского ущелья – Верхний Баксан (1500 м), Юсеньги (1900 м), Чегет (2400 м) – по правобережью р. Баксан, Эльбрус (1800 м), Терскол (2500 м) – по левобережью.

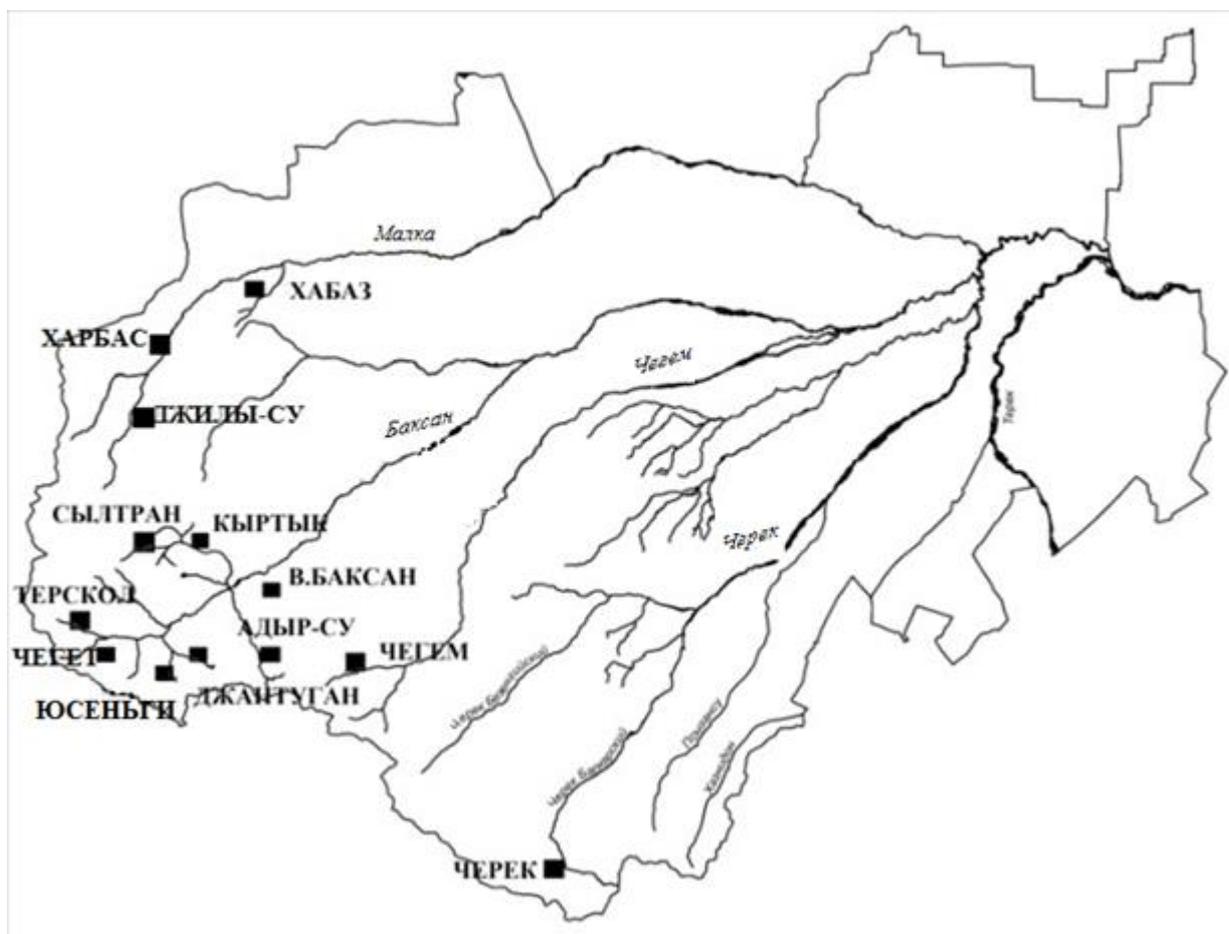


Рисунок 3.1. Схема расположения ценопопуляций *P. sylvestris* на Центральном Кавказе.

По боковым отрогам ущелья р. Баксан – Сылтран (1900 м), Адыр-Су 1 (2000 м), Адыр-Су 2 (2300 м), Джантуган (2350 м), Кыртык (2450 м).

По одной стационарной площадке заложили в ущельях рек Чегем и Черек на высоте 2000 м, и две расположены в ущелье реки Малка – Хабаз (1200 м) и Харбас (1800 м). Ниже приводится краткое описание всех разновысотных ценопопуляций, изучавшихся нами на Центральном Кавказе.

Пробная площадь «Верхний Баксан» расположена на правом берегу р. Баксан, на высоте 1500 м над ур. м., представлена сосняком барбарисово-можжевельным. Древостой разного возраста, средний возраст достигает 80 лет. Средняя высота древостоя – 17 м. Сомкнутость насаждения – 0,5. Древостой III класса бонитета. Подрост из сосны, средней густоты. В подлеске произрастают барбарис обыкновенный *Berberis vulgaris* L., можжевельник продолговатый *Juniperus oblonga* L., можжевельник казацкий *J. sabina* L., жимолость Стевена *Lonicera steveniana* Fisch. ex Pojark, смородина золотистая *Ribes aureum* (Pursh) Rydb. Общее проективное покрытие (далее ОПП) напочвенного покрова – 20%, где преобладают тмин рассеченолистный *Carum miefolium* Vieb, земляника лесная *Fragaria vesca* L., купена гладкая *Polygonatum glaberrimum* K.Koch, кислица обыкновенная *Oxalis acetosella* L, мятлик узколистный *Poa angustifolia* L., герань холмовая *Geranium collinum* Stephan ex Willd, грушанка малая *Pyrola minor* L., валериана липолистная *Valeriana tiliifolia* Troitsky и т.д.

Пробная площадь «Сылтран», находится по левому берегу р. Баксан на высоте 1900 м над ур. м. Сосняк злаково-разнотравный. Древостой II класса бонитета. Средний возраст деревьев – 56 лет. Средняя высота древостоя – 19 м. Сомкнутость крон – 0,5. В подлеске отмечены можжевельник казацкий, можжевельник продолговатый, барбарис обыкновенный *Berberis vulgaris* L., крыжовник *Ribes uva-crispa* L. ОПП напочвенного покрова – 50%. Овсяница пестрая *Festuca varia* Haenke V. Krecz. & Bobr, земляника лесная *Fragaria vesca*, лютик *Ranunculus montanus* Willd, незабудка приятная *Myosotis amoena* (Rupr.) Boiss., чина луговая *Lathyrus pratensis* L., мятлик однолетний *Poa annua* L, мышиный горошек *Vicia cracca* L., очиток белый *Sedum album* L и др.

Пробная площадь «Юсеньги» располагается по правому берегу реки Баксан, на высоте 1900 м. Сосняк редкопокровный. Древостой разновозрастный,

II класса бонитета, средний возраст деревьев составляет 119 лет, средняя высота – 25 м. Сомкнутость крон – 0,5. Подлесок не развит, единично встречаются кусты *Berberis vulgaris* L. Подрост из сосны, средней густоты. ОПП напочвенного покрова – 15%, где отмечены ястребинка красноплодная *Hieracium erythrocarpum* Peter, кислица обыкновенная *Oxalis acetosella* L., грушанка малая *Pyrola minor* L., волчник скученный *Daphne glomerata* Lam, фиалка собачья *Viola canina* L.

Пробная площадь «Эльбрус» расположена на левом берегу р. Баксан, на высоте 1800 м. Сосняк барбарисово-можжевельниковый, древостой разновозрастный, II класса бонитета. Средний возраст – 60 лет. Средняя высота древостоя – 18 м. Сомкнутость крон – 0,5. Подлесок образован *Berberis vulgaris* L., *Juniperus sabina* L. Подрост не развит. Напочвенный покров слабо развит, здесь преобладают тмин рассеченолистный *Carum meifolium* (M. Bieb.) Voiss, земляника лесная *Fragaria vesca* L., мышиный горошек *Vicia cracca* L., мятлик однолетний *Poa annua* L.

Пробная площадь «Адыр-Су 1» находится на правом берегу р. Адыр-Су (правый приток Баксана), на высоте 2000 м над ур. м. Сосняк злаково-разнотравный. В структуре насаждения примешивается береза повислая *Betula pendula* L. Древостой разновозрастный, I-II класса бонитета. Средний возраст – 67 лет. Средняя высота насаждения – 29 м. В подлеске наблюдаются барбарис продолговатый *Berberis oblonga* (Regel) Schneid, ива козья *Salix caprea* L., смородина *Ribes aureum* L., рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L., жимолость Стевена *Lonicera steveniana* Fisch. ex Pojark., шиповник баксанский *Rosa baxanensis* Galushko, крыжовник *Ribes uva-crispa* L. Подроста нет. Травянистый покров хорошо развит ОПП – 70%, где преобладают чина луговая *Lathyrus pratensis* L., герань лесная *Geranium sylvaticum* L., мышиный горошек *Vicia cracca* L., овсяница пестрая *Festuca varia* Haenke, валериана липолистная *Valeriana tiliifolia* Troitsky, первоцвет крупночашечный *Primula macrocalyx* Bunge и др.

Пробная площадь «Адыр-Су 2» находится на правом берегу р. Адыр-Су (правый приток Баксана), на высоте 2300 м над ур. м. Сосняк злаково-разнотравный. Древостой I класса бонитета. Средний возраст – 31 год, средняя высота деревьев на площадке – 11 м. Подрост отсутствует, в подлеске отмечены

кусты можжевельника казацкого *Juniperus sabina* L. Напочвенный покров хорошо развит, ОПП – 60%. В составе травянистого покрова отмечены: шафран сетчатый *Crocus reticulatus* Steven ex Adams, горечавка угловатая *Gentiana angulosa* M. Bieb., земляника лесная *Fragaria vesca* L., крапива двудомная *Urtica dioica* L., манжетка горная *Alchemilla monticola* Opiz, мятлик лесной *Poa nemoralis* L., мятлик узколистный *Poa angustifolia* L., и др.

Пробная площадь «Джантуган» находится на правом берегу р. Адыл-Су (правый приток Баксана), на высоте 2350 м над ур. м. Сосняк редкопокровный. Древостой разного возраста, средний возраст – 85 лет, средняя высота деревьев – 19 м. Насаждение II-III класса бонитета. В подлеске отмечается ива Кузнецова *Salix kuznetzowii* Laksch. ex Goerz, ива козья *Salix caprea* L., мирикария лисохвостниковая *Myricaria alopecuroides* Schrenk. В напочвенном покрове доминируют земляника лесная *Fragaria vesca* L., кислица обыкновенная *Oxalis acetosella* L., грушанка малая *Pyrola minor* L., брусника обыкновенная *Vaccinium vitis-idaea* L., ортилия однобокая *Orthilia secunda* (L.) House, лютик кавказский *Ranunculus caucasicus* var. *Astrantiifolius* L.

Пробная площадь «Чегет» расположена на правом берегу р. Баксан, на высоте 2400 м над ур. м. Сосняк злаково-разнотравный. Древостой состоит из сосны с примесью березы Радде *Betula raddeana* Trautv., березы повислой *Betula pendula* Roth. Подлесок редкий, отмечены отдельные экземпляры можжевельника продолговатого *Juniperus oblonga* L., шиповника, рябины обыкновенной *Sorbus aucuparia* L. Древостой разновозрастный, IV-V класса бонитета. Средний возраст древостоя – 97 лет. Средняя высота – 13 м. Сомкнутость 0,3-0,4. Травянистый покров хорошо развит. В его структуре отмечены: герань лесная *Geranium sylvaticum* L., водосбор олимпийский *Aquilegia caucasica* (Ledeb.) Rupr., горец мясо-красный *Bistorta carnea* (K. Koch) Kom, лилия однобратственная *Lilium monadelphum* M. Bieb, головчатка гигантская *Cephalaria gigantea* (Ledeb.), гуния красивая *Huynhia pulchra* (Willd. ex Roemer & Schultes) Greuter & Burdet и др (Моллаева, 2015).

Пробная площадь «Кыртык» расположен на правом берегу р. Кыртык (левый приток Баксана), на высоте 2400 м над ур. м. Древостой образован сосной, с примесью березы повислой *Betula pendula* Roth. березой Радде *Betula raddeana* Trautv. Средний возраст насаждения 70 лет. Средняя высота – 15 м. Нижний ярус образуют можжевельник продолговатый *Juniperus oblonga* L., рододендрон кавказский *Rhododendron caucasicum* Pall. и можжевельник казацкий *Juniperus sabina* L. Подрост образован сосной, березой Радде, березы повислой, единично встречается ива козья *Salix caprea* L. Напочвенный покров хорошо развит, где преобладают следующие виды: черника обыкновенная *Vaccinium myrtillus* L., мятлик лесной *Poa nemoralis* L., мятлик узколистный *Poa angustifolia* L., земляника лесная *Fragaria vesca* L., и т.д.

Пробная площадь «Терскол» располагается на левом берегу р. Баксан, на высоте 2500 м над ур. м. Древостой разновозрастный, насаждение принадлежит ко II классу бонитета. Средняя высота деревьев – 16 м. Средний возраст – 78 лет. Подлесок не развит, подрост из сосны встречается единично. ОПП напочвенного покрова – 55%. В его составе отмечены горец мясо-красный *Bistorta carnea* (K. Koch) Kom., вейник тростниковый *Calamagrostis arundinacea* L., смолевка обыкновенная *Silene vulgaris* Moench., борщевик шероховатый *Heracleum scabrum* Albov, головчатка гигантская *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobrov, тмин обыкновенный *Carum carvi* L., овсяница пестрая *Festuca varia* Haenke и т.д.

Пробная площадь «Черек» расположен у истоков р. Черек-Балкарский на высоте 2000 м над ур. м. Сосняк можжевеловый с малиной и барбарисом обыкновенным. Древостой разновозрастный, образован сосной. Средний возраст древостоя – 70 лет, средняя высота – 17 м. Нижний ярус представлен барбарисом обыкновенным *Berberis vulgaris* L., можжевельником казацким *Juniperus sabina* L., малиной Буша *Rubus buschii* Grossh. ex Sinkova. В напочвенном покрове преобладают манжетка горная *Alchemilla monticola* Opiz, чина луговая *Lathyrus pratensis* L., бодяк окутанный *Cnicus obvallatus* M. Bieb., щитовник мужской *Dryopteris filix-mas* L., колокольчик Стевена *Neocodon stevenii* (M. Bieb.) Kolak. &

Serdyuk, чабрец Маршалла *Thymus marschallianus* Willd, лютик кавказский *Ranunculus caucasicus* var. *astrantiifolius* L.

Пробная площадь «Чегем» расположен на правом берегу р. Башиль-Аузу-Су (исток Чегема), на высоте 2000 м над ур. м. Сосняк-черничник. Сомкнутость крон 0,4-0,5 средняя высота 20 м. Древостой образован сосной. Подлесок представлен шиповником чегемским *Rosa tchegemensis* Galushko, рябиной обыкновенной *Sorbus aucuparia* L, ивой козьей *Salix caprea* L., березой Литвинова *Betula litwinowii* Doluch. Напочвенный покров хорошо развит – 80%, где преобладают черника обыкновенная *Vaccinium myrtillus* L., брусника обыкновенная *Vaccinium vitis-idaea* L., вейник горный *Calamagrostis arundinacea* L., мятлик лесной *Poa nemoralis* L., ястребинка волосистая *Pilosella officinarum* F.W. Schultz & Sch. Bip., кислица обыкновенная *Oxalis acetosella* L., земляника лесная *Fragaria vesca* L. и т.д.

Пробная площадь «Хабаз» расположен в окрестностях с. Хабаз, правый берег р. Малка, на высоте 1150-1200 м над ур. м. на крутых склонах. Сосняк скальный. Разновозрастный. Средняя высота 9 м. Средний диаметр 20 см. ср возраст 70 лет. Напочвенный покров хорошо развит 90%: *Thalictrum foetidum* L., *Salvia verticillata* L., *Rubus buschii* Grossh. ex Sinkova, *Scabiosa caucasica* M. Bieb., *Thymus marschallianus* Willd. На площадке каменистые россыпи занимают 10% общей площади.

Пробная площадь «Харбас» находится в верховьях р. Малка, древостой произрастает на склонах западной экспозиции крутизной 40-45⁰, на высоте 1860 м. над ур. моря. Древостой образован сосной обыкновенной и березой повислой, разновозрастный. Средняя высота деревьев на площадке – 16 м. Средний диаметр составляет 45 см. Подрост не развит. Подлесок представлен *Sorbus aucuparia* L., и *Lonicera caucasica* Pall. Общее проективное покрытие напочвенного покрова составляет 25-30%, где преобладают тмин рассеченнолистный *Carum miefolium* Bieb., лютик Бузе или кавказский *Ranunculus caucasicus* var. *astrantiifolius* L., черника обыкновенная *Vaccinium myrtillus* L., вейник тростниковый *Calagrostis parviflora* Rupr., герань лесная *Geranium sylvaticum* L., ветреница лесная *Anemone*

sylvestris L. ветреница нарциссоцветковая *Anemonastrum narcissiflorum* L., мышиный горошек *Vicia cracca* L., лен тонколиственный *Linum tenuifolium* L., фиалка сомнительная *Viola ambigua* Waldst. & Kit.

Методы исследования. Основные методологические принципы которых мы придерживались в настоящей работе:

1) междисциплинарный, включает в себя комплекс методов – палеогеографический, эколого-географический, фенотипический, генетический (на основе аллозимного анализа хвои и почек);

2) геногеографический анализ популяций сосны обыкновенной;

3) количественная оценка степени репродуктивной изоляции популяций сосны обыкновенной.

Более подробно рассмотрим основные методы, применяемые при выполнении диссертационной работы.

Изучение гидротермического режима воздуха. С целью изучения гидротермического режима в Баксанском ущелье ежедневно регистрировали температуру и влажность воздуха. Измерения температуры и влажности воздуха проводили при помощи портативных датчиков – даталоггеров СЕМ DT-171, установленных на деревьях сосны на высоте 2-3 м от поверхности почвы, на каждой пробной площади. Данные по количеству осадков, выпавших в исследуемом районе в период фенофаз, взяли в архиве ближайшей метеостанции Davis Vantage Pro2 Plus, установленной в п. Эльбрус на высоте 1800 м над ур. м.

Изучение репродуктивной фенологической изоляции. Фенологические наблюдения проводились нами в условиях бассейна р. Баксан, где расположены основные массивы сосновых лесов Центрального Кавказа (восемь площадок) и представлен спектр распространения сосны обыкновенной в высотном градиенте (1500-2500 м). Фенологический мониторинг разновысотных ценопопуляций сосны на исследуемой территории осуществляли в течение 3 лет (2014-2016 гг.). С целью изучения динамики пыления – «цветения», ежедневно отмечали фенофазы у 36-50 деревьев сосны на каждой пробной площади, соответственно. Ввиду географического расположения площадок наблюдения за сроками фенофаз

сначала проводились на высотах 1500-2000 м, следом поднимались до 2500 м, что позволяло охватить все исследуемые выборки сосны Баксанского ущелья. Начало пыления микростробилов, массовый вылет пыльцы, конец пыления определяли встряхиванием мужских колосков, согласно существующей методике (Петрова, Санников, 1996). Фазы развития макростробилов определяли по степени отогнутости семенных чешуй женской шишки по Т.П. Некрасовой (1983).

Для количественной оценки степени репродуктивной фенологической изоляции изучаемых популяций использовали графический метод определения вероятности их скрещивания, разработанный И.В. Петровой, С.Н. Санниковым (1996). Вычисления площади полигонов пыления – «цветения» и их перекрытия проводили на основе программы Corel X7 (Петрова, Черепанова, 2014). Степень фенологической изоляции определяли как вероятность ксеногамии, равную отношению удвоенной площади перекрытия полигонов фенофаз изучаемых популяций (Петрова и др., 2013).

Для оценки дистанционной изоляции популяций сосны измеряли абсолютные расстояния (D) между выборками по проекции карты без учета особенностей рельефа. Индекс дистанционной репродуктивной изоляции (Pd) популяций сосны вычисляли в зависимости от расстояния между ними, величину горно-механической изоляции (Pm) – в зависимости от высоты превышения горных хребтов над местами произрастания изучаемых выборок сосны обыкновенной (Петрова, Санников, 1996). Индекс интегральной фенологической изоляции (Iint) определяли как вероятность сложного события, по методике С.Н. Санникова (2010).

Фенотипический анализ природных популяций. В качестве фенотипических маркеров внутривидовой изменчивости сосны обыкновенной использовали количественные и качественные признаки вегетативных и генеративных органов, широко применяемые при изучении популяционной структуры хвойных видов (Дылис, 1948; Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Милютин, 1982; Попов, 1991; Чернодубов, 1994; Видякин, 1999, 2004, 2007, 2014; Путенихин, 2000; Путенихин и др., 2004, 2005; Филиппова и др., 2006;

Абдуллина, 2009; Видякин и др., 2011; 2013; Санников и др., 2012; Погрибный, 2013; Лебедев, 2014).

В качестве фенов анализировали вариации окраски мужских шишек, явно отличимые до начала пыления деревьев сосны. Согласно методическим рекомендациям Г.М. Козубова (1962) к желтопыльниковой форме *P. sylvestris* отнесли деревья со следующими переходными формами: зеленовато-желтой, желтой окраской микростробил, к краснопыльниковой – светло-розовые, розовые, малиновые, красные (приложение 1). Для определения процента встречаемости двух форм сосны в 2015-2016 гг. на стационарных площадках, на которых произрастало 36-50 деревьев, производили дифференцированный подсчет желто- и краснопыльниковых деревьев.

Сбор материала для изучения морфологии пыльцы (по 10-15 микростробиллов с 36-50 деревьев) краснопыльниковой и желтопыльниковой форм *P. sylvestris* проводили в начальные сроки фенофаз, т.е. за пару дней до начала пыления для фиксации окраски, а также в период массового вылета пыльцы. Микростробилы фиксировали в спиртово-уксусном растворе Кларка (3:1). Морфометрию пыльцы изучали на микропрепаратах с использованием стандартных методик (Моносзон-Смолина, 1949; Некрасова, 1983) с помощью микроскопа Axio Imager. A2 (Carl Zeiss,) и системы формирования изображений AxioVision. У 5715 пыльцевых зерен измерили длину и высоту тела пыльцевого зерна, длину и высоту воздушного мешка.

Содержание крахмала в пыльцевых зернах оценивали гистохимическим методом, по интенсивности окрашивания и объему внутреннего пространства пыльцевого зерна, жизнеспособной считалась пыльца, тело которой заполнено крахмалом полностью, на 1/3 либо 2/3 объема, стерильной – пустые клетки (Третьякова, 1990; Зуева, Махнева, 1993; Ямбуров, 2008; Пименов и др., 2011).

С целью изучения фенотипической изменчивости сосны на исследуемой территории проводили сбор побегов с 36-50 одновозрастных деревьев (средний возраст 60-80 лет). Сбор хвои сосны проводили по методическим рекомендациям Л.Ф. Правдина (1964) и С.А. Мамаева (1973). Хвоинки (5-10 пар с каждого

дерева) собирали с середины побега. Длину, ширину хвои, длину годичного прироста побега сосны измеряли электронным штангенциркулем с точностью до ± 0.01 мм.

Продолжительность жизни хвои на осевых и боковых побегах деревьев, оценивали по максимальному возрасту охвоенного побега. Густоту охвоения или охвоенность измеряли путем подсчета хвоинок на 1 см длины годичного побега. Вес сухой хвои (100 пар) определяли взвешиванием образцов в трехкратной повторности, на электронных весах с погрешностью ± 1 мг. Учитывая высокую изменчивость данных морфологических параметров сосны в пределах кроны одного дерева (Правдин, 1964), для каждого дерева считали среднюю. Уровень индивидуальной изменчивости определяли по шкале, предложенной С.А. Мамаевым (1973).

С целью изучения морфологии женских шишек сосны обыкновенной на каждой из разновысотных популяций случайная выборка включала от 36 до 48 деревьев. С одного дерева анализировали по 5-10 зрелых шишек. Шишки собирали в сухую погоду, с каждого дерева помещали в индивидуальный полиэтиленовый пакет. До определения биометрических параметров хранили в бумажных коробках в темном прохладном месте (до $+4^{\circ}\text{C}$) для предотвращения искажения результатов. После измерения параметров закрытой шишки, помещали их в бумажные пакеты для дальнейшего подсушивания. В лабораторных условиях у собранных шишек измеряли: длину закрытой шишки; ширину закрытой шишки, длину и ширину раскрытой шишки; число чешуй; длину чешуи из самого широкого места шишки; ширину чешуи из самого широкого места шишки; длину, ширину и высоту апофиза шишки согласно общепринятым методикам (Правдин, 1964; Видякин, 1991, 1999, 2004, 2007, 2014; Видякин и др., 2011). Оценивались следующие качественные характеристики шишек: строение апофиза, цвет спелых шишек, цвет семян, цвет крылаток. При изучении строения апофиза придерживались классификации Л.Ф. Правдина (1964). Цвет спелых шишек сосны определяли по следующим оттенкам: темно-коричневый; коричневый; коричнево-зеленый; темно-коричнево-зеленоватый; серо-коричневый; светло-

коричнево-зеленый; серый; светло-коричневый; серо-зеленый. Семенную продуктивность каждой шишки оценивали по числу полнозернистых, пустых, недоразвитых семян (Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Видякин, 2004; Абдуллина, 2009).

С целью изучения количественных и качественных показателей семян сосны, на исследуемой территории собранные образцы шишек высушивали в лабораторных условиях, извлекали все семена (до 50 шт.) с каждой шишки соответственно. Длину, ширину семян и крылаток измеряли электронным штангенциркулем с точностью до ± 0.01 мм. Морфологические признаки изучены у 3263 семян. Окраску семян определяли визуально по общепринятой методике (Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Черепнин, 1980; Видякин, 2004).

Окраску семян определяли по следующим группам (Мамаев, 1973): 1 – светлые семена (белые, желтовато-белые, светло-серые, серые); 2 – коричневые семена (светло-коричневые, темно-коричневые, палевые, ярко-коричневые, тускло-коричневые); 3 – черно-коричневые семена; 4 – черные семена (темно-серые); 5 – пестрые семена (мозаичные). В лабораторных условиях измеряли следующие морфометрические параметры семян: Ск – длина семени вместе с крылаткой; Дс – длина семени без крылатки; Шс – ширина семени; Шс/Дс – относительная ширина семени; Дк – длина крылатки; Шк – ширина крылатки; Сс – количество семян; Ссп – количество спелых семян; Сп – количество пустых семян; Сн – количество недоразвитых семян. Обескрыленные зрелые семена сосны взвешивали на лабораторных аналитических весах (Видякин, 2004; Абдуллина, 2009).

Массу 1000 семян определяли взвешиванием образцов в трехкратной повторности, на электронных весах с погрешностью ± 1 мг. Посевные качества семян (всхожесть и энергию прорастания) определяли методом проращивания в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при комнатной температуре (по 3 пробы 100 шт. для каждой популяции), согласно ГОСТ 13056.6-97 «Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести» (1997). Всхожесть семян – это их способность образовывать нормально развитые проростки в

определенный для каждого вида срок (ГОСТ). Всхожесть выражается в процентах к общему числу семян, взятому для проращивания. Под нормальными проростками понимают, проростки, длина корешка которых равна или больше длины семян. Энергия прорастания – это способность семян дружно давать нормальные проростки за установленный государственным стандартом срок (для сосны обыкновенной – 7 дней). Срок проращивания для хвойных (сосны, ели и лиственницы) 15 дней. Всхожесть и энергию прорастания вычисляли как среднее результатов проращивания 3-х проб выражали в %. Энергия прорастания определялась на 7-е сутки, всхожесть на 15-е сутки. Наблюдения велись каждый день, в течение 21 дня (приложение 2).

Генетический анализ популяций. Материалом для исследования послужили вегетативные почки и хвоя, собранные с 36-48 деревьев сосны обыкновенной в каждой разновысотной выборке соответственно. Аллозимный анализ вегетативных тканей сосны проводили с помощью общепринятых методов (Корочкин, 1977; Полозова, Духарев, 1984). Исследовали 10 ферментных систем: алкогольдегидрогеназы (ADH, 1.1.1.1), шикиматдегидрогеназы (SKDH, 1.1.1.25), 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (6-PGD, 1.1.1.44), глутаматдегидрогеназы (GDH, 1.4.1.3), диафоразы (DIA, 1.6.4.3), супероксиддисмутазы (SOD, 1.15.1.1), глутаматоксалоацетаттрансаминазы (GOT, 2.6.1.1), фосфоглюкомутаза (PGM, 2.7.5.1), формиатдегидрогеназы, (FDH, 1.2.1.2) и флюоресцентной эстеразы (EST, 3.1.1.1).

Для определения уровня генетического разнообразия использовали такие показатели, как процент полиморфных локусов (P), среднее число аллелей на локус (A), средняя наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготности. Степень подразделенности ценопопуляций определяли с помощью показателей F-статистик Райта (Wright, 1978). Количественную оценку степени генетической дифференциации оценивали по методу Неи (Nei, 1978). Вычисления генетических дистанций Неи осуществляли с помощью пакета программ BYOSIS и NTSYS.

ГЛАВА 4. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* L. В ГРАДИЕНТЕ ВЫСОТ НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ

Параметры генетического полиморфизма. Полученные параметры генетического разнообразия исследованных ценопопуляций *P. sylvestris*, произрастающих в горных условиях Центрального Кавказа представлены в таблице 4.1. Процентное отношение полиморфных локусов варьирует от 62,5% (В. Баксан) до 81,3% (Джантуган), среднее число аллелей на локус изменяется в пределах от $1,8 \pm 0,2$ (Сылтран) до $2,3 \pm 0,2$ (Хабаз). Существенно меньший уровень наблюдаемой гетерозиготности 0,158–0,168 выявлен в выборках Адыр-Су и Сылтран. В остальных исследуемых ценопопуляциях сосны наблюдаемая гетерозиготность варьирует в пределах от 0,174 (Кыртык) до 0,255 (Чегем), т.е. каждое дерево в этих выборках гетерозиготно по 17-25% структурных генов.

Таблица 4.1 – Параметры полиморфизма ценопопуляций *P. sylvestris* на Центральном Кавказе

Ценопопуляции	Высота, м	A	P, %	H_o	H_e	$H_o - H_e$
1	2	3	4	5	6	7
Бассейн р. Малка						
Хабаз	1200	$2,3 \pm 0,2$	81,3	$0,192 \pm 0,045$	$0,201 \pm 0,047$	-0,009
Бассейн р. Баксан						
В. Баксан	1500	$1,9 \pm 0,2$	62,5	$0,218 \pm 0,055$	$0,207 \pm 0,051$	0,011
Юсеньги	1800	$2,1 \pm 0,2$	75,0	$0,192 \pm 0,053$	$0,178 \pm 0,047$	0,014
Сылтран	1900	$1,8 \pm 0,2$	68,8	$0,166 \pm 0,057$	$0,166 \pm 0,050$	0
Адыр-Су	2350	$1,9 \pm 0,2$	68,8	$0,158 \pm 0,048$	$0,146 \pm 0,042$	0,012
Джантуган	2350	$2,1 \pm 0,2$	81,3	$0,233 \pm 0,053$	$0,240 \pm 0,047$	-0,007
Кыртык	2400	$1,9 \pm 0,2$	68,8	$0,174 \pm 0,048$	$0,180 \pm 0,049$	-0,006
Терскол	2500	$1,9 \pm 0,2$	75,0	$0,212 \pm 0,062$	$0,185 \pm 0,047$	0,027

<i>Окончание таблицы 4.1</i>						
1	2	3	4	5	6	7
Бассейн р. Чегем						
Чегем	2000	2,1±0,2	75,0	0,255±0,055	0,238±0,047	0,017
Бассейн р. Черек						
Черек	2000	2,1±0,2	75,0	0,201±0,055	0,195±0,047	0,006

Максимальные различия между ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготностью выявлены в выборках Терскол (0,027), Чегем (0,017), Юсеньги (0,014). Следует отметить, что выборка Сылтран находится в равновесном состоянии, где:

$$H_o = H_e = 0.166 \pm 0.050.$$

Шестнадцать «редких» аллелей (частота, которых не более 1%) выявлено по восьми локусам (PGM-1, PGM-2, SKDH-1, SKDH-2, DIA, GOT-2, FDH, EST-F). При этом уникальный аллель (обнаруженный только в одной популяции) и наибольшее число редких аллелей встречены в ценопопуляции Кыртык. В выборках Хабаз и Сылтран редких аллелей не отмечается. Наличие большого числа редких и уникальных аллелей вероятно, является показателем микроэволюционных процессов, протекающих в популяции (Глотов, 1983; Гончаренко, Силин, 1997).

Параметры генетической подразделенности популяций. Результаты подразделенности генетического разнообразия представлены в таблице 4.2. Как видно из таблицы, для исследуемых локусов значение индекса F_{IS} указывающего на инбридинг особи относительно популяции, варьирует в пределах от -0,248 (EST-F) до 0,122 (DIA), среднее значение F_{IS} составляет -0,048, что свидетельствует об избытке гетерозигот. Коэффициент F_{IT} отражающий инбридинг особи относительно вида в целом, так же принимает отрицательные значения и колеблется в пределах - 0,213 (EST-F) -0,149, среднее: -0,021. Коэффициент инбридинга популяции F_{ST} варьирует в пределах 0,013 (ADH-1) до 0,156 (GOT-1), в среднем составил 0,034. Наибольший вклад в межпопуляционную компоненту изменчивости вносит локус GOT-1.

Согласно литературным данным (Семериков, 1992; Гончаренко и др., 1993; Гончаренко, Силин, 1997; Филиппова, 2003; Сурсо, 2009) величина генного потока Nem между популяциями сосны обыкновенной варьируют в пределах 7-12,3.

Таблица 4.2 – Параметры F-статистик Райта в общей совокупности популяций сосны обыкновенной на Центральном Кавказе

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
6-PGD	0,094	0,117	0,025
GDH	0,018	0,042	0,025
SKDH-1	-0,03	0,041	0,044
SKDH-2	0,058	0,096	0,041
ADH-1	-0,085	-0,071	0,013
ADH-2	-0,103	-0,032	0,064
PGM-1	-0,087	-0,037	0,046
PGM-2	-0,099	-0,043	0,051
DIA	0,122	0,149	0,031
GOT-1	-0,209	-0,020	0,156
GOT-2	0,031	0,064	0,035
GOT-3	-0,043	0,004	0,044
EST-F	0,248	-0,213	0,028
FDH	0,053	-0,021	0,031
Mx	-0,048	-0,013	0,034

В популяциях сосны, произрастающих на территории Русской Равнины, Уральских гор, Сибири и Якутии среднее значение Nem составляет 8,37 (Гончаренко и др., 1993; Филиппова, 2003; Абдуллина, 2009). В результате наших исследований среднее значение Nem равно 6,89, что свидетельствует об интенсивности обмена генами в разновысотных популяциях сосны на Центральном Кавказе в среднем семь мигрантов за поколение. Полученные результаты согласуются с литературными данными (Семериков, 1992; Гончаренко и др., 1993; Гончаренко, Силин, 1997; Филиппова, 2003; Сурсо, 2009).

Генетические дистанции. Генетическое расстояние N_{ei} между изученными разновысотными выборками сосны обыкновенной на Центральном Кавказе варьирует значительно от 0,001 до 0,015 (Таблица 4.3). Наибольшее значение генетических дистанций N_{ei} выявлено между выборками Терскол – Чегем ($D_{N78} = 0,015$), также значительны между парами Терскол – Хабаз (D_{N78}

=0,012), Терскол – Сылтран ($D_{N78} = 0,011$), Терскол – Черек ($D_{N78} = 0,010$) (Моллаева и др., 2018).

Таблица 4.3 – Генетические дистанции Неи (D_{N78}) между ценопопуляциями *P. sylvestris* на Центральном Кавказе

Выборки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Адыр-Су	0.000									
Сылтран	0.003	0.000								
Терскол	0.008	0.011	0.000							
Джантуган	0.009	0.009	0.009	0.000						
В.Баксан	0.005	0.008	0.006	0.003	0.000					
Кыртык	0.003	0.004	0.006	0.005	0.003	0.000				
Юсенги	0.001	0.002	0.009	0.006	0.005	0.001	0.000			
Чегем	0.008	0.009	0.015	0.006	0.004	0.003	0.004	0.000		
Хабаз	0.006	0.005	0.012	0.007	0.005	0.002	0.002	0.001	0.000	
Черек	0.005	0.008	0.010	0.007	0.002	0.005	0.004	0.005	0.000	0.000

Примечание: полужирным шрифтом выделены генетические дистанции, соответствующие уровню локальных популяций.

Наиболее генетически обособленной от всех остальных является самая высокогорная выборка Терскол. Несмотря на географическую отдаленность и горно-механическую изоляцию выборки Хабаз и Черек, генетически однородны (рисунок 4.1).

Геногеографический анализ популяций сосны Центрального Кавказа в сравнении с разновысотными популяциями 6 географических групп (карачаево-черкесской; северо-осетинской; дагестанской; западно-закавказской; восточно-закавказской; крымской) и Русской равнины (Москва, Киев, Минск) показал принадлежность «кавказских» популяций к системе вида *Pinus sylvestris* L. (Петрова и др., 2017).

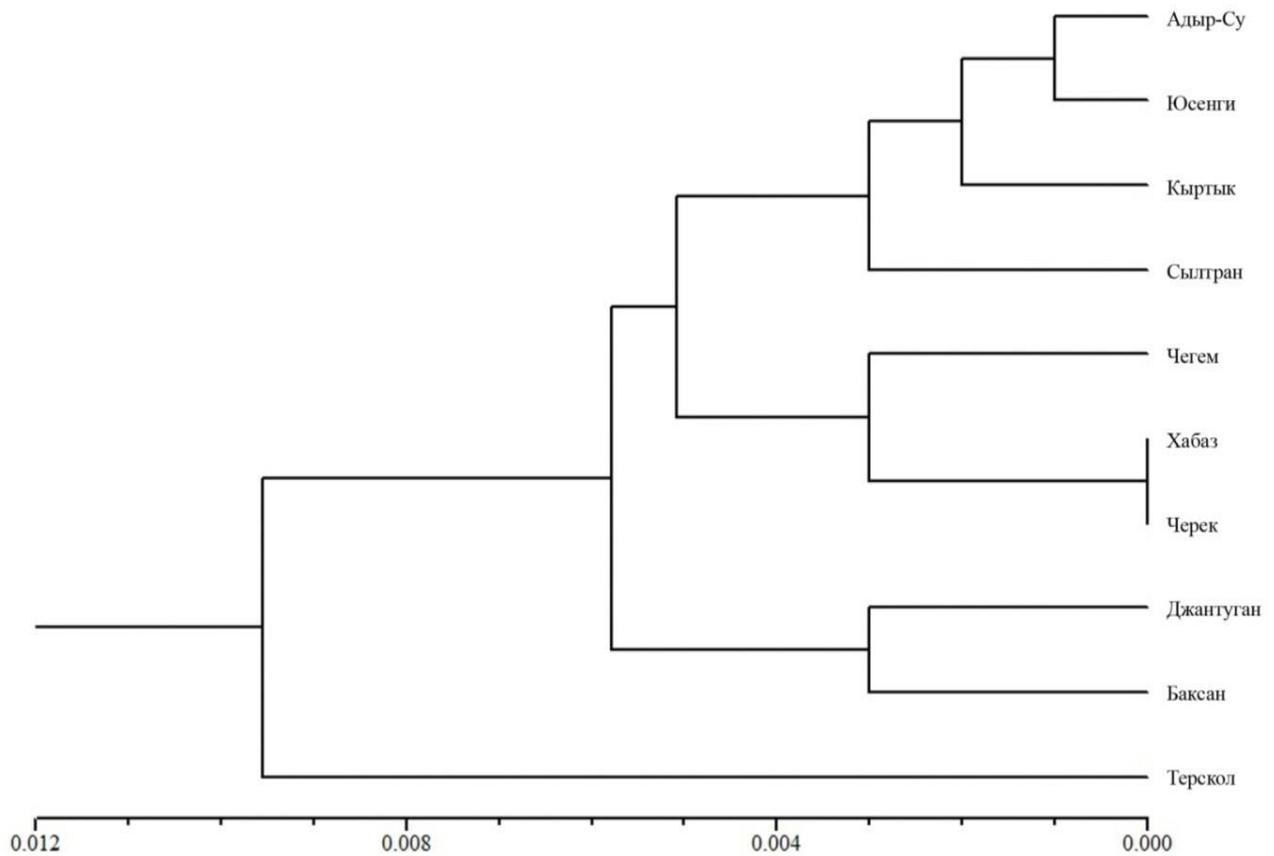


Рисунок 4.1 – Дендрограмма генетических дистанций Неи (D_{N78}) между ценопопуляциями *P. sylvestris* на Центральном Кавказе

Анализируя полученные результаты, можно заключить, что параметры полиморфизма природных популяций сосны на Центральном Кавказе характеризуются относительной неоднородностью, за исключением выборки Сылтран. Из приведенных данных, видно, что средние значения ожидаемой превышают значения наблюдаемой гетерозиготности в популяционных выборках Хабаз, Джантуган и Кыртык, что говорит о дефиците гетерозигот и об их отклонении от панмиксии. Избыток гетерозигот наблюдается в выборках Терскол, Чегем, Юсенги, что свидетельствует об их селективном преимуществе. Увеличения или уменьшения степени гетерозиготности с высотой местности не наблюдается.

Следует отметить, что полученные параметры полиморфизма превышают аналогичные данные для соседнего Западного Кавказа, так уровень гетерозигот в насаждениях сосны на Центральном Кавказе (25%) превышает значение данного

параметра в разновысотных выборках сосны Западного Кавказа, где гетерозиготность 19%, но ниже, чем в горах Южного Урала (35%) (Петрова, Санников, 2001).

Анализ подразделенности генетического разнообразия показал, что 3,4% генетической изменчивости приходится на межпопуляционную изменчивость, тогда как 96,6% на внутривидовую.

Генетические дистанции между разновысотными выборками сосны на Центральном Кавказе (0,009-0,015) значительно превышают аналогичные данные для соседнего Западного Кавказа (Петрова, Санников, 2001). Изученные выборки сосны обыкновенной, произрастающие на Центральном Кавказе, в зависимости от степени генетической дифференциации, согласно шкале популяционно-таксономических категорий (Санников, Петрова, 2003), различаются между собой на уровне субпопуляций и локальных популяций.

Ценопопуляции *P. sylvestris* на Центральном Кавказе в целом характеризуются высокой общностью их генофонда. Небольшие значения генетических дистанций Неи (D_{N78}) между изолированными горными хребтами парами выборок сосны можно объяснить анемохорным и гидрохорным расселением семян сосны по берегам основных рек (Санников и др., 2012). Обмен генами не исключается и при разорванном и географически удаленном ареале вида, за счет различных возможностей переноса семян на достаточно большие расстояния (Allen et al., 1996).

ГЛАВА 5. ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ РАЗНОВЫСОТНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА (НА ПРИМЕРЕ БАКСАНСКОГО УЩЕЛЬЯ)

5.1. Сроки и продолжительность фенофаз

Сроки и продолжительность фенологических фаз пыления – «цветения» *P. sylvestris* представлены в таблице 5.1, согласно которой, начало пыления – «цветения» в разновысотных ценопопуляциях сосны обыкновенной в Баксанском ущелье отмечено 13 мая 2014 г. на высоте 1500 м над ур. м., когда температура воздуха достигла 15°C. Разгар пыления приходится на 29-30 мая, а 1 июня пыления на данной площадке не наблюдалось. В последующие годы сроки фенофаз выборки «В. Баксан» сдвинулись на 7-14 дней (конец мая) из-за погодных условий. Затем начало пыления зафиксировано нами на высотах 1900-2000 м над ур. м., несмотря на разность альтитуд 100 м между ними, пыление началось раньше на высоте 2000 м (Адыр-Су 1). Массовый вылет пыльцы в ценопопуляциях сосны, произрастающей на высотах 1900-2000 м над ур. м. приходится на конец мая, тогда как на высоте 1500 м пыления – «цветения» не наблюдалось. Завершение фенофаз на высоте 1900-2000 м над ур. м. отмечается в начале июня. Позже всего сроки фенофаз пыления – «цветения» зафиксированы на высотах 2300-2500 м над ур. м., где начало отмечается 3 июня в выборке Адыр-Су 2 и 9 июня в выборке Джантуган, разгар пыления приходится на 19 июня, а конец – 20-21 июня. Пыление – «цветение» в ценопопуляциях Чегет и Терскол началось 15 июня, что на две недели позже, чем в выше указанных выборках, и завершилось 20-21 июня.

Разновременность сроков пыления - «цветения» деревьев сосны между выборками В. Баксан (1500 м) и Адыр-Су 1 (2000 м) по данным фенологических наблюдений 2014-2016 гг. составила 10–15 дней.

Запаздывание пыления микростробиллов до 14 дней наблюдали в Адыр-Су 2

(2350 м) в сравнении с Адыр-Су 1 (2000 м) до 24-28 дней отмечено нами между выборками В. Баксан и Адыр-Су 2.

Таблица 5.1. – Сроки фенологических фаз пыления – «цветения» сосны обыкновенной в Баксанском ущелье Центрального Кавказа

Выборки	Высота (м)	Начало пыления- «цветения»			Конец пыления- «цветения»			Продолжительность фенофаз (дни)		
		2014	2015	2016	2014	2015	2016	2014	2015	2016
В. Баксан	1500	13.05	29.05	21.05	01.06	13.06	01.06	21	16	12
Сылтран	1900	18.05	08.06	05.06	07.06	21.06	21.06	21	13	16
Юсеньги	1900	-	05.06	06.06	-	21.06	25.06	-	16	19
Адыр-Су 1	2000	15.05	12.06	07.06	05.06	21.06	22.06	20	9	15
Адыр-Су 2	2300	03.06	22.06	23.06	21.06	04.07	10.07	18	13	18
Джантуган	2350	09.06	23.06	22.06	20.06	02.07	06.07	11	11	14
Чегет	2400	15.06	21.06	20.06	21.06	02.07	07.07	6	12	17
Терскол	2500	15.06	20.06	21.06	21.06	01.07	07.07	6	11	16

Разновременность сроков пыления между ценопопуляциями Чегет (2400 м) и Терскол (2500 м) составила три дня. Запаздывание фенофаз пыления – «цветения» сосны отмечено нами на протяжении трех сезонов вегетации и в среднем составляет между В. Баксан (1500 м) и Адыр-Су 1 (2000 м) – $80\% \pm 19,6$; между В. Баксан (1500 м) - Адыр-Су 2 (2350 м) и Адыр-Су 1 (2000 м) – Адыр-Су 2 (2350 м) равна $100\% \pm 0$; между парой выборок Чегет (2400 м) – Терскол (2500 м) – $18,33\% \pm 6,4$

Гидротермический режим воздуха. Наблюдения за гидротермическим режимом воздуха в период пыления – «цветения» деревьев сосны в Баксанском ущелье, показали различия между разновысотными выборками на $2-6^{\circ}\text{C}$ (приложение 3). Среднесуточная температура воздуха в начале фенофаз пыления - «цветения» деревьев на высоте 1500 м над ур. м. была 15°C , тогда как на 1800-2000 м – 10°C , на высоте 2350 м – 14°C . Относительная влажность воздуха в выборке В. Баксан на 10% ниже чем в Адыр-Су 1 и 15-20% – чем в Адыр-Су 2.

Среднесуточная температура воздуха в начале фенофаз деревьев, произрастающих на высоте 2400 м над ур. м. на склоне г. Чегет – 11°C, в Терсколе (2500) – 13,5°C. Относительная влажность воздуха в ПП Чегет на 4% выше чем в ПП Терскол.

В 2014 г. весна была довольно теплой для исследуемого региона, начало фенофаз отмечено нами в мае на высоте 1500 м, продолжительность периода пыления составила 21 день. Для сравнения на той же высоте деревья сосны в 2015 году стали пылить на 16 дней позже (начало зафиксировано 28 мая, при температуре 14°C и относительной влажности 65%), но за короткий промежуток, 16 дней. В 2016 г. на высоте 1500 м сроки сдвинулись на 10 дней, но пыление зафиксировано при более низкой температуре -8°C и относительной влажности 75%, продолжительность – 14 дней. На высоте 2000 м пыление в 2014 г началось 15 мая, в 2015 г. на той же высоте сроки сдвинулись на 24 дня, в 2016 – на 20 дней по сравнению с 2014 г. Аналогичные сдвиги фенофаз деревьев наблюдаются и в Сылтран, Юсеньги, Адыр-Су 1 и Адыр-Су 2, и при этом без перекрытия фенофаз между сравниваемыми выборками. В ПП Чегет (2400 м) и Терскол (2500 м), наоборот, сроки фенофаз в 2014 году протекали синхронно, начало пыления наблюдали 15 июня, в 2015 начало фенофаз на высоте 2400 м зафиксировано на неделю позже, на высоте 2500 м на 5 дней позднее чем в предыдущем. В 2016 в обеих выборках сроки сдвинулись на 6 дней по сравнению первым годом наблюдений. На высоте 2500 м период «цветения»-пыления сосны пришелся на третью декаду июня, при этом разновременность сроков фенофаз между выборками Терскол (2500 м) – Сылтран (1900 м) составила 21 день, между максимально удаленными выборками Терскол (2500 м) и Баксан (1500 м) – 28 дней. При уменьшении высотного градиента на 100 м, разность в сроках равна 3 дня (например, между выборками Терскол (2500 м) – Чегет (2400 м), при разности альтитуд 50 м (Чегет (2400 м) – Джантуган (2350 м) – 1 день, где изоляция составила лишь 18%. Между популяциями сосны, произрастающей в ущелье р. Адыр-Су (2000 м и 2350 м) наблюдали различия в сроках фенофаз 4 дня на каждые 100 м.

Динамика фенофаз пыления – «цветения» деревьев в разновысотных ценопопуляциях сосны в условиях Баксанского ущелья представлена на рисунках 5.1-5.2., где отображены результаты фенофаз пыления – «цветения» за весь период наблюдений.

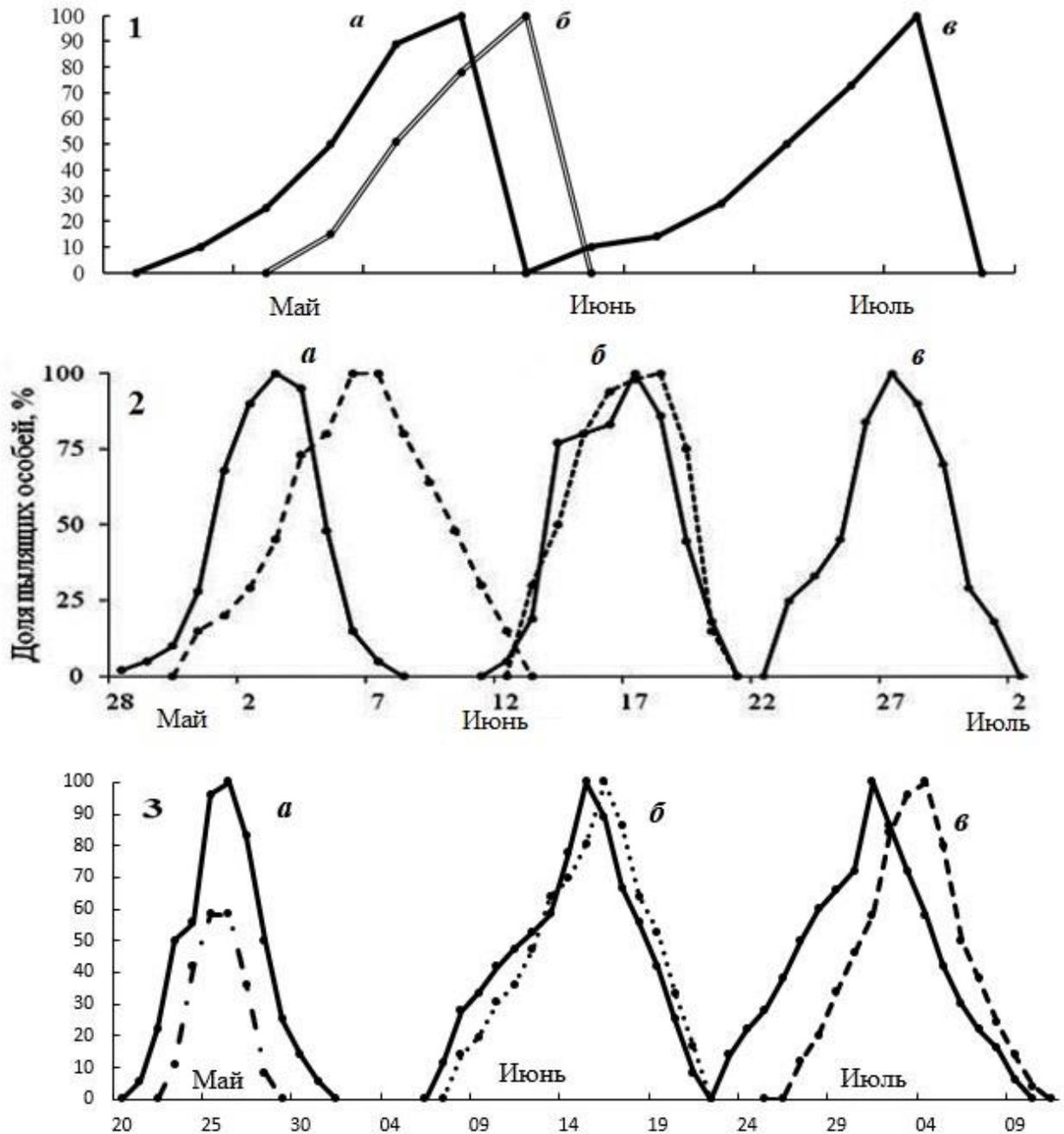


Рисунок 5.1 – Динамика фенофаз пыления – «цветения» разновысотных популяций сосны в Баксанском ущелье: 1 - 2014 г.; 2 – 2015 г.; 3 - 2016 г.; *a* - 1500 м; *б* - 2000 м; *в* - 2350 м; где сплошные линии – пыление сосны, штриховые – «цветение»

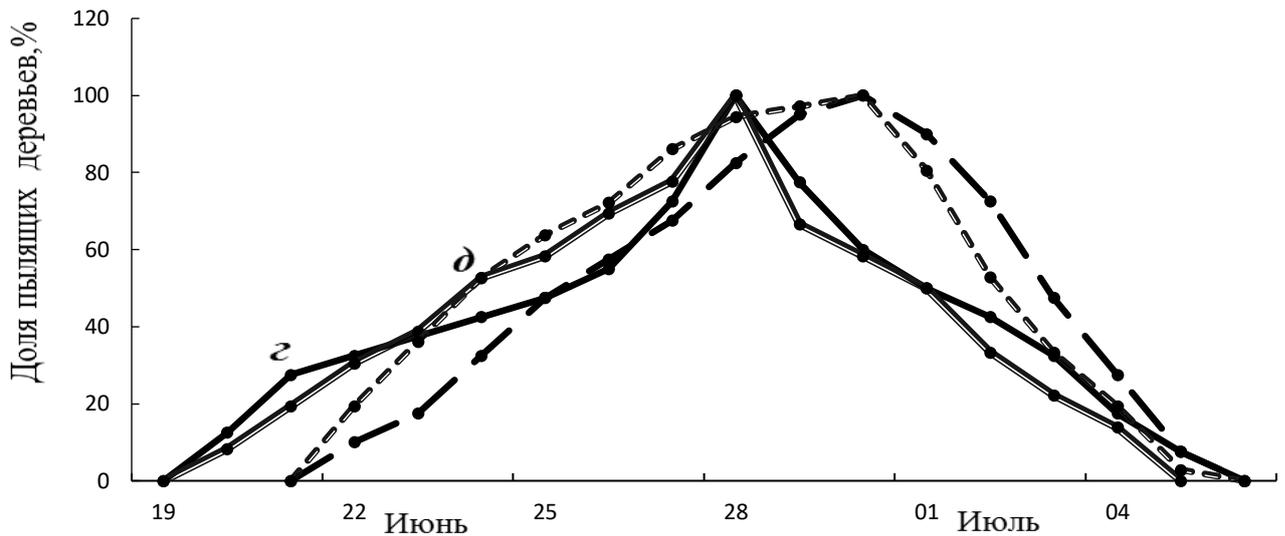


Рисунок 5.2 – Динамика фенофаз пыления – «цветения» разновысотных популяций сосны в Баксанском ущелье в ПП Чегет и Терскол: з-2400 м; д-2500 м; сплошные линии – пыление сосны, штриховые – «цветение»

Наблюдения за гидротермическим режимом в исследуемых выборках в период пыления – «цветения» сосны обыкновенной выявили, что с высотным градиентом уменьшаются температура и относительная влажность воздуха, что вероятно оказывает влияние на прохождение фенофаз деревьев сосны (приложение 1). Об этом свидетельствуют результаты корреляционного анализа температуры и влажности воздуха мест произрастания деревьев с началом фенофаз, а также различия в сроках пыления - «цветения» деревьев сосны в Баксанском ущелье (таблица 5.2).

5.2. Репродуктивная изоляция и факторы ее детерминирующие

За последние три года (рисунок 5.1) фенологических наблюдений разновременность фенофаз между исследуемыми ценопопуляциями сосны носит устойчивый характер. Такая асинхронность фенофаз обусловила полную изоляцию (98-100%) разновысотных ценопопуляций *P. sylvestris*, при разности высот мест их произрастания 350 м над ур. м. и выше (рисунок 5.2, таблица 5.2).

Таблица 5.2 – Уровень корреляции сроков прохождения фенофаз с климатическими параметрами

Разновысотные ценопопуляции	Высота местности (м над ур. м.)	Корреляция фенофаз с климатическими параметрами (r, при p=0.005)	
		температура	влажность
В. Баксан	1500	0,62	-0,51
Юсеньги	1900	0,15	-0,21
Сылтран	1900	0,34	-0,48
Адыр-Су1	2000	0,21	-0,27
Адыр-Су2	2300	0,28	-0,23
Джантуган	2350	0,29	-0,34
Чегет	2400	0,59	-0,46
Терскол	2500	0,48	-0,37

При разности альтитуд 100 м между ПП Чегет и Терскол наблюдается перекрытие фенофаз, где изоляция составила 18 %, при сравнении пар Сылтран – Юсеньги, где разность высот отсутствует, изоляция составила лишь 10%. Большинство пар выборок изолированы друг от друга, в 17 из 28 пар разновысотных ценопопуляций сосны наблюдается полная репродуктивная фенологическая изоляция между ними. Результаты вычислений индексов различных форм изоляции для всех сочетаний пар разновысотных выборок сосны обыкновенной, произрастающей в Баксанском ущелье, представлены в таблице 5.3.

Максимальные значения степени интегральной репродуктивной изоляции (2,64–4,08 балла) наблюдаются в следующих парах выборок: В. Баксан – Чегет, В. Баксан – Джантуган, В. Баксан – Терскол, Сылтран – Джантуган, Сылтран – Чегет, Сылтран – Терскол, Адыр-Су 1 – Джантуган, Юсеньги – Адыр-Су 2, Адыр-Су 1–Терскол. Минимальные показатели индекса I_{int} характерны для таких пар выборок, как Сылтран – Адыр-Су 1 (0,13), Юсеньги – Адыр-Су 1 (0,22), Чегет –

Терскол (0,22), Сылтран – Юсеньги (0,36), Джантуган – Терскол (0,45). Высокие значения интегральной репродуктивной изоляции в этих выборках обусловлены 98-100% фенологической изоляцией между ними, а также естественным механическим барьером – горными хребтами.

Таблица 5.3 – Вероятность интегральной изоляции и факторы репродуктивной изоляции разновысотных ценопопуляций *P. sylvestris* в Баксанском ущелье

Разновысотные ценопопуляции сосны обыкновенной	Степень репродуктивной изоляции и ее факторы				
	D км	Pd	Pm	Ph, %	Iint
1	2	3	4	5	6
В. Баксан (1500) – Сылтран (1900)	2,4	1,1	1,4	70	1,08
В. Баксан (1500) – Юсеньги (1900)	15,7	1,2	1,9	93	2,11
В. Баксан (1500) – Адыр-Су 1 (2000)	3,6	1,1	1,5	80	1,33
В. Баксан (1500) – Адыр-Су 2 (2300)	8,5	1,1	2	100	2,20
В. Баксан (1500) – Джантуган (2350)	12	1,2	3,4	100	4,08
В. Баксан (1500) – Чегет (2400)	22	1,3	2,3	100	2,99
В. Баксан (1500) – Терскол (2500)	21,5	1,3	3	100	3,90
Сылтран (1900) – Юсеньги (1900)	13,7	1,2	1,5	10	0,36
Сылтран (1900) – Адыр-Су 1 (2000)	4,6	1,1	1,2	12	0,13
1	2	3	4	5	6
Сылтран (1900) – Адыр-Су 2 (2300)	9,6	1,1	1,5	100	1,65
Сылтран (1900) – Джантуган (2350)	11	1,2	2,7	98	3,18
Сылтран (1900) – Чегет (2400)	19,8	1,2	2,2	100	2,64
Сылтран (1900) – Терскол (2500)	19,3	1,2	2,6	100	3,12
Юсеньги (1900) – Адыр-Су 1 (2000)	14,6	1,2	1,9	12	0,22

1	2	3	4	5	6
Юсеньги (1900) – Адыр-Су 2 (2300)	16,3	1,2	3,1	100	3,72
Юсеньги (1900) – Джантуган (2350)	8,2	1,1	1,8	100	1,98
Юсеньги (1900) – Чегет (2400)	6,6	1,1	1,5	100	1,65
Юсеньги (1900) – Терскол (2500)	7,3	1,1	1,6	100	1,76
Адыр-Су 1 (2000) – Адыр-Су 2 (2300)	5,1	1,1	1,4	100	1,54
Адыр-Су 1 (2000) – Джантуган (2350)	9,3	1,1	2,4	100	2,64
Адыр-Су 1(2000) – Чегет (2400)	21,1	1,3	1,8	100	2,34
Адыр-Су 1(2000) – Терскол (2500)	21,2	1,3	2,3	100	2,99
Адыр-Су 2(2300) – Джантуган (2350)	8,8	1,1	2,4	45	1,19
Адыр-Су 2 (2300) – Чегет (2400)	22,9	1,3	2,6	41	1,40
Адыр-Су 2 (2300) – Терскол (2500)	23,5	1,3	2,6	46	1,54
Джантуган (2350) – Чегет (2400)	14,5	1,2	1,9	26	0,59
Джантуган (2350) – Терскол (2500)	15,5	1,2	1,4	27	0,45
Чегет (2400) – Терскол (2500)	2,7	1,1	1,1	18	0,22

Примечание: D – абсолютные дистанции между выборками; Pd–индекс дистанционной репродуктивной изоляции; Rm – индекс горно-механической изоляции; Ph–индекс фенологической репродуктивной изоляции; Iint–индекс интегральной фенологической изоляции.

Максимальные значения индекса Pd (1,3), характеризующего отдаленность друг от друга пар ценопопуляций, выявлены в ПП: В. Баксан–Терскол, В. Баксан–Чегет, Адыр-Су 1 – Терскол, Адыр-Су 2 – Терскол, где абсолютные дистанции между ними более 20 км.

Высокая степень горно-механической репродуктивной изоляции Rm (2,4-3,4) наблюдается между парами разновысотных ценопопуляций: В. Баксан –

Терскол, В. Баксан – Джантуган, Юсеньги – Адыр-Су 2, Сылтран – Джантуган, Адыр-Су 2 – Джантуган, обусловленная превышением горных хребтов на 1400-2400 м над местами их произрастания.

Таким образом, в разновысотных ценопопуляциях *P. sylvestris* Баксанского ущелья асинхронность сроков пыления-«цветения» составляет 4 дня на каждые 100 м, и достигает максимальных значений до 3-4 недель при разности альтитуд 500 м и более. На исследуемой территории наблюдается 98-100% фенологическая репродуктивная изоляция выборок сосны при разности высот мест их произрастания 350-400 м над ур. м. и более. Сокращение высотного градиента до 100 м над ур. м. (пробные площади Терскол – 2500 м и Чегет – 2400 м), приводит к нивелированию фенологической изоляции ввиду выравнивания температурных и влажностных режимов атмосферного воздуха. Полученные многолетние фенологические наблюдения в разновысотных ценопопуляциях сосны в условиях Баксанского ущелья согласуются с данными других авторов (Мальшев, 1958; Айрапетян, 1969; Земляной, 1971; Николаева, 1975; Подгорный, 1988, 1995; Петрова, Санников, 1996; Петрова, Онищенко, 2000; Филиппова и др., 2006; Петрова и др., 2012), изучавших фенологическую изоляцию растений в горах. Так, в условиях украинских Карпат на г. Сокол выявлена 90% репродуктивная изоляция сосны и асинхронность фенофаз до 12 дней, при разности высот мест произрастания 430 м (Санников, Петрова, 2003).

Непараметрический корреляционный анализ влияния изучаемых факторов (D, Pm, температура и влажность атмосферного воздуха) на репродуктивную фенологическую изоляцию ценопопуляций *P. sylvestris* показал наличие достоверной положительной связи репродуктивной изоляции и разности высот их местообитаний ($R=0,82$), а также – с температурой воздуха ($R=0,62$).

ГЛАВА 6. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНЕРАТИВНЫХ И ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ СОСНЫ В ВЫСОТНОМ ГРАДИЕНТЕ НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ

6.1. Изменчивость мужской генеративной сферы

Окраска микростробилов. В изученных нами природных ценопопуляциях сосны обыкновенной, произрастающих на Центральном Кавказе, преобладают желтопыльниковые деревья. Краснопыльниковые особи отмечены нами повсеместно, однако процент участия их в насаждениях неодинаков. Так, наибольшее число деревьев с красной окраской микростробилов отмечено нами в самой высокогорной выборке Терскол, на высоте 2500 м над ур. м., наименьшее – в естественных насаждениях сосны в окр. В. Баксан на высоте 1500 м над ур. м. Как видно из рисунка 6.1, с увеличением высоты мест произрастания природных популяций сосны, увеличивается процент участия краснопыльниковых деревьев. Выявлена положительная корреляция доли краснопыльниковых деревьев с градиентом высоты их мест произрастания ($r = 0,73$).

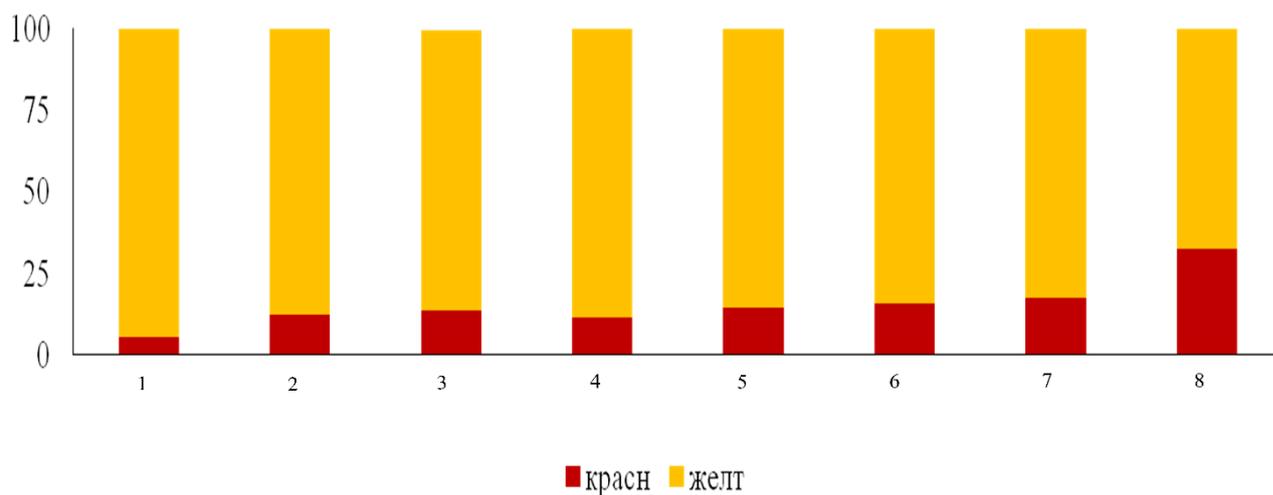


Рисунок 6.1– Доля деревьев желтопыльниковой и краснопыльниковой форм *Pinus sylvestris* в изученных ценопопуляциях: 1 – В. Баксан (1500 м), 2 – Сылтран (1900 м), 3 – Юсеньги (1900 м), 4 – Адыр-Су 1 (2000 м), 5 – Адыр-Су 2 (2300 м), 6 – Джантуган (2350 м), 7 – Чегет (2400 м), 8 – Терскол (2500 м)

Морфометрические признаки пыльцы. При исследовании морфометрических параметров пыльцы сосны обыкновенной (таблица 6.1), выявлена вариация средних значений всех показателей пыльцы и воздушных мешков. Так, у краснопыльничковой формы длина тела пыльцевого зерна варьирует от 68 (Чегет) до 98 мкм (Адыр-Су 1); высота тела пыльцы – от 67 (Сылтран) до 92 мкм (Адыр-Су 1); по средним размерам воздушных мешков также минимальные значения отмечены в выборке Сылтран, максимальные – в выборке Адыр-Су 1. У желтопыльничковой формы сосны изменчивость средних значений длины тела пыльцы варьирует от 84 (В. Баксан) до 102 мкм (Джантуган), высоты тела пыльцы – от 66 (В. Баксан) до 87 мкм (Адыр-Су 1). По изменчивости размеров воздушных мешков самые мелкие обнаружены В. Баксан (68 /52 мкм) и наиболее крупные в выборке Адыр-Су 1 (79 /59 мкм).

Таблица 6.1 – Морфометрические показатели (мм) пыльцевых зерен желтопыльничковой и краснопыльничковой форм *P. sylvestris* в Баксанском ущелье на Центральном Кавказе

Выборка	Окраска	Размеры пыльцы		Размеры воздушного мешка	
		Длина тела (мкм)	Высота тела (мкм)	Длина (мкм)	Высота (мкм)
В. Баксан	красн.	95,82±2,33	82,78±1,77	75,27±2,64	54,09±1,18
	желт.	84,34±1,53	66,98±1,28	68,96±1,66	52,62±1,20
Юсеньги	красн.	82,74±0,77	80,30±0,68	75,65±2,34	47,32±2,30
	желт.	88,34±1,03	72,06±1,30	72,28±1,30	55,29±1,13
Сылтран	красн.	82,91±1,31	67,57±1,70	56,99±1,03	36,61±1,05
	желт.	94,73±1,10	78,58±1,15	75,54±1,20	58,34±1,10
Адыр-Су 1	красн.	98,11±0,24	92,23±0,47	78,60±0,58	59,54±0,45
	желт.	96,44±1,26	87,71±1,27	79,31±1,50	59,78±1,11
Адыр-Су 2	красн.	92,40±1,91	82,37±1,70	73,68±1,70	54,15±1,90
	желт.	98,41±0,70	81,86±0,97	74,47±0,98	56,13±0,90
Джантуган	красн.	90,23±1,37	75,79±1,17	71,47±1,31	53,21±1,80
	желт.	102,35±1,0	85,21±1,50	76,86±1,32	54,65±1,09
Чегет	красн.	68,12±0,65	68,47±1,98	64,03±1,70	44,91±1,26
	желт.	91,43±1,46	78,57±1,07	74,05±1,80	57,43±1,67
Терскол	красн.	89,09±1,77	77,02±2,53	71,71±2,10	54,77±1,60
	желт.	91,37±1,36	79,1±1,70	72,77±1,40	54,82±1,30

С целью изучения влияния высоты мест произрастания как комплекса факторов, исследуемые выборки сосны были сгруппированы в высотные уровни (таблица 6.2.).

Таблица 6.2 – Изменчивость морфологических показателей пыльцы желтопыльниковой и краснопыльниковой форм *P. sylvestris* в высотном градиенте на Центральном Кавказе

Высотный уровень	Размеры тела		Размеры воздушного мешка	
	длина	высота	длина	высота
	X±m	X±m	X± m	X±m
1500-1700	<u>84,34±1,53</u>	<u>66,98±1,28</u>	<u>68,96±1,66</u>	<u>52,62±1,20</u>
	95,82±2,31	82,78±1,77	75,27±2,64	54,09±1,18
	p=0,026	p=0,0009	p=0,094	p=0,385
1710-1900	<u>91,54±0,86</u>	<u>75,43±0,96</u>	<u>73,81±0,91</u>	<u>57,14±0,80</u>
	82,09±5,38	74,08±4,10	65,49±5,27	43,11±4,26
	p=0,419	p=0,88	p=0,093	p=0,006
1910-2100	<u>96,45±1,27</u>	<u>87,71±1,28</u>	<u>79,31±1,53</u>	<u>59,79±1,11</u>
	97,87±0,48	91,77±0,94	79,20±1,18	60,01±0,91
	p=0,6143	p=0,165	p=0,528	p=0,949
2110-2300	<u>100,15±0,65</u>	<u>83,34±0,88</u>	<u>75,52±0,81</u>	<u>55,49±0,70</u>
	91,54±1,72	79,74±3,34	72,80±2,36	53,78±1,99
	p=0,0005	p=0,397	p=0,379	p=0,292
2310-2500	<u>91,79±1,21</u>	<u>78,92±1,21</u>	<u>73,22±1,12</u>	<u>55,73±1,04</u>
	86,51±2,49	76,17±2,31	71,19±1,88	53,61±2,40
	p=0,094	p=0,089	p=0,187	p=0,131

Примечание: над чертой – данные по желтопыльниковой, под чертой – по краснопыльниковой форме сосны, жирным шрифтом выделены достоверные уровни значимости между ними.

Сравнительный анализ изменчивости морфометрических параметров пыльцы краснопыльниковой и желтопыльниковой форм *P. sylvestris* в высотном градиенте выявил существенные отличия по длине тела пыльцевого зерна между высотами 1500 и 2300 м над ур. м (таблица 6.2). Достоверно значимые различия (при $p=0,005$) между двумя формами сосны также выявлены по высоте тела пыльцы на первом высотном уровне, у желтопыльниковой формы обнаружены меньшие размеры. Различия по высоте воздушного мешка пыльцевого зерна отмечаются на втором высотном уровне, где наоборот, желтопыльниковая форма отличается более крупными размерами.

Непараметрический дисперсионный анализ морфологических параметров пыльцы желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной

показал наличие влияния высоты над уровнем моря, как совокупного комплекса факторов среды, на их изменчивость (таблицы 6.2-6.5).

Таблица 6.3 – Одновариантный дисперсионный анализ для морфологических параметров пыльцы желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны (Test Tukey) в градиенте высоты над уровнем моря

Параметр пыльцевого зерна	желтопыльниковая			краснопыльниковая		
	df	F	p	df	F	p
Длина тела	4	32,41	0,00000	32	3,344163	0,021391
Высота тела	4	23,23	0,00000	32	2,285089	0,081767
Длина мешка	4	4,56	0,00146	32	1,704275	0,173360
Высота мешка	4	3,06	0,01753	32	2,866027	0,038904

Примечание: **df**-число степеней свободы, **F** - критерий Фишера, **p** - уровень значимости.

Все изучаемые параметры пыльцевого зерна желтопыльниковой формы сосны переменны в градиенте высоты над уровнем моря, однако, тенденция изменчивости параметров имеет два направления (табл. 6.2). Первое – длина тела увеличивается с первого по четвертый высотный уровень, причем существенно, на пятом высотном уровне обнаружено уменьшение этого параметра, также достоверно. Второй – высота тела, длина мешка, высота мешка увеличиваются с первого до третьего включительно, затем на уровнях четвертом и пятом параметры снижаются (стабилизируются), однако не во всех случаях достоверно (Темботова, Моллаева, Пшегусов, 2017).

Морфометрические показатели краснопыльниковой формы сосны мало подвержены влиянию высоты мест произрастания, слабое, но достоверное, влияние выявлено лишь по длине тела (таблицы 6.2- 6.5).

Таблица 6.4 – Tukey-тест попарный уровень значимости для длины (верхняя правая часть таблицы) и высоты (нижняя левая часть таблицы) тела пыльцевого зерна желтопыльниковой сосны в градиенте высоты над уровнем моря

Высотный уровень	1 M=84,34	2 M=91,54	3 M=96,45	4 M=100,15	5 M=91,79
1		0,001418	0,000019	0,000017	0,003468
2	0,002720		0,053167	0,000017	0,999843
3	0,000017	0,000018		0,188267	0,141857
4	0,000017	0,000017	0,223941		0,000017
5	0,000049	0,340362	0,003603	0,073734	
	M=66,98	M=75,43	M=87,71	M=83,34	M=78,92

Примечание: Высотные уровни: 1. 1500-1700м; 2. 1710-1900м; 3. 1910-2100м; 4. 2110-2300м; 5. 2310-2500м; в верхней строке приводятся средние (мм) по длине тела (M), нижней (M) – высоте тела, жирным шрифтом выделены значимые различия.

Таблица 6.5 – Tukey-тест попарный уровень значимости для длины (верхний правая часть таблицы) и высоты (нижняя левая часть таблицы) тела пыльцевого зерна краснопыльниковой формы в градиенте высоты над уровнем моря

Высотный уровень	1 M=95,82	2 M=82,09	3 M=97,87	4 M=91,54	5 M=86,51
1		0,044642	0,997651	0,809777	0,118186
2	0,417158		0,151717	0,220484	0,829084
3	0,680310	0,117440		0,841872	0,350940
4	0,948421	0,740063	0,374363		0,571588
5	0,469301	0,989705	0,135457	0,852450	
	M=82,78	M=74,07	M=91,76	M=79,74	M=76,16

Примечание: обозначения те же, что и в таблице 6.4.

Выявлена очень слабая корреляция изменчивости изучаемых параметров пыльцы с высотным градиентом ($r=0,27$).

Доля участия краснопыльниковой формы в разновысотных популяциях сосны в Баксанском ущелье увеличивается с высотным градиентом от 5 до 33%, полученные результаты не согласуются с данными для горных популяций сосны Урала и Крыма, где такой закономерности не выявлено (Подгорный, 1990; Филиппова и др., 2006). Однако, процент участия краснопыльниковых деревьев, по данным ряда авторов, возрастает в широтном градиенте (при продвижении с юга на север до 100%), что обусловлено континентальностью и суровостью

климата и морозостойкостью пыльцевых зерен краснопыльниковой формы (Некрасова, 1959; Козубов, 1962; Ирошников, 1978; Черепнин, 1980; Сурсо, 2009).

Сравнительный анализ количественных показателей пыльцевого зерна двух морфотипов сосны на исследуемой территории, показал достоверно значимые различия лишь в выборках с первого по четвертый высотные уровни, т.к. на первом уровне пыльца желтопыльниковой формы имеет самые мелкие размеры, краснопыльниковая, напротив – крупные. Полученные данные расходятся с данными литературы, незначительные различия (недостоверные) по размерам пыльцы сосны отмечаются и в природных популяциях в Хакасии, где зерна краснопыльниковой формы больше желтопыльниковой (Пименов и др., 2011; 2014). Однако, для болотных и суходольных популяций сосны в Западной Сибири между упомянутыми формами окраски, достоверных различий по размерам пыльцы не выявлено (Некрасова, 1983; Седельникова и др., 2004). Наличие антоцианов в микростробилах, вероятно связано со скоростью микроспорогенеза, но не оказывает заметного влияния на размеры формирующейся пыльцы.

При сравнении с данными других авторов, морфометрические показатели пыльцы разновысотных популяций сосны в Баксанском ущелье, превышают размеры пыльцы сосны в Западной Сибири (Пименов и др., 2011; 2014; Седельникова и др., 2017).

Аномалии и качество пыльцы. На начальном этапе исследований морфологии пыльцы определяли спектр аномалий (морфотипы) и частоту встречаемости различных морфотипов пыльцы сосны. Цитологический анализ пыльцы сосны обыкновенной на исследуемой территории, выявил следующий спектр морфологических изменений пыльцевых зерен (рисунок 6.2). Обнаружены клетки, отличающиеся аномальным количеством воздушных мешков (три воздушных мешка), с одним мешком, с разномерными мешками (один воздушный мешок в два раза больше второго); пыльцевые зерна с редуцированным телом, недоразвитыми воздушными мешками («воротничковая» форма), «гигантские» пыльцевые зерна (Моллаева, 2017; Моллаева, Темботова, 2022).

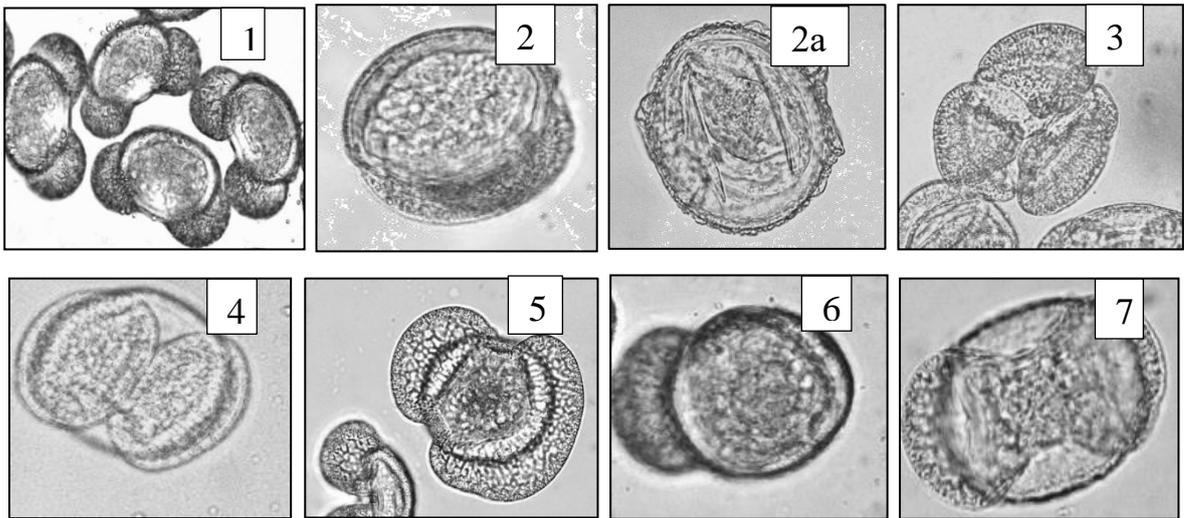


Рисунок 6.2 – Пыльцевые зерна (1) *P. sylvestris* и типы их аномалий, выявленные на Центральном Кавказе: 2 и 2а – «воротничковая»; 3 – клетка с 3 воздушными мешками; 4 – клетка с редукцией тела; 5 – клетка с разномерными воздушными мешками; 6 – клетка с одним воздушным мешком; 7 – клетка с «гигантским» телом

В процентном соотношении от общего числа изученных пыльцевых зерен, частота встречаемости аномальной пыльцы в разновысотных ценопопуляциях сосны ЦК, сравнительно невысокая, колеблется в пределах 7-10 до 17%. Высокая частота встречаемости аномальных пыльцевых зерен наблюдается в окр. п. Эльбрус (17%), минимальная, почти в три раза меньше в Адыр-Су 1 (7%). Среди выявленных аномалий пыльцы сосны на исследуемой территории преобладает «редукция тела» (таблица 6.6), встречаемость которой в большинстве выборок составляет 50% от общего числа аномальных клеток, за исключением выборки Джантуган (15%). На втором месте по встречаемости среди остальных морфотипов пыльцы – «воротничковая форма» или редукция воздушных мешков, варьирует в пределах от 10 (Терскол, 2500 м) до 53% (Джантуган, 2350 м). Аномальные пыльцевые зерна с одним воздушным мешком отмечаются так же во всех выборках, но процент их участия ниже и составляют около 30% от общего числа аномальных клеток.

Интересен тот факт, что «гигантские» пыльцевые зерна выявлены нами только в высокогорных выборках Адыр-Су 1, Джантуган, Чегет и Терскол, процент встречаемости их так же невелик, однако наблюдается рост числа этих

клеток с поднятием в горы. Редкая аномалия пыльцы, характеризующаяся тремя воздушными мешками, обнаружены только в двух выборках – Джантуган (2%) и В. Баксан (4%). Наиболее редко встречающейся аномалией пыльцевых зерен на исследуемой территории, является разноразмерность воздушных мешков, отмечается только в Адыр-Су 1 и составляет лишь 1,28%.

Таблица 6.6 – Частота встречаемости различных типов аномалий пыльцы *P. sylvestris* на Центральном Кавказе

Типы аномалий	Разновысотные выборки, %							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Редуцированное тело	48,69	33,6	39,3	41,82	25,0	14,74	39,35	52,08
«Воротничковая форма»	18,25	36,09	29,3	26,92	41,6	53,84	27,02	10,41
3 воздушных мешка	3,45	0	0	0	0	1,8	0	0
1 воздушный мешок.	29,6	30,29	31,4	31,25	30,0	25,0	28,76	22,91
Разноразмерные воздушные мешки	0	0	0	0	1,28	0	0	0
«Гигантское тело»	0	0	0	0	2,08	5,12	6,84	14,69

Примечание: 1 – В. Баксан, 2 – Эльбрус, 3 – Юсеньги, 4 – Сылтран, 5 – Адыр-Су-1, 6 – Джантуган, 7 – Чегет, 8 – Терскол.

Различия процентного соотношения аномалий пыльцы между исследуемыми выборками достоверные и близкие к достоверным (при $p=0,05$).

В целях изучения связи высоты места произрастания деревьев, как комплекса факторов среды, с качеством и аномальной изменчивостью пыльцы, проведен корреляционный анализ. В результате исследований нами выявлена тесная связь с высотным градиентом таких аномалий как «гигантское тело» ($r = 0,76$ при $p=0,005$) и пыльцы с одним воздушным мешком ($r = 0,72$ при $p=0,005$). Частота встречаемости морфотипов пыльцы с тремя воздушными мешками с увеличением высоты мест произрастания, наоборот снижается ($r = -0,65$ при $p=0,005$) Такие аномалии пыльцы как «редуцированное тело» ($r = -0,16$ при $p=0,005$), «воротничковая форма» ($r = 0,04$ при $p=0,005$) и разно-размерность

воздушных мешков пыльцевого зерна ($r = 0,22$ при $p=0,005$) слабо или коррелируют с высотой.

На втором этапе исследования определяли качество пыльцы по содержанию крахмала в ней. Гистохимический анализ пыльцевых зерен сосны обыкновенной, с помощью которого определяли их фертильность, показал следующие результаты (рисунок 6.3). Как видно из рисунка, в большинстве исследуемых разновысотных выборок *P. sylvestris* превалирует встречаемость фертильных (полностью окрашенная) пыльцевых зерен. Наибольшее количество фертильной пыльцы отмечается в выборке Адыр-Су (31%), минимальное – в выборках, расположенных на высоте 1800 м (Юсеньги и Эльбрус) 13%. Так же отдельно вели подсчёт пыльцы, заполненной крахмалом от 1/3 до 2/3 объема клетки (слабо окрашенные), считая их условно фертильными. По процентному соотношению слабоокрашенных пыльцевых зёрен лидирует выборка Верхний Баксан, где отмечалось небольшое количество фертильных. Почти во всех выборках доленое участие условно фертильных зерен составляет 20% и более, за исключением выборки Эльбрус, где значение достигает 15%. В исследованных нами природных популяциях *P. sylvestris* выявлено потенциально высокое качество пыльцы: во всех выборках доля фертильной пыльцы и пыльцы, содержащих крахмал до 2/3 объема клетки составляет 30%, т.е. около 60% изученных пыльцевых зерен можно считать жизнеспособными.

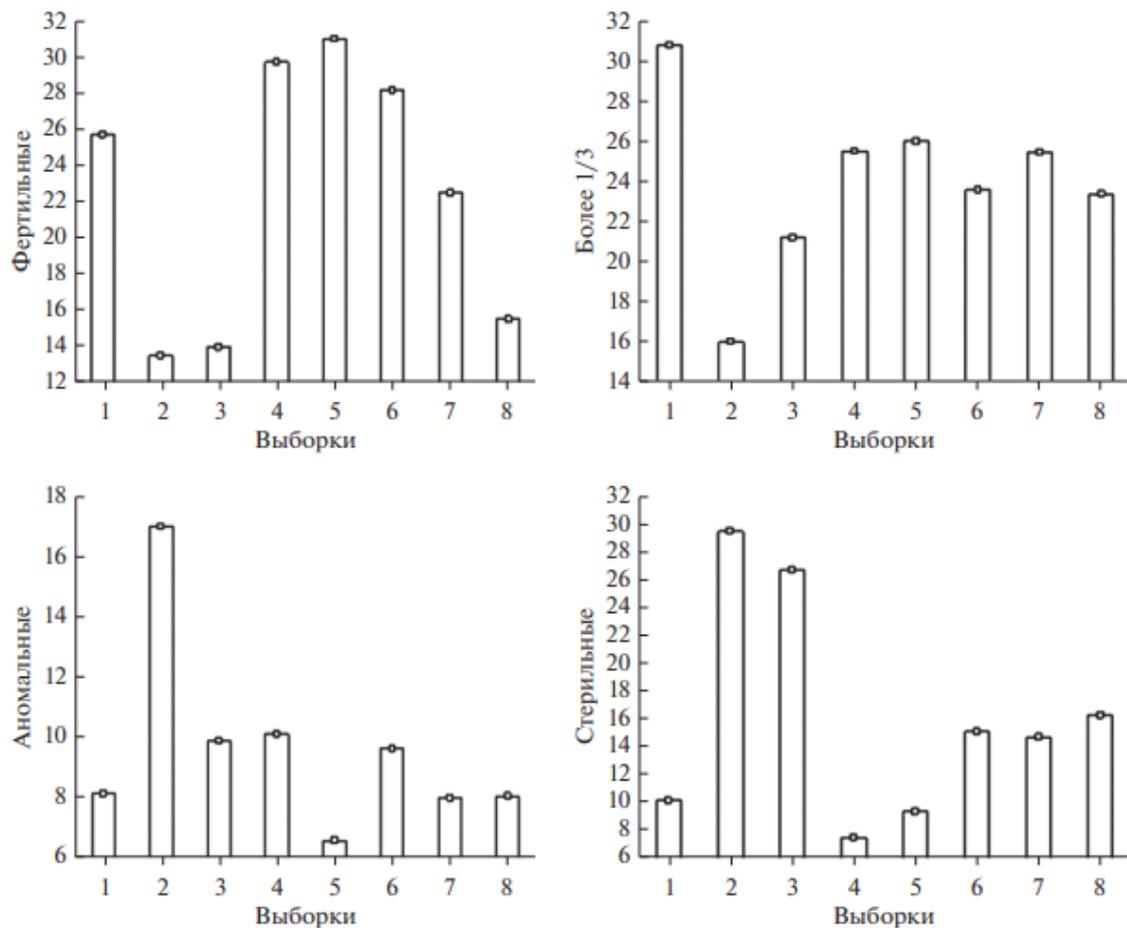


Рисунок 6.3 – Качественные характеристики пыльцевых зерен сосны обыкновенной на исследуемой территории: 1 – В. Баксан; 2 – Эльбрус; 3 – Юсеньги, 4 – Сылтран, 5 – Адыр-Су, 6 – Джантуган, 7 – Чегет, 8 – Терскол

По числу стерильных («пустых») клеток лидирующие позиции занимают выборки Эльбрус и Юсеньги, где 1/3 зерен являются пустыми по окраске от общего числа изученных клеток. минимальное количество стерильных зерен встречается в выборках Сылтран (7%) и Адыр-Су 9%, тогда как в остальных выборках (В. Баксан, Джантуган, Чегет, Терскол) их число составляет 10-15%.

Высокая частота встречаемости аномальных пыльцевых зерен наблюдается в окр. с. Эльбрус (17%), что в два раза больше, чем у большинства сравниваемых выборок и почти в три раза меньше чем в Адыр-Су (7%). Достоверно значимые различия (при $p=0,05$) по процентному соотношению фертильных зерен выявлены в выборках Эльбрус, Юсеньги и Терскол при сравнении с другими выборками, по наличию слабо окрашенных клеток – от всех и друг от друга В. Баксан и Эльбрус

и Юсенги, по числу стерильных от всех отличаются Эльбрус и Юсенги, по числу аномальных клеток отличны выборки Эльбрус и Адыр-Су. Однако несмотря на наблюдаемые различия между разновысотными ценопопуляциями сосны обыкновенной, содержание крахмала с высотой местности не коррелирует ($r = 0,11$ при $p=0,005$). Слабая корреляция выявлена по числу аномальных клеток ($r = 0,20$ при $p=0,005$).

Таким образом, в естественных насаждениях сосны обыкновенной Центрального Кавказа нами выявлено 6 морфотипов пыльцевых зерен, что в 2 раза больше, чем известно по литературным данным литературы. Так, Н.А. Калашник (2009) для ценопопуляций сосны обыкновенной, лиственницы Сукачева, ели сибирской, пихты сибирской, произрастающих в условиях гор Южного Урала, выделяет три типа аномалий пыльцы: зерна с 4-мя воздушными мешками, с одним воздушным мешком, и без воздушных мешков.

Отмеченные нами аномалии пыльцевых зерен для *P. sylvestris* в условиях Баксанского ущелья, выявлены ранее рядом ученых (Тихонова, 2005; Пименов и др., 2011; Калашник, 2012; Тупицын и др., 2012; Василевская, Петрова, 2014; Велисевич, 2017; Махнева, 2017) для сосны, произрастающей в неблагоприятных условиях произрастания (атмосферного загрязнения, заболачивания территории, в условиях сухой степи и т. д).

Между частотой встречаемости аномалий пыльцы *P. sylvestris* и высотным градиентом мест произрастания в условиях Центрального Кавказа наблюдается положительная связь (достоверная, на принятом уровне значимости). Это позволяет предположить, что условия среднегорий и высокогорий исследуемой территории являются экстремальными для сосны обыкновенной.

Воздушные мешки пыльцевых зерен анемохорных видов хвойных, в частности сосны, выполняют важную аэродинамическую функцию – перенос пыльцы на большие расстояния (Мамаев, 1965; Некрасова, 1983), чем, вероятно, можно объяснить наблюдаемое в выборках Джантуган и В. Баксан увеличение числа воздушных мешков пыльцы, что способствует улучшению ее летательной

способности (“парусности”), как адаптивной реакции *P. sylvestris* на условия произрастания.

Присутствие в высокогорных ценопопуляциях (Адыр-Су, Джантуган, Чегет и Терскол) “гигантского тела” пыльцевого зерна, вероятно, обусловлено адаптацией сосны к экстремальным условиям и необходимостью увеличения объема питательных веществ клетки. Подобного рода аномалию пыльцы наблюдали у сосны обыкновенной в условиях загрязнения г. Мончегорска (Василевская, Петрова, 2014) и г. Красноярска (Носкова, Третьякова, Муратова, 2004), а также у сосны кедровой в аридных условиях Алтая (Велисевич, 2017).

Результаты гистохимического анализа в изученных ценопопуляциях *P. sylvestris*, произрастающей в условиях Баксанского ущелья, показали высокую фертильность пыльцы для горных популяций, что не согласуется с данными литературы. Так, например, для горных популяций некоторых видов древесных растений, в частности хвойных, наблюдается снижение жизнеспособности их пыльцы по сравнению с равнинными популяциями (Земляной, 1971; Николаева, 1974; Калашник, 2009; Куликова, 2015; Велисевич, 2017), чего нельзя сказать о фертильности пыльцы сосны в условиях гор ЦК. Корреляции фертильности пыльцевых зерен *P. sylvestris* с высотой местности на исследуемой территории не обнаружено ($r = 0,11$ при $p=0,05$).

6.2. Изменчивость женской генеративной сферы

Форма шишек и семенных чешуй (апофизов). При оценке формы шишек нами использована классификация форм шишек по С.А. Мамаеву (1973), согласно которой на Центральном Кавказе можно выделить следующие вариации: 1 – узкокonusовидные ($Шз/Дш = 0,45$ и менее), 2 – конусовидные ($Шз/Дш = 0,45-0,54$), 3 – ширококонусовидные ($Шз/Дш = 0,55$ и более) (рисунок 6.4).

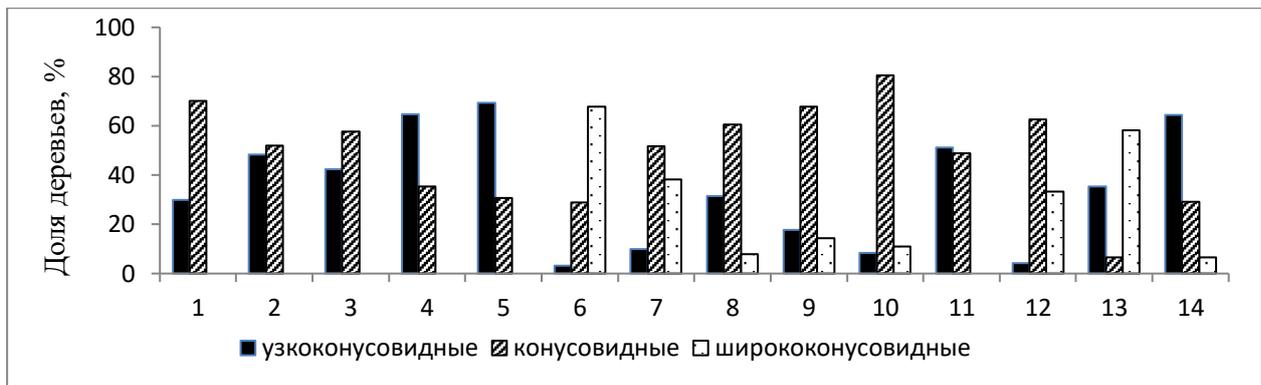


Рисунок 6.4 – Встречаемость различных форм шишек в разновысотных ценопопуляциях сосны обыкновенной на Центральном Кавказе: 1 – Хабаз; 2 – Баксан; 3 – Эльбрус, 4 – Юсеньги, 5 – Сылтран, 6 – Харбас, 7 – Адыр-Су 1, 8 – Черек, 9 – Чегем, 10 – Джантуган, 11 – Адыр-Су 2, 12 – Кыртык, 13 – Чегет, 14 – Терскол

Частота встречаемости узкоконусовидной формы шишек сосны на Центральном Кавказе варьирует от 3 (Харбас) до 69,4% (Сылтран), конусовидной формы – от 6,45 (Чегет) до 70% (Хабаз), широкие шишки от 6,45 (Терскол) до 67% (Харбас).

В процентном соотношении наиболее часто встречающаяся форма шишки на Центральном Кавказе – конусовидная, отмечается во всех ущельях: в Баксанском ущелье составляет в среднем 45% от числа изученных деревьев, в Малкинском – 50%, Черекском – 60%, Чегемском – 68% соответственно (таблица 6.7). На втором месте по частоте встречаемости на исследуемой территории – узкоконусовидная, отмечается у 39% деревьев в ущелье р. Баксан, 31% – Черек и 18% – Чегем, 17% – в ущелье р. Малка. Наиболее редкая форма на ЦК – ширококонусовидная, однако по ущельям соотношение различно: в Малкинском ущелье составляет 33%, в Баксанском и Чегемском ущельях – 14%, в Черекском – лишь 8%. Следует отметить, что ширококонусовидные шишки встречаются в условиях высокогорий, в Малкинском ущелье – на высоте 1800 м, в Баксанском – с 2000 м над ур. моря и постепенно увеличиваются с высотой, за исключением выборки Адыр-Су 2.

Таблица 6.7 – Частота встречаемости (%) форм шишек *P. sylvestris* в ущельях Центрального Кавказа

Форма шишки Ущелье	узкокonusовидная	конусовидная	ширококonusовидная
Баксанское	39,8	45,5	14,3
Малкинское	16,6	49,5	33,9
Черекское	31,6	60,6	7,8
Чегемское	17,8	67,9	14,3

Выявлена слабая положительная корреляция частоты встречаемости ширококонусовидных ($r=0,23$) форм шишки с градиентом высоты местности, связи конусовидных ($r=-0,17$) и узкокonusовидных ($r=-0,14$) практически нет. Увеличение широких шишек с высотой местности отмечалось Т.В. Филипповой на Урале (2006).

Форма апофиза семенных чешуй является наиболее стабильным качественным признаком. При оценке формы апофиза шишек использована классификация Л.Ф. Правдина (1964), в соответствии с которой в границах ареала *P. sylvestris* разделяют три основополагающие группы **a** – апофиз гладкий *f. plana*, **б** – *f. gibba*, апофизы в виде пирамидки вытянуты по всей шишке, **в** – *f. reflexa*, апофизы загнуты к основанию шишки в виде крючка, равномерно по всей шишке. Следует отметить, что в природных популяциях сосны очень редко можно встретить шишку с одинаковым строением поверхностей семенных чешуй: обычно в одной и той же шишке, на освещенной ее стороне чешуи имеют одну форму апофизов, на теневой – другую. В виду этого, Л.Ф. Правдин делит эти группы также на подгруппы **б₁** – апофизы в виде пирамидок только с освещенной области шишки, на теневой стороне шишки они гладкие; **б₂** – апофизы в виде пирамидок в верхней части шишки, в нижней части они гладкие с обеих сторон, или почти гладкие; **в₁** – апофизы загнуты к основанию шишки только с освещенной стороны, с теневой стороны они в виде пирамидок; **в₂** – на освещенной стороне шишки в верхней ее части, апофизы в виде пирамидок, в нижней части – загнуты в виде крючка к основанию, на теневой стороне апофизы гладкие; **в₃** – как **в₂**, но апофизы в виде крючка, загнутого не к основанию шишки, а кверху.

Из перечисленных типов, описанных Л.Ф. Правдиным (1964), на исследуемой территории можно отметить следующие формы апофиза шишек сосны обыкновенной – *f. gibba* и *f. reflexa* и их подгруппы ($\mathbf{б}_1$ и $\mathbf{б}_2$, $\mathbf{в}_1$ и $\mathbf{в}_2$). (таблица 6.8). Наиболее распространенным типом апофиза является *f. reflexa*, крючковидный тип, отмечается во всех выборках, доля которого составляет в среднем 62,7%. Следующей по частоте встречаемости в выборках идет форма $\mathbf{в}_1$, встречается во всех выборках, за исключением Хабаз, Харбас и Джантуган, со средним значением 13%. Интересен тот факт, что *f. gibba* – апофизы в виде пирамидок, встречаются только в четырех выборках (Хабаз, Эльбрус, Сылтран, Адыр-Су 2) из 14 и составляют в общем 7,14%. Все остальные формы присутствуют в незначительном количестве; $\mathbf{б}_2$ – 8%; $\mathbf{б}_1$ и $\mathbf{в}_2$ – наиболее редкие формы составили в общем по 4,2%. Так, крючковатая форма ($\mathbf{в}$) в выборках варьирует от 34 (Чегет) до 100% (Джантуган), пирамидальная форма ($\mathbf{б}$) апофиза от 15 (Сылтран) до 33% (Эльбрус). Подгруппы крючковатой формы $\mathbf{в}_1$ встречаются от 6,6 (Терскол) до 21% (Адыр-Су 1) и $\mathbf{в}_2$ от 3,27 (Адыр-Су 1), до 18% (Сылтран) соответственно. Подгруппы пирамидальной формы $\mathbf{б}_1$ по встречаемости в выборке колеблются от 1,63 (Адыр-Су 1) до 10% (Хабаз и Харбас), $\mathbf{б}_2$ – от 4 (Эльбрус) до 37% (Терскол). По частоте встречаемости различных типов семенных чешуй достоверно на принятом уровне значимости от всех исследуемых выборок по форме апофиза $\mathbf{б}_2$ отличается Терскол, и по форме $\mathbf{б}_1$ отличается Верхний Баксан. Самым богатым разнообразием форм апофизов в одной выборке характеризуется выборка Чегет (5 форм из 6), самым низким – выборка Джантуган (1 форма из 6). У остальных выборок зарегистрировано 3-4 формы из 6 апофизов, выделенных на исследуемой территории.

Таблица 6.8 – Встречаемость (%) различных по форме апофиза шишек в разновысотных выборках сосны обыкновенной на Центральном Кавказе

Выборка	Формы апофиза шишек сосны					
	$\mathbf{б}$	$\mathbf{б}_1$	$\mathbf{б}_2$	$\mathbf{в}$	$\mathbf{в}_1$	$\mathbf{в}_2$
1	2	3	4	5	6	7
Баксанское ущелье						
Баксан	0	24,0	0	56,0	20,0	0
Эльбрус	33,3	0	4,1	50,0	12,5	0

Окончание таблицы 6.8.						
1	2	3	4	5	6	7
Юсеньги	0	0	0	68,8	18,8	12,5
Сылтран	18,2	0	0	45,5	18,2	18,2
Адыр-Су1	0	1,6	0	73,8	21,3	3,3
Адыр-Су2	15,0	0	5	62,5	17,5	0
Джантуган	0	0	0	100	0	0
Кыртык			0	50,0	40,0	10
Чегет	0	5,2	18,4	55,4	7,9	12,9
Терскол	0	0	36,6	56,6	6,7	0
Средние по ущелью	7,38	3,4	6,41	61,86	16,29	5,69
Малкинское ущелье						
Хабаз	19,3	9,7	0	71,0	0	0
Харбас	0	9,7	19,4	71,0	0	0
Черекское ущелье						
Черек	0	0	21,2	69,69	9,1	0
Чегемское ущелье						
Чегем	0	0	13,8	69,0	10,3	6,9
Средние для всех выборок	7,1	4,2	8,5	64,1	13,5	4,6

Анализ частоты встречаемости типов апофиза по ущельям рек Центрального Кавказа, показал следующую картину. Наиболее распространенным типом апофиза является *f. reflexa* (**в**) крючковидный тип, встречающийся во всех выборках. Доля данного типа апофиза в выборках Баксанского ущелья составила в среднем 61,8%, в Черекском и Чегемском – 69%, а в выборках Малкинского ущелья процент еще выше – 71,0%. Следующей по частоте встречаемости в выборках является форма v_1 , зарегистрированная во всех выборках Баксанского ущелья, за исключением Джантугана, и составляет в среднем 16%. В выборках Черекского и Чегемского ущелий частота встречаемости формы апофиза v_1 ниже 9 и 10%. Следует отметить, что в Малкинском ущелье (в обеих выборках) данный тип апофиза отсутствует, тогда как в Баксанском ущелье на тех же высотах форма v_1 отмечена в пределах 12,5-20,0%. Апофизы v_2 встречаются только в Баксанском (5,6%) и Чегемском ущельях (6,9%).

Апофизы в виде пирамидок, *f. gibba* (**б**) встречаются только в четырех выборках (Эльбрус, Сылтран, Адыр-Су 2, Хабаз) из 14 и составляют в этих выборках в среднем 7%. Форма b_1 присутствует в выборках Баксанского ущелья в незначительном количестве, в среднем по ущелью – 3,4%, в Малкинском – 9,7%, в

Черекском и Чегемском ущельях эта форма апофиза и вовсе отсутствует. Форма b_2 в среднем по ЦК составляет 8,5%, в Баксанском ущелье отмечается в 4 выборках из 10, максимальное значение которой зафиксировано в самой высокогорной выборке Терскол. В Малкинском, Черекском и Чегемском ущелье данный тип апофиза занимает вторую позицию по частоте встречаемости, и достигая 19, 21, 14% соответственно.

Наблюдается тренд уменьшения частоты встречаемости типов апофиза $f. gibba$ (b) и b_1 ($r=-0,24$, и $r=-0,58$) и увеличения доли присутствия формы b_2 ($r=0,48$), а также типа $f. reflexa$ (b) ($r=0,25$) с увеличением высоты над уровнем моря.

Количественные признаки шишек. Результаты измерений длины и ширины шишек, индексы формы шишек апофизов представлены в таблице 6.9. Длина шишки в исследуемых высокогорных популяциях сосны варьирует от 45 мм (Эльбрус) до 55 мм (Адыр-Су 2). Коэффициент вариации данного признака изменчив в пределах от 11 (Кыртык) до 17% (Чегем), что, согласно градации С.А. Мамаева (1973), соответствует низкому и среднему уровню индивидуальной изменчивости. Диаметр закрытой шишки варьирует в пределах от 20,47 (Эльбрус) до 28 мм (Харбас, Кыртык), диаметр раскрытой шишки – от 29 (В. Баксан, Юсеньги, Чегем) до 48 мм (Терскол). Следует отметить, что диаметр раскрытой шишки в выборках Терскол, Чегет, Черек, Харбас и Хабаз в 2 раза превышают диаметр закрытой, что способствует свободному выходу семян из шишки. Уровень изменчивости диаметра шишек варьирует от низкого (7%, Черек) до среднего (15%, Харбас), диаметр раскрытой шишки более вариативен, меняется от низкого (9%, Джантуган) до повышенного уровня (21%, Чегем). По числу чешуй в шишке лидируют выборки Адыр-Су 2 и Джантуган, где показатель достигает максимума – 70 шт. Меньше всего семенных чешуй в шишках содержится в выборках Харбас – 44 шт. и Кыртык – 54 шт. Коэффициент вариации данного признака изменчив в пределах от 9,6 (Адыр-Су 2) до 17 - 20% (Кыртык, Хабаз и Харбас). Индексы формы шишки (ИФШ) и формы апофиза.

Таблица 6.9 – Морфометрические параметры шишек *Pinus sylvestris* на Центральном Кавказе

Выборки	Длина шишки		Ширина закрытой шишки		Ширина раскрытой шишки		Число семенных чешуй		Индекс формы шишки		Индекс формы апофиза шишки	
	X ± m	Cv %	X ± m	Cv %	X ± m	Cv %	X ± m	Cv %	X ± m	Cv %	X ± m	Cv %
Баксанское ущелье												
В. Баксан	51,9 ±1,47	14,2	22,7 ±0,40	9,0	28,9 ±1,25	21,6	63,6 ±1,43	11,3	0,44 ±0,08	9,7	0,33±0,01	15,6
Эльбрус	45,1±1,04	11,6	20,5±0,43	10,6	30,2±0,77	12,8	63,1±1,47	11,7	0,45±0,01	13,3	0,34±0,01	28,6
Юсеньги	47,2±1,89	16,1	25,2±0,50	9,4	28,9±1,17	16,3	56,7±1,9	14,1	0,54±0,01	11,8	0,39±0,01	15,3
Сылтран	53,3±1,20	14,0	22,3±0,37	9,9	32,5±0,59	10,9	68,2±1,42	12,4	0,42±0,01	10,5	0,33±0,01	15,2
Адыр-Су1	50,6±1,23	13,6	26,7±0,51	10,8	33,4±0,7	13,3	61,0±1,39	12,8	0,53±0,01	10,0	0,54±0,01	15,7
Адыр-Су2	55,0±1,2	11,8	24,3±0,35	9,3	33,8±0,8	16,1	70,8±1,08	9,7	0,44±0,01	6,5	0,38±0,01	28,5
Джантуган	50,0±1,22	14,5	24,7±0,5	12,4	33,7±0,7	8,7	69,8±1,2	11,0	0,46±0,01	8,6	0,34±0,01	14,5
Кыртык	52,6±0,87	11,4	27,7±0,43	10,8	30,6±0,52	11,7	54,2±1,34	17,0	0,53±0,01	9,9	0,41±0,01	25,2
Чегет	49,9±0,07	11,8	22,9±0,36	8,7	43,9±1,01	13,5	57,4±1,31	12,6	0,46±0,01	10,8	0,40±0,01	11,2
Терскол	53,3±1,37	14,2	23,1±0,44	10,6	47,5±1,01	11,7	60,6±1,81	16,4	0,43±0,01	13,2	0,40±0,01	15,5
Малкинское ущелье												
Хабаз	47,4 ±1,71	17,3	22,9 ±0,60	13,5	44,8 ±1,60	17,9	59,7 ±2,02	16,28	0,48 ±0,01	11,8	0,40±0,01	23,5
Харбас	49,2±1,38	15,6	28,1±0,7	15,3	44,3±1,21	15,3	54,3±1,9	20,43	0,57±0,01	11,5	0,42±0,01	19,1
Черекское ущелье												
Черек	49,1±1,16	14,4	22,4±0,27	7,4	46,5±0,89	11,7	66,4±1,1	10,24	0,46±0,09	12,8	0,40±0,01	19,8
Чегемское ущелье												
Чегем	50,6±1,6	17,1	24,2±0,6	13,4	29,1±1,28	23,0	55,1±1,46	13,76	0,48±0,01	11,4	0,31±0,01	18,7

(ИФАШ) сосны на Центральном Кавказе варьирует от 0,42 (Сылтран) до 0,57 (Харбас) и от 0,31 (Чегем) до 0,54 (Адыр-Су 1) соответственно

В целях изучения связи градиента высоты над уровнем моря как комплекса факторов среды и изменчивости параметров шишек, исследуемые пробные площадки были сгруппированы в следующие высотные уровни (рисунок 6.5): 1 – 1500 м (В. Баксан); 2 – 1710-1900 м (Эльбрус, Юсеньги, Сылтран), 3 – 1910-2000 м (Адыр-Су 1), 4 – 2100-2300 (Адыр-Су 2), 5 – 2310 м-2500 м (Джантуган, Чегет, Кыртык, Терскол).

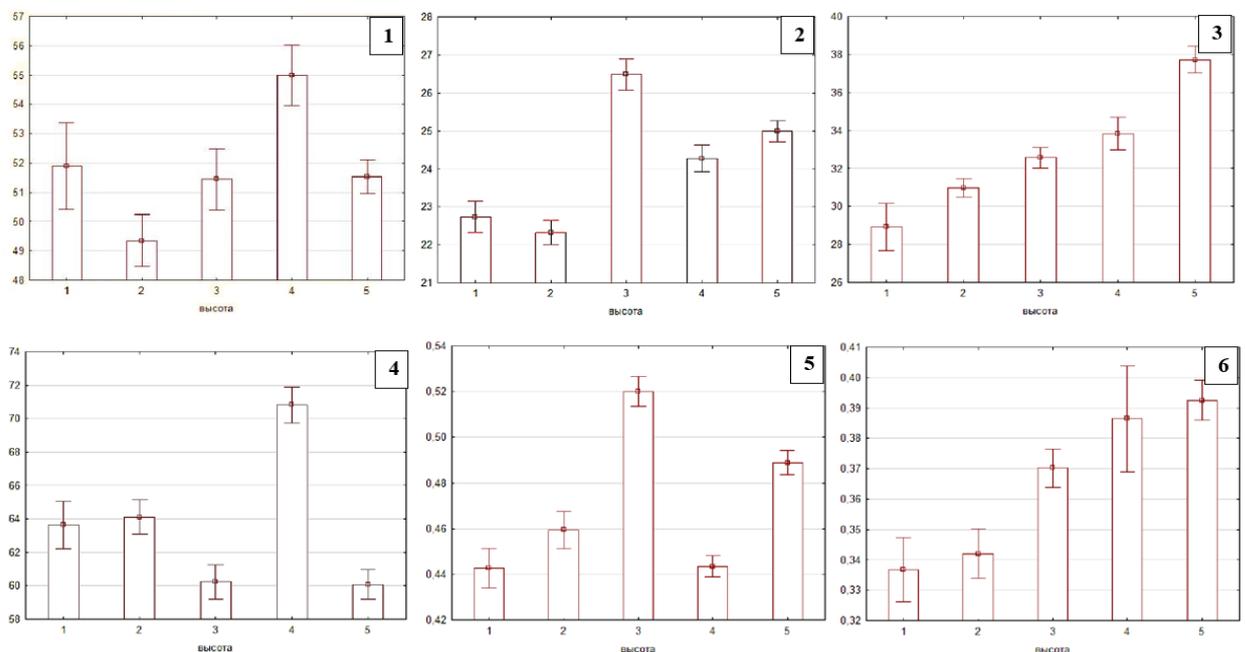


Рисунок 6.5 – Изменчивость количественных признаков сосны обыкновенной с высотным градиентом: 1 – длина шишки, 2 – ширина закрытой, 3 – ширина раскрытой, 4 – число семенных чешуй, 5 – индекс формы шишки, 6 – индекс формы апофиза шишки

Как видно из рисунка 6.5, длина шишек увеличивается с поднятием в горы со 3-го по 4-й уровни, потом стабилизируется, корреляция с высотой слабая ($r=0,16$). Диаметр шишек достигает максимального значения на 3-м высотном уровне, затем незначительно снижается. Изменчивость диаметра раскрытой шишки напротив, увеличивается с градиентом высоты. Исследуемые количественные признаки шишек в той или иной степени связаны как с высотным, так и с широтным градиентом (таблица 6.10). Так,

длина и ширина закрытой и раскрытой шишки слабо, но достоверно коррелируют с высотным градиентом ($r=0,16$; $r=0,16$; $r=0,13$), индекс формы шишки и число семенных чешуй такой тенденции не подвержены ($r=0,04$; $r=0,03$). С увеличением высоты мест произрастания увеличиваются длина, ширина и высота апофиза ($r=0,22$; $r=0,14$; $r=0,25$), соответственно растет и индекс формы апофиза шишки. Другими словами, так называемый «крючковатый» или «бугорчатый» тип апофиза ярко выражен с высотным градиентом.

При продвижении с северо-запада на юго-восток в широтном градиенте Центрального Кавказа (от р. Малки до р.Черек) уменьшается диаметр закрытой и раскрытой шишек ($r=-0,17$; $r=-0,15$), индекс формы шишки напротив увеличивается ($r=0,20$). Также коррелируют с широтным градиентом длина и ширина апофиза ($r=0,15$; $r=0,14$), соответственно и ИФАШ ($r=-0,17$).

Таблица 6.10. Корреляция морфометрических параметров шишек *Pinus sylvestris* с высотным и широтным градиентом Центрального Кавказа (Spearman Rank Order Correlation ($p<,05$))

Параметр	высота	широта
Длина шишки	0,157	0,004
Ширина закрытой шишки	0,159	-0,168
Ширина раскрытой шишки	0,128	-0,153
Ширина раскрытой/ширина закрытой шишек	0,012	-0,076
Число семенных чешуй	0,029	0,087
Длина передней части апофиза	0,227	0,016
Длина задней части апофиза	0,146	0,148
Ширина апофиза	0,152	0,138
Высота апофиза	0,246	-0,055
Индекс формы шишки	-0,041	0,198
Индекс формы апофиза шишки	0,170	-0,173

С увеличением длины шишки ожидаемо увеличивается число чешуй ($r=0,53$), диаметр закрытой ($r=0,53$) и раскрытой ($r=0,23$) шишки, а ИФШ напротив – уменьшается ($r=-0,52$). Индекс ИФАШ тесно связан с высотой апофиза ($r=0,99$), корреляции с шириной шишки нет (закрытой, $r=0,12$ и раскрытой $r=0,24$).

Дисперсионный анализ средних показателей морфологических параметров между разновысотными ценопопуляциями сосны обыкновенной выявил статистически значимые различия (при $p = 0,005$) между исследуемыми выборками по индексу формы шишки и индексу формы апофиза (таблица 6.11). Большинство сравниваемых ценопопуляций отличны по форме шишки, выборка Харбас достоверно отличается от всех выборок по форме шишки.

Фенотипическое расстояние Махаланобиса (D^2) между исследуемыми популяциями сосны обыкновенной по комплексу признаков шишек варьирует значительно (приложение 4). Максимальные фенотипические дистанции выявлены между выборками Сылтран (1900м) – Харбас (1900м) ($D^2 = 30,82$) и выборками Черек (2000м) – Кыртык (2400м) ($D^2 = 28,36$), что свидетельствует о высокой степени фенотипической дифференциации. Наиболее дифференцированным по данным признакам шишек от всех выборок является выборка Харбас, где D^2 составляет от 10,89 до 30,82 с другими выборками. В большинстве исследуемых выборок сосны Центрального Кавказа фенотипическое расстояние больше 10, что говорит об их хорошей дифференциации.

Анализируя полученные данные фенетических дистанций со степенью изоляции и значений генетических в ценопопуляциях сосны обыкновенной Баксанского ущелья выявили слабую связь D_{N78} с индексом интегральной изоляции ($r = -0,19$), что ниже значений корреляции для горных популяций сосны в Якутии и Карпатах (Санников, Петрова, 2003; Абдуллина, 2009). При сравнении генетических дистанций с различными типами изоляции, отмечается более «сильная связь» с горно-механической ($r = 0,34$), пространственной ($r = 0,23$) и фенологической ($r = -0,24$) изоляции. Коэффициент корреляции между величинами фенетической дистанции и пространственной изоляции выше ($r = 0,54$), чем фенетической дистанции и горно-механической изоляции ($r = 0,19$). Наиболее тесная связь выявлена

между значениями генетической дистанции и расстоянием Махаланобиса ($r = 0,55$) в исследуемых выборках, что согласуется с данными литературы (Петрова, 2001; Абдуллина, 2009).

Таблица 6.11 – Попарный уровень значимости средних значений индексов шишки (LSD Test, при $p < 0,005$, ANOVA) между популяциями сосны обыкновенной на Центральном Кавказе (верхний угол ИФШ, нижний ИФАШ, «+» – есть различия, «-» – нет различий).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	*	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	+
2	+	*	-	+	-	+	+	-	+	+	-	+	-	-
3	+	-	*	+	+	+	+	-	-	+	-	+	-	-
4	+	-	-	*	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+
5	+	-	-	-	*	+	+	+	+	+	-	+	+	-
6	-	+	+	+	+	*	+	+	+	+	+	+	+	+
7	+	-	-	-	-	+	*	+	+	+	+	-	+	+
8	-	+	+	+	+	-	+	*	-	+	-	+	-	+
9	+	-	-	-	-	+	+	+	*	-	+	+	-	+
10	+	-	-	-	-	+	-	+	-	*	+	+	+	+
11	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+	*	+	-	-
12	-	+	+	+	+	-	+	-	+	+	-	*	+	+
13	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	*	-
14	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	*

Примечание: 1–Хабаз, 2 – Баксан, 3 – Эльбрус, 4 – Юсеньги, 5 – Сылтран, 6 – Харбас, 7 – Адыр-Су 1, 8 – Черек, 9 – Чегем, 10 – Джантуган, 11– Адыр-Су 2, 12 – Кыртык, 13 – Чегет, 14 – Терскол.

Дискриминантный анализ популяций по высотному градиенту (сгруппированных по высоте мест произрастания) по комплексу признаков шишек выявил совпадение признаков в ординационном поле (рисунок 6.6.), тогда как в широтном градиенте (по ущельям) наблюдается небольшое расхождение. Отчетливо отделяется группа популяций Малкинского ущелья (1).

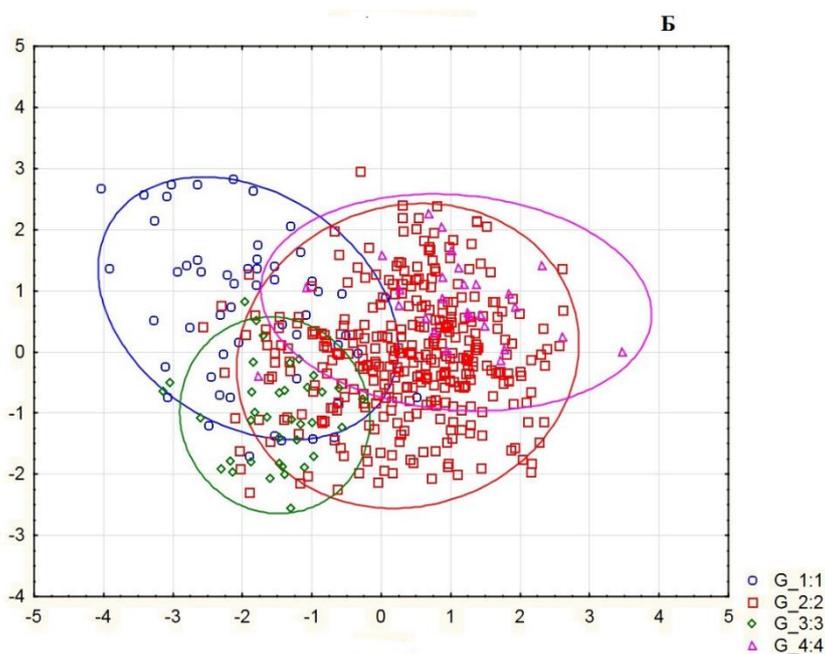
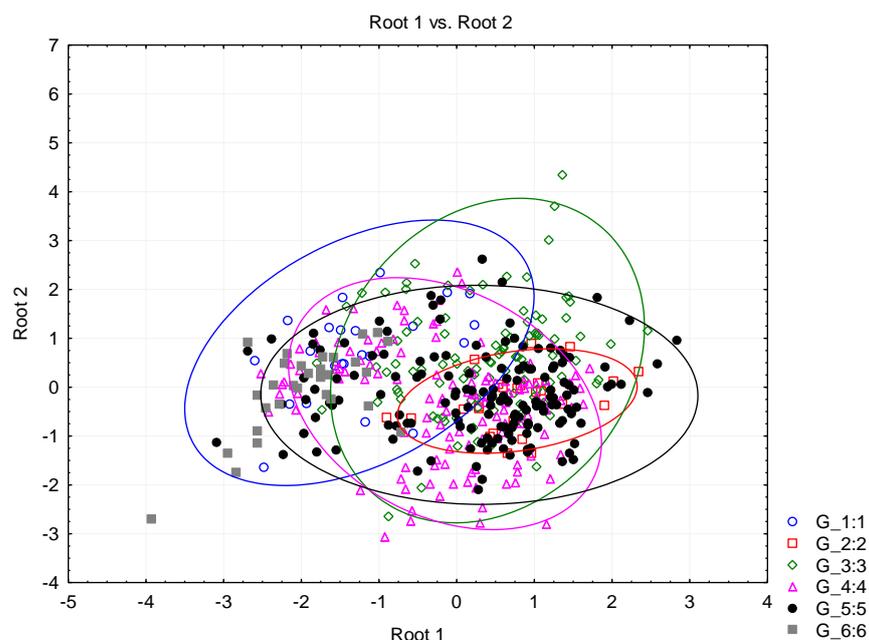


Рисунок 6.6 – Ординация популяций сосны обыкновенной по комплексу фенотипических признаков шишек по высотным уровням (А) и ущельям рек (Б) – Малка (1), Баксан (2), Черек (3), Чегем (4)

Выход семян. По выходу семян в шишке лидирует Адыр-Су 1 (среднее значение 19,6 шт, достигая максимума – 50 шт) (таблица 6.12). Меньше всего семян в шишке обнаружено нами в выборке Кыртык (7,4 шт). В выборке Харбас не обнаружено семян за время двухлетнего периода сбора шишек.

Таблица 6.12 – Процентное соотношение семян в шишке сосны обыкновенной на Центральном Кавказе

Популяция	Н семян в шишке	полные, %	пустые, %	неразвитые, %
Хабаз	10,4±0,6	80,76	15,38	3,84
В. Баксан	14,92±3,4	90,68	6,7	3,08
Эльбрус	10,0±2,2	72	9,2	2,3
Юсеньги	15,87±1,16	81,91	14,17	3,9
Сылтран	14,33±1,6	79,27	9,76	10,88
Харбас	0	0	0	0
Адыр-Су 1	19,6±2,01	76,32	11,98	5,61
Чегем	8,66±2,19	92,37	8,84	1,15
Черек	13,82±1,69	89,79	7,23	2,82
Адыр-Су 2	10,5±2,1	93,33	4,76	1,9
Джантуган	14,0±2,1	73,35	13,57	12,85
Кыртык	7,4±0,89	91,89	5,4	2,7
Чегет	13,5±1,67	86,74	6,81	5,25
Терскол	16,0±2,5	84,81	4,43	10,68

Минимальные значения выхода семян компенсируются их полнозернистостью, и наоборот. Соотношение выхода полных, пустых и недоразвитых семян на одну шишку позволяет оценить репродуктивные особенности вида. Полнозернистость семян в целом во всех исследуемых популяциях высокая, варьирует от 72 (Эльбрус) до 93% (В. Баксан, Чегем, Адыр-Су 2, Кыртык). Количество пустых семян в шишке значительно колеблется от 4,43 на самой высокой точке сбора (Терскол) до 15,38% – самой низкой высоте (Хабаз). Количество недоразвитых семян изменяется от 1,15 до 12,8%, их меньше всего в Чегеме (1,15%) и Адыр-Су 2(1,9%), в остальных популяциях, варьирует от 2,7 до 5,61%, за исключением выборок Терскол, Джантуган, Сылтран (10,6-12,85%).

Наблюдается уменьшение количества пустых и недоразвитых семян с высотой местности, однако корреляции нет ($r=-0,07$). Количество

недоразвитых семян в шишке увеличивается с увеличением длины шишки ($r=0,13$) и числа семенных чешуй ($r=0,15$). Вопреки ожиданиям, увеличения количества семян в шишке с ее размерами, корреляции практически не наблюдается ($r=-0,05$). Корреляционный анализ количества полных, пустых и недоразвитых семян в шишке с морфометрическими характеристиками рельефа местности и климатическими параметрами, показал следующие результаты. Количество семян в шишке не коррелирует со среднегодовой температурой ($r=-0,15$) и солнечной радиацией ($r=-0,16$), полнозернистость не связана с температурой наиболее теплого квартала ($r=0,15$), недоразвитие семян в шишке слабо связано с экспозицией склона ($r=-0,19$) и со среднемесячными осадками май-август ($r=-0,18$).

Таким образом, в разновысотных популяциях сосны обыкновенной на Центральном Кавказе по форме шишек отмечены узкоконусовидные, конусовидные и ширококонусовидные, доминирует конусовидная форма шишек. Ширококонусовидная форма шишек отмечается с высоты 1900 м и более, наблюдается слабая зависимость ее увеличения с высотным градиентом, что согласуется с данными литературы (Филиппова др., 2006).

Формовое разнообразие апофизов шишек сосны на исследуемой территории представлено формами *f. gibba* и *f. reflexa*. Наиболее распространенным типом апофиза является *f. reflexa*, крючковидный тип, отмечается во всех выборках, доля которого составляет в среднем 62,7%. В исследуемых выборках сосны обыкновенной наблюдается тренд уменьшения форм *f. gibba* (b) и b_1 и увеличения доли присутствия формы b_2 , с увеличением высоты над уровнем моря, тогда как другими авторами не отмечалось такой зависимости проявления форм апофиза (Погрибный, 2013).

Наличие пирамидальной формы апофиза шишек, помимо крючковой у сосны, произрастающей на Центральном Кавказе, дает еще одно основание в пользу принадлежности вида, опровергаемое ранее другими авторами (Старикова, Шхагапсоев, 2000; Салпагаров, 2003).

Коэффициент вариации размеров шишек сосны на исследуемой территории, согласно градации С.А. Мамаева, (1973) соответствует низкому и среднему уровню индивидуальной изменчивости, что превышает данный показатель для других хвойных (Мамаев, 1973; Киргизов, 1979; Кокорин, Милютин, 2003) и свидетельствует об увеличении коэффициента вариации линейных размеров шишек в горах.

Индекс формы шишки (ИФШ) и индекс формы апофиза шишки (ИФАШ) сосны на Центральном Кавказе варьирует значительно: от 0,42 (Сылтран) до 0,57 (Харбас) и от 0,31 (Чегем) до 0,54 (Адыр-Су 1) соответственно, индексы коррелируют с высотой мест произрастания. Полученные показатели ИФШ и ИФАШ превышают значения индексов для сосны на северо-востоке Русской равнины (Видякин и др., 2011) и в Крыму (Бычков, 2001).

На Центральном Кавказе посредством многомерного статистического анализа установлены достоверные различия по комплексу признаков зрелых женских шишек. Максимальные фенотипические дистанции выявлены между географически удаленными выборками Сылтран (1900м) – Харбас (1900м) ($D^2= 30,82$) и выборками Черек (2000м) – Кыртык (2400м) ($D^2= 28,36$), что согласуется с данными литературы (Филиппова и др., 2006). Наиболее дифференцированной по данным признакам от всех выборок является выборка Харбас. Полученные значения фенотипических дистанций, выявленные между исследуемыми выборками сосны обыкновенной Центрального Кавказа, свидетельствуют о высокой степени фенотипической дифференциации.

Коэффициент корреляции между величинами фенетической и генетической дистанций довольно высок, по сравнению корреляции D_{N78} со степенью репродуктивной изоляцией, полученные данные согласуются с данными для других горных территорий (Петрова, 2001; Абдуллина, 2009; Санников и др., 2012). Наличие связи между полученными данными генетических и фенетических дистанций в разновысотных ценопопуляциях

сосны на Центральном Кавказе, показывает, что, используемые методы изучения генетической и фенотипической структуры популяций сосны согласуются.

Репродуктивный потенциал шишек в разновысотных популяциях сосны обыкновенной на Центральном Кавказе высокий, о чем свидетельствует полнозернистость семян 72-93%.

6.3. Изменчивость семян

Окраска семян. Семена хвойных пород отличаются от других видов древесных растений многообразием окраски семян, каждому дереву соответствует определенный цвет семян, который сохраняется в течение всей жизни (Правдин, 1964; Мамаев, 1973). Все многообразие вариаций окраски семян сосны на Центральном Кавказе было объединено в следующие группы (рисунок 6.7): 1 – серые (светло-серые, серые); 2 – коричневые семена (светло-коричневые, темно-коричневые); 3 – черные семена (темно-серые); 4 – бежевые; 5 – пестрые семена (коричневые с белыми пятнами, черные с белыми пятнами, бежевые с коричневыми точками). Было установлено, что на исследуемой территории в процентном отношении от общего числа всех изученных семян доминирует коричневая окраска, доля которых в среднем составила 61%. На втором месте черная окраска – 19%, далее идут бежевая окраска (10%) и серая (10%). Наиболее редко встречающаяся окраска семян – пестрая, встречается только в выборке Сылтран и составляет лишь 1% от общего числа изученных семян. В большинстве исследуемых ценопопуляций встречаются семена с несколькими типами окраски, за исключением трех, где 100% один тип окраски: Хабаз, где только черные семена, Адыр-Су (2350 м) и Кыртык (2400 м) – коричневые семена. Меньше всего семена с черной окраской можно встретить в выборке Черек, где всего 6%, семена с коричневой окраской – в В. Баксан, где 21%. Встречаемость бежевой окраски

семян варьирует от 3 (Джантуган) до 67% (В. Баксан), серая – от 3 (Сылтран) до 64% (Чегем). Различия процентного соотношения типов окраски достоверны на принятом уровне значимости ($p=0,005$)

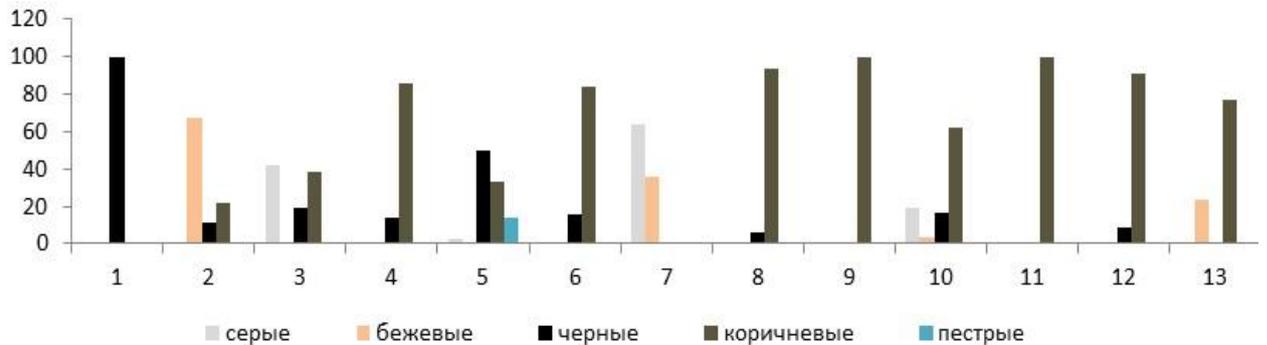


Рисунок 6.7 – Дифференциация разновысотных выборок *Pinus sylvestris* L. на Центральном Кавказе: по окраске семян: 1 – Хабаз, 2 – В. Баксан, 3 – Эльбрус, 4 – Юсеньги, 5 – Сылтран, 6 – Адыр-Су 1, 7 – Чегем, 8 – Черек, 9 – Адыр-Су 2, 10 – Джантуган, 11 – Кыртык, 12 – Чегет, 13 – Терскол

В результате исследования выявлена наиболее тесная корреляция черных и коричневых семян сосны с высотой над уровнем моря. Наблюдается закономерность увеличения доли коричневых ($r=0,67$) и уменьшения черных семян ($r=-0,73$) с высотой мест произрастания сосны обыкновенной, тогда как бежевые ($r=-0,2$), пестрые ($r=-0,2$) и серые ($r=-0,12$) семена не коррелируют. При анализе с климатическими характеристиками мест произрастания выявлена слабая зависимость коричневой окраски с годовыми осадками ($r=0,51$) и среднегодовой температурой ($r=-0,38$); черной с осадками ($r=-0,44$) и с температурой ($r=0,43$); светлая окраска (серые и бежевые), практически не коррелирует с осадками ($r=0,13$) и с температурой ($r=-0,09$). Сильная зависимость наблюдается между пестрой окраской семян и среднегодовой температурой ($r=0,51$).

Для выявления характера влияния высоты местности и климатических показателей района исследования на окраску семян сосны обыкновенной проведен регрессионный анализ. Высокая значимость результатов отмечена для черной ($R = 0,8353$, $R^2 = 0,69865$, скоррект. $R^2 = 0,5982$, $F(2,6) = 6,95$, $p <$

,027) и коричневой ($R = 0,73394$, $R^2 = 0,5386$, скоррект. $R^2 = 0,4233$, $F(2, 8) = 4.67$, $p < ,04$) окраски семян. Наибольший вклад вносят такие предикторы, как высота местности ($b^* = -1,11$ -черные, $b^* = 0,93$ –коричневые) и среднегодовые осадки ($b^* = -0,86$).

Морфометрические параметры семян. По результатам исследования морфометрических показателей семян *P. sylvestris* на Центральном Кавказе (таблица 6.13) можно отметить, что длина семян варьирует в пределах 4,34 (Терскол) до 5,3 мм (Хабаз), ширина от 2,3 (Адыр-Су 1) до 2,96 мм (Адыр-Су 2), длина крылатки от 13,43 (Эльбрус) до 17,88 мм (Адыр-Су 2), ширина крылатки от 4,4 (Сылтран) до 5,76 мм (Чегем). Самые длинные семена и соответственно крылатки, обнаружены в популяциях Хабаз и Адыр-Су 2, мелкие семена отмечаются в Адыр-Су 1 и Терскол.

Для оценки уровня популяционной изменчивости линейных размеров семян сосны, использовали шкалу С.А. Мамаева (1973). Уровень внутрипопуляционной изменчивости линейных размеров семян и крылаток сосны на исследуемой территории варьирует от низкого (Эльбрус, 6%) до повышенного (Терскол, 27%). Наименьшая вариабельность длины семян отмечается в выборке Джантуган (4%), ширины семян – в Юсеньги (7%), наибольшая как длины, так и ширины – Терскол (16 и 15%). Уровень изменчивости длины крылатки колеблется от 9 (Кыртык) до 21% (Терскол), что согласно градации С.А. Мамаева, соответствует низкому и среднему уровню. Самая высокогорная выборка Терскол отличается средним и повышенным уровнем внутрипопуляционной изменчивости морфометрических параметров семян и крылаток, что вероятно связано с адаптацией деревьев сосны к условиям высокогорий.

С целью выявления закономерности изменчивости данных параметров семян сосны с высотным и широтным градиентом в условиях Центрального Кавказа, исследуемые выборки были объединены в группы по высоте и ущельям рек. Корреляционный анализ показал следующие результаты (таблица 6.14): вариация длины семян вместе с крылаткой и длины семени не

связана с высотой ($r=0,09$; $r=-0,02$), но достоверно увеличивается с широтой местности ($r=0,22$). Ширина семян и индекс удлиненности семян, а также размеры крылатки увеличиваются как в высотном ($r=0,21$; $r=0,35$), так и широтном градиенте ($r=0,27$; $r=0,36$).

Таблица 6.14 – Корреляция морфометрических параметров семян *Pinus sylvestris* с высотным и широтным градиентом Центрального Кавказа (Spearman Rank Order Correlation, $p<,05$)

Параметр	высота	широта
Длина семян с крылаткой	0,089	0,220
Длина семян	-0,015	0,140
Ширина семян	0,212	0,279
Индекс удлиненности семян	0,357	0,356
Длина крылатки	0,124	0,209
Ширина крылатки	0,188	0,182
Индекс удлиненности крылатки	0,136	0,232

Таблица 6.13 – Морфометрические параметры семян сосны обыкновенной в разновысотных выборках на Центральном Кавказе

Выборки	Морфометрические параметры семян сосны обыкновенной (мм)													
	Длина семян с крылаткой		Длина семян		Ширина семян		Индекс удлинённости семян		Длина крылатки		Ширина крылатки		Индекс удлинённости крылатки	
	X ± mх	Cv %	X ± mх	Cv %	X ± mх	Cv %	X ± mх	Cv%	X ± mх	Cv %	X ± mх	Cv %	X ± mх	Cv %
1	22,38±0,70	7,7	5,30±0,14	6,0	2,88±0,13	10,8	0,54±0,03	13,5	17,08±0,2	13,0	5,16±0,01	8,5	0,34±0,11	8,5
2	20,44±0,30	11,2	4,8±0,11	8,6	2,69±0,05	7,3	0,56±0,01	6,8	15,64±0,5	13,5	5,30±0,15	10,5	0,34±0,13	14,4
3	18,17±0,50	11,8	4,7±0,07	5,9	2,6±0,05	7,4	0,55±0,01	6,3	13,43±0,5	15,8	4,61±0,11	9,1	0,34±0,01	14,6
4	21,22±0,84	11,2	4,93±0,83	4,8	2,79±0,07	7,3	0,56±0,01	7,5	16,19±0,76	13,4	5,37±0,15	8,1	0,33±0,01	12,9
5	17,39±0,23	7,3	4,53±0,13	15,8	2,4±0,06	14,8	0,54±0,01	8,5	12,65±0,22	9,6	4,41±0,01	12,4	0,35±0,08	12,9
6	18,94±0,44	12,4	4,35±0,11	13,8	2,31±0,05	13,7	0,53±0,01	12,9	14,7±0,38	14,0	4,71±0,11	12,7	0,32±0,06	10,3
7	20,49±1,16	17,1	4,54±0,23	15,3	2,93±0,07	8,1	0,65±0,03	17,1	15,94±1,1	20,9	5,76±0,41	21,0	0,37±0,02	22,7
8	20,29±0,30	9,6	4,84±0,07	10,2	2,67±0,04	11,8	0,55±0,01	9,3	15,44±0,24	10,2	5,29±0,13	15,8	0,34±0,01	23,3
9	22,7±0,79	11,1	4,87±0,14	9,8	2,96±0,10	10,9	0,62±0,01	9,7	17,88±0,72	12,8	5,54±0,18	10,4	0,31±0,01	7,1
10	20,13±0,58	9,7	4,85±0,05	3,9	2,76±0,07	8,7	0,56±0,01	8,5	15,31±0,56	12,3	4,95±0,15	10,3	0,32±0,02	18,4
11	19,77±0,38	7,4	4,62±0,07	6,3	2,50±0,08	13,7	0,54±0,01	12,4	15,12±0,36	9,4	5,05±0,17	13,3	0,33±0,01	14,9
12	17,37±0,98	21,2	4,64±0,10	8,8	2,68±0,07	10,6	0,57±0,01	8,5	13,55±0,40	11,2	5,14±0,16	12,1	0,38±0,01	12,5
13	18,05±0,90	14,5	4,34±0,26	15,9	2,82±0,16	15,5	0,66±0,06	27,2	13,87±1,10	21,0	5,54±0,18	8,9	0,41±0,03	21,0

Примечание: 1– Хабаз; 2– Баксан; 3– Эльбрус; 4– Юсеньги; 5– Сылтран; 6– Адыр-Су1; 7 – Чегем; 8– Черек; 9– Адыр-Су 2; 10– Джантуган; 11 – Кыртык; 12– Чегет; 13– Терскол.

Дисперсионный анализ средних показателей морфологических параметров между разновысотными ценопопуляциями сосны обыкновенной выявил статистически значимые различия (при $p = 0,005$) между исследуемыми выборками: 1) по длине семян – от всех сравниваемых выборок сосны отличаются Хабаз, Сылтран, Адыр-Су 1, Чегем и Терскол; по ширине семян – от всех Сылтран, Адыр-Су 1, Адыр-Су 2, Кыртык; по длине крылатки – почти все выборки различны между собой; по ширине крылатки – от всех выборок отличаются Эльбрус, Сылтран и Адыр-Су 1, Хабаз от всех за исключением Чегем, Адыр-Су 2, Терскол.

Регрессионный анализ морфометрических показателей семян сосны обыкновенной с высотой и характеристиками рельефа местности, а также климатическими параметрами показал менее значимые результаты по сравнению с окраской семян. Так, на длину семян статистически достоверно (на принятом уровне значимости) оказывают влияние высота ($b^* = -0,65$), экспозиция и крутизна склона ($b^* = 0,27$; $b^* = -0,36$), и среднегодовая температура ($b^* = -0,41$) и годовые осадки ($b^* = 0,32$), при этом коэффициенты множественной регрессии ($R = 0,2997$, $R^2 = 0,08825$, скорректир. $R^2 = 0,0655$, $F(5,198) = 4,56$, $p < 0,001$) незначительны. На ширину семян оказывают влияние только два предиктора – крутизна склона ($b^* = 0,15$) годовые осадки ($b^* = 0,23$). На длину крылатки семян сосны оказывают влияние экспозиция ($b^* = 0,32$) и крутизна склона ($b^* = 0,38$), среднегодовая температура ($b^* = -0,45$); на ширину крылатки – экспозиция склона ($b^* = 0,27$) и среднегодовая температура ($b^* = -0,24$).

Корреляционный анализ морфометрических показателей семян с количественными показателями шишек сосны обыкновенной показал следующие результаты: длина и ширина семян не зависят от длины шишки ($r = 0,07$), но уменьшаются с увеличением диаметра шишки ($r = -0,31$) и числа семенных чешуй ($r = 0,19$), однако, коррелируют с ИФШ ($r = -0,34$). Отмечается также слабая связь длины и ширины крылатки с диаметром шишки ($r = -0,19$ и $r = -0,26$) и числом семенных чешуй ($r = 0,19$, $r = 0,14$).

Фенотипическое расстояние D^2 Махаланобиса по комплексу морфологических признаков семян в исследуемых популяциях сосны обыкновенной на Центральном Кавказе не превышает 10,8, за исключением дистанций между выборками Хабаз– Сылтран, где $D^2 = 13,8$ и выборками Хабаз – Чегет, $D^2 = 13,26$, что в целом свидетельствует о слабой фенотипической дифференциации (приложение 5).

Качественные показатели семян. Одним из важнейших качественных характеристик древесных растений является масса 1000 семян (Мамаев, 1972). Согласно таблице 6.15, масса 1000 семян в разновысотных популяциях сосны обыкновенной на исследуемой территории варьирует в пределах от 6,4-6,6г (Джантуган и Эльбрус) до 9,75г (Хабаз).

Таблица 6.15 – Качественные показатели семян сосны обыкновенной на Центральном Кавказе

Выборки	Масса 1тыс. шт (г)		Энергия прорастания		Всхожесть семян	
	$X \pm m_x$	$C_v \%$	$X \pm m_x$	$C_v, \%$	$X \pm m_x$	$C_v, \%$
Хабаз	9,75±0,14	2,56	21,33±0,33	2,70	21,33±0,33	2,70
В. Баксан	8,96±0,63	12,33	46,0±2,80	29,40	53,33±1,17	33,03
Эльбрус	6,6±0,11	3,03	21,0±3,70	31,22	21,00±3,7	31,22
Юсеньги	8,56±0,33	7,77	30,66±6,30	35,77	34,66±5,6	28,01
Сылтран	8,13±0,13	2,83	21,0±0,00	2,73	23,66±1,76	12,90
Адыр-Су 1	9,03±0,14	2,76	68,66±7,2	18,78	70,0±7,3	19,63
Чегем	9,26±0,31	5,00	60,0±1,35	32,78	63,33±6,4	33,95
Черек	7,20±0,2	5,94	98,33±1,66	2,93	100±0,00	0
Адыр-Су 2	8,56±0,44	9,06	96,0±1,15	2,083	97,66±1,20	2,13
Джантуган	6,46±0,17	4,72	30,33±3,28	18,74	36,66±4,84	22,87
Кыртык	8,56±0,67	13,52	48,33±4,9	17,59	54,33±4,63	14,76
Чегет	8,13±0,76	16,37	8,66±1,33	26,64	21,33±3,75	30,49
Терскол	8,00±0,25	5,44	60,0±4,05	13,01	66,33±8,0	20,90

По мере продвижения в горы масса семян постепенно снижается, потом стабилизируется, выявлена слабая корреляция ($r=-0,37$), что согласуется с данными литературы.

Дисперсионный анализ (LSD Test, при $p < 0,005$) средних показателей массы семян между разновысотными популяциями сосны обыкновенной выявил статистически значимые различия (на принятом уровне значимости): Эльбрус и Джантуган достоверно отличаются по массе от всех остальных, но сходны между собой; Хабаз – от всех остальных, кроме В. Баксан, Адыр-Су 1, Чегем (таблица 6.16). Уровень внутривариационной изменчивости массы 1000 шт семян варьирует от 2 до 16%. Однако, в большинстве выборок показатель внутривариационной изменчивости не превышает значения 5%, что по шкале С.М. Мамаева (1978) характеризуется очень низким уровнем изменчивости, он отмечен в выборках Юсеньги (7%), В. Баксан (12%), и Кыртык (13%), средний уровень отмечен лишь в выборке Чегет, где показатель коэффициента вариации массы семян достигает значения 16%.

Таблица 6.16 – Попарный уровень значимости средних значений массы семян (LSD Test, , при $p < 0,005$, ANOVA) между популяциями сосны обыкновенной на Центральном Кавказе

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	*											
2	0,17	***										
3	0,00	0,00	***									
4	0,04	0,48	0,00	***								
5	0,00	0,15	0,00	0,45	***							
6	0,39	0,60	0,00	0,22	0,06	***						
7	0,00	0,00	0,30	0,02	0,11	0,00	***					
8	0,21	0,90	0,00	0,41	0,12	0,68	0,00	***				
9	0,04	0,48	0,00	1,00	0,45	0,22	0,00	0,41	***			
10	0,00	0,48	0,81	0,00	0,00	0,00	0,21	0,00	0,00	***		
11	0,00	0,15	0,00	0,45	1,00	0,06	0,11	0,12	0,45	0,00	***	
12	0,00	0,48	0,00	1,00	0,45	0,22	0,02	0,41	1,00	0,00	0,45	***
13	0,00	0,10	0,00	0,32	0,81	0,00	0,17	0,08	0,32	0,00	0,81	0,32

Примечание: 1 – Хабаз; 2 – В. Баксан, 3 – Эльбрус; 4 – Юсеньги; 5 – Сылтран, 6 – Черек, 7 – Чегем, 8 – Адыр-Су 1, 9 – Адыр-Су 2, 10 – Джантуган, 11 – Чегет, 12 – Кыртык, 13 – Терскол

Посевные качества семян установлены в ГОСТ 14161-86 (1987), по требованиям которого необходимая всхожесть семян сосны обыкновенной для исследуемой территории должна быть равна: 1 класс – 85-100%; 2 класс – 70-85%, 3 класс – 50-70%. Согласно полученным данным (рисунок 6.8.) видно, что энергия прорастания и всхожесть близки по значениям.

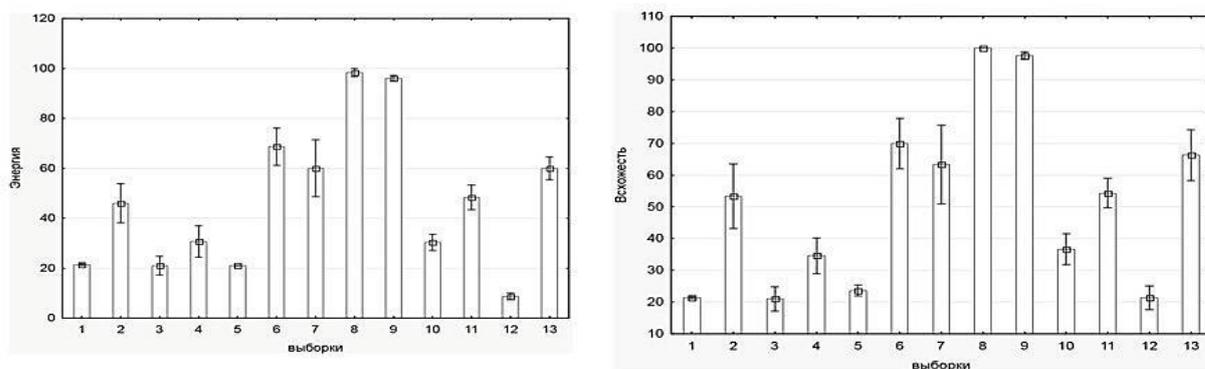


Рисунок 6.8 – Энергия прорастания и всхожесть семян сосны обыкновенной на Центральном Кавказе

Высокие показатели всхожести и энергии прорастания семян выявлены в выборках Черек (100%) и Адыр-Су 2 (97%), ко второму классу качества отнесли семена выборки Адыр-Су 1 (70%). К третьему классу качества по всхожести семян можно отнести выборки: В. Баксан (53%) и Кыртык (54%), Чегем (63%) Терскол (66%). Минимальные показатели всхожести отмечены в выборках Эльбрус (21%), Хабаз (21%), Чегет (21%), Сылтран (23%). Посевные качества семян у более 50% исследуемых ценопопуляций *Pinus sylvestris* укладываются в рамках ГОСТ (1987, 1997).

Корреляционный анализ данных показателей семян сосны обыкновенной с климатическими характеристиками района исследования и высотой над уровнем моря показал наличие слабой связи энергии прорастания и всхожести с высотой местности ($r=0,33$, $r=0,39$); с годовыми осадками ($r=0,32$, $r=0,37$), со среднегодовой температурой связи не выявлено ($r=-0,08$). Выявлена незначительная зависимость энергии прорастания и

всхожести от массы семян ($r=0,26$, $r=0,28$). Наиболее тесная связь наблюдается между энергией прорастания и всхожестью семян ($r=0,98$). С целью выяснения характера влияния высоты местности и осадков на всхожесть и энергию прорастания семян сосны на исследуемой территории, провели регрессионный анализ. В результате, выявлена умеренная зависимость анализируемых факторов (предикторов) ($R = 0,54173$, $R^2 = 0,2934$ $F(3, 34) = 4,0541$ $p < 0,01$), при этом наибольший вклад вносит высота местности ($b^*=0,66$) (Моллаева, 2021).

Таким образом, в ценопопуляциях *Pinus sylvestris* Центрального Кавказа можно выделить 5 типов окраски семян: 1) серые (светло-серые, серые); 2) коричневые семена (светло-коричневые, темно-коричневые); 3) черные семена (темно-серые); 4) пестрые семена (коричневые с белыми пятнами, черные с белыми пятнами светло-бежевые с коричневыми точками); 5) бежевые; преобладают семена коричневой и черной окраски.

Выявлена зависимость различных вариаций окраски семян с высотой мест произрастания сосны обыкновенной и с климатическими характеристиками района исследования, что не согласуется с данными Т.В. Филипповой с коллегами (2006), так как для уральских разновысотных популяций сосны не выявлено тенденции высотно-зональной изменчивости по окраске семян.

Преобладание коричневой и черной окраски на Центральном Кавказе подтверждает данные авторов об увеличении доли темноокрашенных семян с продвижением с севера на юг ареала сосны (Грибанов, 1959; Козубов, 1962; Правдин, 1964; Черепнин, 1980; Филиппова и др., 2006).

Длина семян сосны на исследуемой территории достигает 5,38 мм (Хабаз, 1200м), крылатки до 17,88 мм (Адыр-Су 2, 2350м), тогда как по данным определителей, размеры семян сосны обыкновенной не превышают 3-4 мм (Каппер, 1954; Правдин, 1964; Богданов, 1974). Размеры семян сосны на ЦК превышают на 1,5 мм длину семян и на 3,5 мм длину крылатки сосны обыкновенной на Урале (Филиппова и др., 2006). Удлинение крылаток

сосны, можно объяснить необходимостью увеличения летательной способности семян в условиях гор Центрального Кавказа. Размеры крылаток имеют важное адаптивное значение, так как выполняют функцию распространения семян как по воздуху, так и по воде (Санников, 2010).

Самая высокогорная выборка Терскол отличается средним и повышенным уровнем внутривнутрипопуляционной изменчивости морфометрических параметров семян и крылаток, что вероятно связано с адаптацией деревьев сосны к условиям высокогорий. Линейные параметры семян связаны с длиной шишки ($r=0,18$, при $p=0,005$), что согласуется с данными литературы (Луганская и др., 2002).

Полученные результаты исследования количественных показателей семян *P. sylvestris* на Центральном Кавказе доказывают общую закономерность увеличения средних размеров семян и крылаток в широтном и высотном диапазоне. Фенотипическое расстояние Махаланобиса (D^2) по комплексу морфологических признаков семян в исследуемых популяциях сосны обыкновенной на Центральном Кавказе не превышает 10,8-13,6, что в целом свидетельствует о слабой фенотипической дифференциации выборок по данному признаку.

В среднем масса 1000 семян сосны на Центральном Кавказе составляет 8,26 г, что в 1,5 раза больше массы семян сосны на Урале (Луганская, 2001), что также подтверждает предположение об уменьшении массы семян при продвижении с севера на юг (Правдин, 1964; Черепнин, 1978; Путенихин, Фарукшина, 2004). Уровень внутривнутрипопуляционной изменчивости массы 1000 шт семян сосны на Центральном Кавказе характеризуется низким и очень низким уровнем изменчивости по шкале С.А. Мамаева (1973), за исключением выборки Чегет, где отмечается средний уровень изменчивости. Данный показатель изменчивости массы семян на исследуемой территории превышает аналогичный для популяций сосны в Сибири на 4,30% в сравнении с данными В.Л. Черепнина (1980) и Т.Н. Новиковой и С. Жамъсурен (2007).

Всхожесть и энергия прорастания семян у более 50% исследуемых разновысотных популяций сосны на Центральном Кавказе укладываются в рамках ГОСТ. Высокие значения всхожести и энергии прорастания семян выявлены в выборках Черек (100%) и Адыр-Су 2 (97%), Адыр-Су 1 (70%). Невысокие значения всхожести семян в выборках Эльбрус, Хабаз, Чегет, Сылтран (23%), вероятно, обусловлены микроклиматическими особенностями ущелий Центрального Кавказа. Колебания температуры воздуха в период формирования семян в высокогорных условиях определяют их качество (Некрасова, 1957). О влиянии микроклиматических условий мест произрастания на формирование семян свидетельствуют и различия в сроках фаз в исследуемых разновысотных популяциях сосны, отмеченные нами ранее (Моллаева, 2015; Моллаева, Темботова, 2019).

Анализ показателей семян сосны обыкновенной в связи с климатическими характеристиками района исследования и высотой над ур. м. показал наличие связи энергии прорастания и всхожести с высотой местности и с годовыми осадками, со среднегодовой температурой связи нет. Так же нами выявлена слабая зависимость энергии прорастания и всхожести от массы семян ($r=0,26$, $r=0,28$, при $p=0,005$), что согласуется с данными для сосны, произрастающей в других горных областях (Луганская, 2001; Ghildiyal et al., 2009). Наиболее тесная связь наблюдается между энергией прорастания и всхожестью семян ($r=0,98$, при $p=0,005$), что согласуется с данными других авторов (Медведев, Кравченко, 1969; Попов, 2016; Теплых, 2016).

6.4. Морфологические признаки хвои и побега

В результате исследования изменчивости морфологических признаков хвои и побега в четырнадцати выборках *P. sylvestris* на Центральном Кавказе, наиболее длинная хвоя отмечается ущелье р. Баксан (таблица 6.17), где длина варьирует от $59,99 \pm 1,93$ (Терскол, В. Баксан) до $80,43 \pm 1,57$ мм (Сылтран),

при этом в высокогорных условиях (с 1900 м) отмечается тренд в сторону уменьшения длины хвои с поднятием в горы; короткой хвоей обладает сосна в ущелье р. Малка, где длина хвои варьирует от $41,00 \pm 1,21$ мм (Джилы-Су) до $65,24 \pm 1,79$ мм (Хабаз) (Моллаева, 2021). Согласно полученным данным (таблица 6.17), наибольшие значения ширины хвои отмечены нами в Джантугане ($3,41 \pm 0,01$ мм), наименьшие – в ущелье Харбас ($1,24 \pm 0,02$).

Коэффициент индивидуальной изменчивости средней длины хвои в разновысотных выборках *P. sylvestris* на исследуемой территории колеблется в пределах от 7,4% в выборке Адыр-Су 2 до 19,4% в выборке Терскол, что согласно градации С.А. Мамаева (1973) соответствует низкому и среднему уровням изменчивости.

Таблица 6.17 – Статистические показатели хвои в разновысотных популяциях *P. sylvestris* на Центральном Кавказе

Пробная площадь	Высота над ур. м, м	Длина хвои, мм		Ширина хвои, мм		Масса 100 пар хвои, г
		X ±m	C.V,%	X ±m	C.V, %	
1	2	3	4	5	6	7
Баксанское ущелье						
Терскол	2500	59,99±1,93	19,40	2,79±0,09	20,80	5,1±0,09
Чегет	2400	63,96±1,00	8,20	1,54±0,02	9,00	3,93±0,06
Кыртык	2400	70,02±1,44	9,20	1,94±0,14	11,30	4,29±0,25
Джантуган	2350	63,28±1,31	11,40	3,41±0,01	20,30	5,35±0,42
Адыр-Су 2	2350	73,77±1,03	7,40	3,11±0,06	8,90	4,88±0,05
Адыр-Су 1	2000	75,43±2,11	14,00	2,39±0,12	25,00	5,68±0,28
Юсенги	1900	73,99±2,07	11,60	1,42±0,01	5,60	3,86±0,08
Сылтран	1900	80,43±1,57	11,40	3,2±0,07	22,70	5,89±0,05
В. Баксан	1500	54,69±1,83	18,40	2,79±0,09	22,70	4,06±0,17
Черекское ущелье						
Черек	2000	49,71±1,42	14,90	1,35±0,02	9,60	3,56±0,17
Чегемское ущелье						
Чегем	2000	55,00±1,55	13,60	1,5±0,03	10,10	4,14±0,05
Малкинское ущелье						
Джилы-Су	2300	41,00±1,21	14,50	1,68±0,04	12,10	3,33±0,08
Харбас	1800	45,76±1,20	11,50	1,24±0,02	9,20	2,85±0,35
Хабаз	1200	65,24±1,79	12,90	1,48±0,02	8,10	4,00±0,03

Примечание: X – среднее значение признака; m – ошибка средней; C.V – коэффициент вариации.

Наиболее вариабельным признаком является ширина хвои, где коэффициент индивидуальной изменчивости колеблется значительно от низкого до повышенного уровня изменчивости, достигая 25,0%.

Дисперсионный анализ средних показателей длины и ширины хвои между разновысотными выборками *P. sylvestris* показал статистически достоверные различия (при $p < 0,005$) у большинства сравниваемых выборок сосны по длине, в меньшей степени – отличия по ширине хвои.

Для изучения влияния высотного градиента, как комплекса факторов среды, на изменчивость параметров хвои, исследуемые выборки были объединены в соответствующие высотные уровни: 1. 1200-1500 м (Хабаз, Верхний Баксан); 2. 1800 - 2000 м (Юсеньги, Сылтран, Харбас, Черек, Адыр-Су 1, Чегем,); 3. 2100 - 2400 м (Адыр-Су 2, Джантуган, Джины-Су, Чегет, Кыртык); 4. 2500 м (Терскол). Однако, несмотря на выявленные различия по ширине хвои между разновысотными выборками, корреляции с высотой мест произрастания не выявлено ($r = 0,11$ при $p=0,005$). Длина хвои в исследуемых ценопопуляциях уменьшается с поднятием в горы ($r = - 0,50$, при $p=0,005$).

Масса абсолютно сухой хвои в разновысотных популяциях сосны ЦК колеблется от $2,85 \pm 0,35$ г. (Харбас, 1800 м) до $5,89 \pm 0,05$ г (Сылтран, 1900 м). Как видно из таблицы 6.17, максимальные значения массы хвои наблюдаются в выборке Сылтран, где также отмечена ранее самая длинная хвоя (Моллаева, 2021). Вес хвои в исследуемых выборках ожидаемо коррелирует с длиной хвои ($r = 0,51$, при $p=0,005$) и с шириной ($r = 0,34$ при $p=0,005$), с высотой мест произрастания сосны связи не выявлено ($r = 0,09$, при $p=0,005$).

С целью установления различий средних показателей массы хвои между изучаемыми выборками провели однофакторный дисперсионный анализ (Tukey post-hoc test) (приложение б). Существенно значимые отличия (при $p < 0,005$) по массе воздушно-сухой хвои выявлены у большинства сравниваемых разновысотных выборок. Так, самая высокогорная выборка Терскол достоверно отличается от всех выборок, за исключением выборок

Джантуган, Адыр-Су 1 и Адыр-Су 2, Сылтран. Ценопопуляции Чегет и Кыртык между собой по массе разнятся незначительно, однако, достоверно различаются от одних и тех же выборок: Джантуган, Адыр-Су 1, Сылтран и Харбас. Джантуган – от Юсеньги, В. Баксан, Чегем, Черек, Харбас, Хабаз и Джилы-Су. Адыр-Су 2 достоверно значимо отличается от выборок Юсеньги, В. Баксан, Черек, Харбас и Джилы-Су. Адыр-Су 1 и Сылтран также существенно отличаются от выборок Юсеньги, В. Баксан, Чегем, Черек, Харбас, Хабаз и Джилы-Су. Различия по массе хвои между выборками В. Баксан – Харбас, Чегем – Харбас, Хабаз – Джилы-Су также достоверны.

Изменчивость морфологических признаков побега сосны изучали в одиннадцати популяциях в пределах высот от 1200 м до 2500 м. Результаты исследования изменчивости годовичного прироста побегов показали высокую вариативность данного параметра на территории Центрального Кавказа (таблица 6.18).

Таблица 6.18 – Длина побега и его охвоенность в разновысотных выборках *Pinus sylvestris* на Центральном Кавказе

Выборка, м над ур. м.	Длина побега, мм	Индекс охвоенности и, шт/мм	Выборка, м над ур. м.	Длина побега, мм	Индекс охвоенности , шт/мм
Хабаз, 1200	58,90±3,01	0,91±0,04	Сылтран, 1900	32,47 ±1,40	0,84±0,02
В.Баксан, 1500	57,90±5,10	0,65±0,04	Черек, 2000	33,91 ±1,40	0,67±0,02
Харбас, 1800	30,88±1,80	0,76±0,05	Джантуган, 2350	31,78 ±1,10	0,81±0,07
Юсеньги, 1900	37,01±1,41	0,83±0,03	Адыр-Су 2, 2350	36,64±1,02	0,66±0,02
Адыр-Су 1, 2000	37,99±1,41	0,61±0,02	Чегет, 2400	34,15 ±1,10	0,51±0,04
Терскол, 2500	30,49±1,10	0,74±0,02	Кыртык, 2400	33,55 ±1,40	0,50±0,04

Длина побега в исследуемых выборках сосны с увеличением высоты мест произрастания заметно снижается от 59 мм Хабаз (1200 м) до 30,49 мм в Терсколе (2500 м) (рисунок 6.9). Согласно полученным данным (Моллаева, 2021), с увеличением высотного градиента на исследуемой территории наблюдается тенденция уменьшения длины побега сосны ($r = -0,54$, при

$p=0,005$), что согласуется с литературными данными. Индекс охвоенности побега в исследуемых ценопопуляциях сосны варьирует в пределах от $0,51\pm 0,04$ (Чегет) до $0,91\pm 0,04$ (Хабаз) (таблица 6.18), связи густоты охвоения с высотным градиентом в условиях гор Центрального Кавказа не наблюдается ($r = 0,21$, при $p=0,005$).

Вариация морфометрических параметров ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях гор Центрального Кавказа отображены на рисунке 6.9. Согласно которой, минимальные показатели площади поверхности хвои и высокие значения индекса охвоенности побегов отмечаются на первом и втором высотном уровнях произрастания сосны, однако, хвоя здесь недолговечна.

Выборки сосны третьего и четвертого высотного уровней отличаются высокими значениями площади поверхности хвои и возраста, однако здесь уменьшается длина и охвоенность побегов. Снижение густоты охвоения побегов в горных популяциях сосны, вероятно, возмещается увеличением площади фотосинтезирующей поверхности хвои, как результат адаптации к эколого-географическим условиям района исследования.

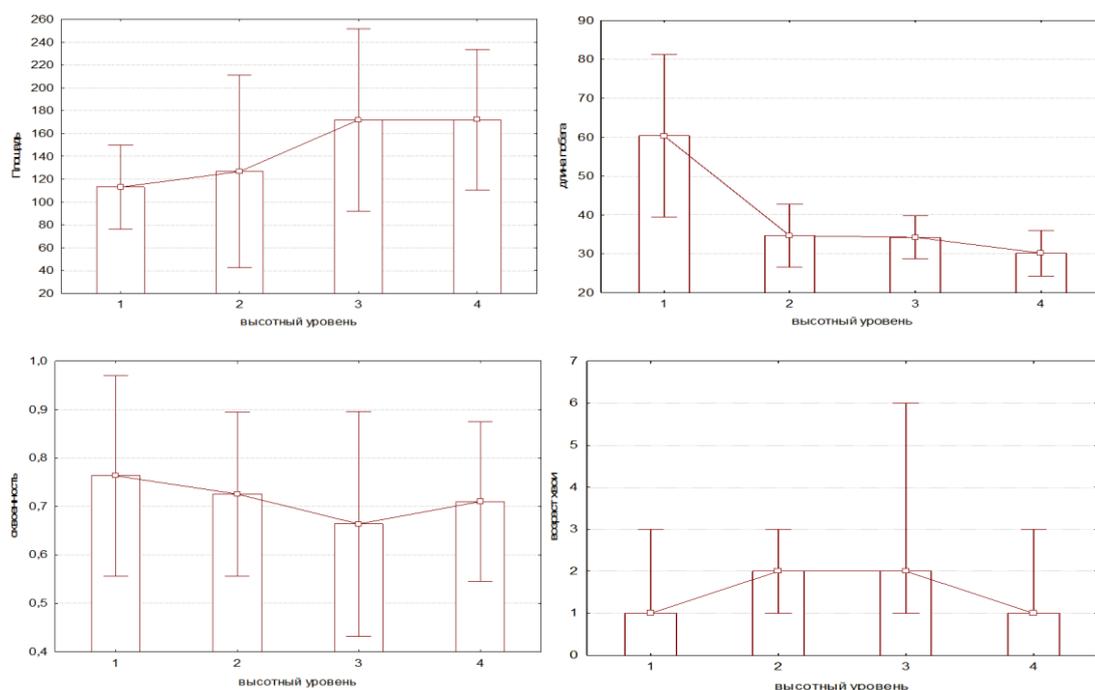


Рисунок 6.9 – Динамика изменчивости площади поверхности и возраста хвои, длины и охвоенности побегов *Pinus sylvestris* L в высотном градиенте Центрального Кавказа: 1 – 1200-1500 м; 2 – 1800-2000 м; 3 – 2100-2400 м; 4 – 2500 м

В исследуемых выборках *P. sylvestris* наблюдается снижение густоты охвоения с увеличением продолжительности жизни побега (таблица 6.19). Процент участия хвои того или иного возраста различно между выборками. В процентном отношении преобладает хвоя первого года жизни.

Большая часть хвои в исследуемых разновысотных выборках сохраняется до трех лет. Так, возраст хвои в выборках Хабаз (1200 м), Баксан (1500 м), Юсеньги (1800 м), Харбас (1800 м), Джантуган (2350 м), Терскол (2500 м) составляет всего 3 года, а в выборках Сылтран (1900 м) Черек (2000м) Адыр-Су 1(2000м) Адыр-Су 2 (2350 м), Кыртык (2400 м) - 4 года, лидирует по долговечности хвои Чегет (2400 м), где отмечается хоть и в незначительных количествах хвоя 5-6 лет.

Таблица 6.19 – Количество хвои сосны разного возраста (%) *Pinus sylvestris* L. на Центральном Кавказе

Выборка, м над ур. м.	Продолжительность жизни (возраст) хвои, лет					
	1	2	3	4	5	6
Хабаз, 1200	54,38	25,40	20,28	-	-	-
В. Баксан, 1500	40,38	40,38	19,25	-	-	-
Юсеньги, 1800	44,50	37,50	18,45	-	-	-
Сылтран, 1900	32,40	30,98	26,05	10,56	-	-
Харбас, 1800	69,10	25,00	5,90	-	-	-
Черек, 2000	43,43	35,36	20,73	0,48	-	-
Адыр-Су1, 2000	31,10	31,10	31,10	6,60	-	-
Адыр-Су2, 2350	31,80	31,80	30,9	5,08	-	-
Джантуган, 2350	48,14	44,72	7,41	-	-	-
Чегет, 2400	25,60	25,60	24,03	17,05	5,50	2,40
Кыртык, 2400	30,50	30,50	25,5	13,48	-	-
Терскол, 2500	41,66	39,07	19,27	-	-	-

Таким образом, коэффициенты вариации длины хвои *P. sylvestris* в исследуемом районе соответствуют низкому и среднему уровням

изменчивости, в то время как данный показатель для ширины – среднему и повышенному уровням изменчивости. Увеличение значений индивидуальной изменчивости хвои сосны вероятно связано с экстремальными высотными условиями мест произрастания, как у *Abies sibirica* Ledeb. в горных лесах Сибири (Кокорин, Милютин, 2003).

С увеличением высоты мест произрастания сосновых лесов на исследуемой территории наблюдается уменьшение длины хвои ($r = -0,50$, при $p=0,005$) и побега ($r = -0,54$, при $p=0,005$), что согласуется с библиографическими данными (Правдин, 1964; Зотикова, Бендер и др., 2009; Steven, Carlisle, 1953). Аналогичной тенденции изменчивости ширины хвои сосны обыкновенной с высотным градиентом Центрального Кавказа, не обнаружено. Корреляции между шириной хвои и высотой мест произрастания сосны практически нет.

Масса сухой хвои в изученных ценопопуляциях *P. sylvestris* колеблется значительно, достоверно значимые различия отмечены между несколькими выборками. Данный показатель ожидаемо связан с длиной и с шириной хвои. Несмотря на это, корреляции массы хвои с высотой мест произрастания сосны обыкновенной на территории Центрального Кавказа не выявлено, что не согласуется с данными, полученными для сосны в горах Новой Зеландии (Нордмайер, 1980).

Продолжительность жизни хвои сосны обыкновенной на ЦК в среднем составляет 3-4 года, как и на Восточно-Европейской равнине, за редким исключением (до 6 лет), тогда как хвоя сосны, произрастающей в Сибири, сохраняется до 8 лет (Правдин, 1964; Милютин и др., 2013). Очевидно, такая высокая продолжительность жизни хвои сосны обыкновенной обусловлена суровыми микроклиматическими условиями на склонах горы Чегет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В природных популяциях *P. sylvestris* на Центральном Кавказе (в пределах Кабардино-Балкарии) по 10 ферментным системам выявлен слабый полиморфизм. Уровень генетической подразделенности ценопопуляций сосны на исследуемой территории, по шкале популяционно-таксономических категорий (Санников и др., 2003), соответствует локальным популяциям. Небольшие значения генетических дистанций между парами выборок Терскол–В.Баксан, Сылтран–Кыртык вероятно можно объяснить теорией гидрохорного расселения семян сосны по берегам рек, что согласуется с данными литературы по другим регионам (Санников и др., 2012); между парами выборок Терскол–Кыртык, Сылтран–Юсеньги, – воздушными переносами между близко расположенными ценопопуляциями, о чем свидетельствует отсутствие существенных генетических различий между выборками Кыртык и Юсеньги (Моллаева и др., 2018).

На Центральном Кавказе выявлена 100% степень устойчивой многолетней фенологической репродуктивной изоляции разновысотных ценопопуляций *P. sylvestris* при разности их альтитуд 350-500 м и более. При уменьшении высотного градиента до 100 м над ур. моря между ними фенологическая изоляция сокращается (до 18%). Выявлена корреляция репродуктивной изоляции с высотой местности, как комплекса факторов и в первую очередь, температурой воздуха в период пыления-«цветения» сосны.

Анализ изменчивости морфометрических показателей пыльцы краснопыльниковой и желтопыльниковой форм *P. sylvestris* в высотном градиенте Центрального Кавказа не выявил четкой линейной зависимости с высотой мест произрастания. При этом, частота встречаемости краснопыльниковой формы растет с увеличением высоты над уровнем моря, достигая 33% в самой высокогорной выборке.

В природных ценопопуляциях сосны обыкновенной на Центральном Кавказе выявлено шесть морфотипов пыльцы, частота встречаемости

которых коррелирует с высотным градиентом, при этом наиболее выраженная связь отмечается между такими аномалиями пыльцы как «гигантское тело», «с одним воздушным мешком» и «с тремя воздушными мешками». В исследуемых выборках сосны отмечено потенциально высокое качество пыльцы (60%), процент аномальности составляет лишь 10-17% от общего числа. Корреляции фертильности пыльцевых зерен *P. sylvestris* в градиенте высоты местности не наблюдается.

На основании многомерного статистического анализа установлены достоверные различия по комплексу признаков зрелых женских шишек. Полученные значения фенотипических дистанций свидетельствуют о высокой степени фенотипической дифференциации. Репродуктивный потенциал шишек в разновысотных ценопопуляциях сосны высокий, полнозернистость семян в шишках составляет 72-93%. Индекс формы шишки коррелирует с высотой местности, такая же тенденция сохраняется и для апофиза шишки. Формовое разнообразие апофизов шишек сосны на исследуемой территории представлено формами *f. gibba* и *f. reflexa*, наиболее распространенным типом апофиза является *f. reflexa*, крючковидный тип, отмечается во всех выборках, доля которого составляет в среднем 62,7%.

Результаты исследования количественных показателей семян *P. sylvestris* на Центральном Кавказе подтверждают общую закономерность увеличения средних размеров семян и крылаток в широтном и высотном диапазоне. Фенотипическое расстояние Махаланобиса (D2) по комплексу морфологических признаков семян в исследуемых популяциях сосны обыкновенной на Центральном Кавказе не превышает 10,8-13,6, что в целом свидетельствует о слабой фенотипической дифференциации выборок по данному признаку. Всхожесть и энергия прорастания семян у более 50% исследуемых разновысотных ценопопуляций сосны на Центральном Кавказе составляет 54-100%, что укладывается в рамках ГОСТ. Выявлено наличие связи энергии прорастания и всхожести с высотой местности; с годовыми осадками, со среднегодовой температурой – нет.

Сравнительный анализ изменчивости морфологических параметров ассимиляционного аппарата *P. sylvestris* в условиях гор ЦК показал зависимость с высотой мест произрастания – с увеличением высоты наблюдается уменьшение длины хвои и побега, что согласуется с литературными данными (Правдин, 1964; Бендер и др., 2013; Steven, Carlisle, 1953). Масса сухой хвои в изученных разновысотных ценопопуляциях *P. sylvestris* существенно варьирует, статистически значимые различия выявлены между некоторыми выборками. Данный показатель ожидаемо коррелирует с длиной и шириной хвои, связи массы хвои с высотой не выявлено.

Коэффициент корреляции между значениями фенетической (D^2) и генетической дистанций (D_{N78}) довольно высок, по сравнению с корреляцией D_{N78} со степенью репродуктивной изоляции. Наличие связи между полученными данными генетических и фенетических дистанций на примере разновысотных ценопопуляций сосны Центрального Кавказа, свидетельствует о согласованности результатов комплексного подхода (генетические и фенетические методы) изучения, что дает возможность его применения в изучении изменчивости ценопопуляций древесных видов растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатурова, М.П. Факторы, обеспечившие формирование популяции сосны на болоте / М.П. Абатурова, Л.В. Хромова // Особенности формирования популяции сосны обыкновенной. – Москва: Наука, 1984. – С. 56-65.

Абдуллина, Д.С. Феногеографический анализ структуры и дифференциации популяций сосны обыкновенной в Якутии: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Абдуллина Динара Сиргажеевна. – Екатеринбург, 2009. – 20 с.

Абдуллина, Д.С. Зонально-географические особенности всхожести семян сосны обыкновенной Западной Сибири / Д.С. Абдуллина, С.Н. Санников, В.А. Корепанов // Известия Оренбургского государственного университета. – 2012. – №6 – С.27-30.

Айрапетян, Ф.И. Фитофенологические исследования в горных странах / Ф.И. Айрапетян // Бот. журн. – 1969. – Т.54, №10. – С. 1558-1570.

Алтухов, Ю.П. Аллозимный полиморфизм в природной популяции ели европейской *Picea abies* / Ю.П. Алтухов, К.В. Крутовский, Н.И. Гафаров // Генетика. – 1986а. – Т.22, №12. – С. 2135-2151.

Альбенский, А.В. Селекция древесных пород и семеноводство / А.В. Альбенский – Ленинград: Гослесбумиздат, 1959. – 306 с.

Бабич, Н.А. Вариативность массовых характеристик семян *Pinus sylvestris* L. в таежной зоне / Н.А. Бабич, А.А. Дрочкова, А.М. Комарова, О.П. Лебедева, М.М. Андропова // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2019. – №2. – С.141-147.

Барченков, А. П. Морфологическая изменчивость и качество семян лиственницы Гмелина / А.П. Барченков // Сибирский экологический журнал. – 2011. – Т. 18, №3. – С. 439-446.

Барченков, А.П. Изменчивость морфологических признаков генеративных органов лиственницы сибирской в бассейне реки Енисей / А.П. Барченков // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. 27, №1-2. – С. 36-42.

Батманов, В.А. Заметки по теории фенологических наблюдений / В.А. Батманов // Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока, ч. 1 – Иркутск: Сибирское книжное изд., 1967. – С. 7-30.

Бендер, О.Г. Морфо-анатомические и ультраструктурные характеристики хвои кедра сибирского на разных высотах произрастания в горах Алтая / О.Г. Бендер, А.П. Зотикова, А.Г. Бендер // «Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы», Труды Международной научно-практической конф. – Томск, 2013. – С.11-13.

Бобров, Е.Г. *Pinus sylvestris* L. на Кавказе, история и систематика / Е.Г. Бобров // Бот. журн. – 1975. – Т. 60, № 10. – С. 1421-1433.

Бобров, Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР / Е.Г. Бобров. – Ленинград: Наука, 1978. – 188 с.

Василевская, Н.В. Морфологическая изменчивость пыльцы *Pinus sylvestris* L в условиях промышленного города (на примере Мончегорска) / Н.В. Василевская, Н.В. Петрова // Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та. – 2014. – №4. – С.7-12.

Видякин, А.И. Применение результатов феногеографических исследований в практике лесного хозяйства России / А.И. Видякин // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 4. – С. 29-34.

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

Видякин, А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке европейской части России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.16 / Видякин Анатолий Иванович. – Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2004. – 48 с.

Видякин, А.И. Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. / А.И. Видякин // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. 24, №2. – С. 159-166.

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. Изменчивость формы шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части СССР / А.И. Видякин // Лесоведение. – 1991. – №3. – С.45-52.

Войчаль, П.И. Опытные культуры сосны из сортированных семян / П.И. Войчаль // ИВУЗ. Лесной журнал. – 1961. – №6. – С. 27-30.

Воробьева, Т.И. Экологическое состояние водных артерий Центрального Кавказа / Т.И. Воробьева, Л.П. Гущина, Е. А. Чередник, Т.В. Реутова, Л.З. Жинжакова. // Известия Кабардино-Балкарского научного центра РАН. – 2010. – № 1 (33). – С. 151-157.

Галушко, А.И. Флора Северного Кавказа / А.И. Галушко. – Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 1978. – Т. 1. – 320 с.

Галушко, А.И. Флора Северного Кавказа / А.И. Галушко. Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 1980. – Т.2. – 352 с.

Гвоздецкий, Н.А. Кавказ. Очерк природы / Н.А. Гвоздецкий. – Москва: Географгиз, 1963. – 264 с.

Герасимов, И.П. Природные условия и естественные ресурсы СССР. Кавказ / И.П. Герасимов. – Москва: Наука, 1966. – 488 с.

Герашенко, И.Н. Особенности гидрографии и гидрологии Северного Кавказа / И.Н. Герашенко // Таврический научный обозреватель. – 2017. – № 3-1(20). – С. 106-113.

Глотов, Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки / Н.В. Глотов // Экология. –1983. – №1– С. 3-10.

Гончаренко, Г.Г. Исследование генетической структуры и уровня дифференциации у *Pinus sivestris* L. в центральных и краевых популяциях Восточной Европы и Сибири / Г.Г. Гончаренко, А.Е. Силин, В.Е. Падутов // Генетика. – 1993. – Т.29, №12. – С. 2019-2037.

Гончаренко, Г.Г. Популяционная и эволюционная генетика сосен Восточной Европы и Сибири / Г.Г. Гончаренко, А.Е. Силин – Минск.: Технология, 1997. – 191 с.

ГОСТ – 14161-86. Семена хвойных пород. Посевные качества. – Москва. – 1986. – 20 с.

ГОСТ – 13056.7-93 Семена деревьев и кустарников. Методы определения жизнеспособности. – Москва. – 1995. – 40 с

ГОСТ – 13056.6-97 Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести. – Минск. – 1998. – 32 с.

Грибанов, Л.Г. Семена сосны из ленточных боров Обь-Иртышского междуречья / Л.Г. Грибанов // В кн.: Труды КазНИИЛХ. – Алма-Ата: Казахское гос. изд., 1959. – Т. II, – С.59-69.

Гришина, И.В. Фенология вылета пыльцы в популяциях сосны на болоте и суходоле / И.В. Гришина // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. – Свердловск, 1978. – С. 12-14.

Гулисашвили, В.З. Растительность Кавказа / В.З. Гулисашвили, Л.Б. Махатадзе, Л.И. Прилипко. – Москва: Наука, 1975. – 231 с.

Дылис, Н. В. О самоопылении и разносе пыльцы лиственницы / Н.В. Дылис // Докл. АН СССР. – 1948. – Т. 40, № 4. – С. 673–676.

Земляной, А.И. Особенности микроспорогенеза у кедра сибирского на Алтае / А.И. Земляной // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. – 1971. – № 15, Вып. 3. – С.51-58.

Зотикова, А.П. Структура и функция ассимиляционного аппарата кедра сибирского в горах Центрального Алтая / А.П. Зотикова, О.Г. Бендер // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2009. – Т. 2, № 1. – С. 80-89.

Зуева, Г.В. Фертильность пыльцы сосны обыкновенной. / Г.В. Зуева, С.Г. Махнева // Леса Урала. – Екатеринбург: УЛТИ, 1993. – С. 35-46.

Калашник, Н.А. Аномалии пыльцы у сосны обыкновенной в различных экологических условиях / Н.А. Калашник // Бюллетень Ботанического сада Саратовского гос. ун-та. – 2012. – №10 – С.46-52.

Каппер, О.Г. Хвойные породы / О.Г. Каппер. – Москва-Ленинград: Гослесбумиздат, 1954. – 304 с.

Кереев, К.Н. Почвы степной зоны Кабардино-Балкарской АССР / К.Н. Кереев, Б.Х. Фиапшев. – Нальчик: Кабардино-Балкарское кн. изд-во, 1966. – 100 с.

Ковалев, П.В. Геоморфологические исследования в Центральном Кавказе (бассейн р. Баксан) / П.В. Ковалев. – Харьков, 1957. – 160 с.

Коваль, И.П. Экологические функции горных лесов Северного Кавказа / И.П. Коваль, Н.А. Битюков. – Москва: ВНИИЦлесресурс, 2000. – 480 с.

Козубов, Г.М. О краснопыльничковой форме сосны обыкновенной / Г.М. Козубов // Бот. журн. – 1962. – Т. 47, № 2. – С. 276-283.

Кокорин, Д.В. Формовое разнообразие пихты сибирской в южных районах Средней Сибири / Д.В. Кокорин, Л.И. Милютин // Лесоведение. – 2003. – № 4. – С. 32-35.

Корочкин, Л.И. Генетика изоферментов / Л.И. Корочкин, О.Л. Серов, А.И. Пудовкин. – Москва: Наука, 1977. – 275 с.

Крутовский, К.В. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica*. Сообщ. IV Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями / К.В. Крутовский, Д.В. Политов, Ю.П. Алтухов // Генетика. – 1989. – Т.25, №11. – С. 2009-2032.

Кузьмина, Н.А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье / Н.А. Кузьмина // Селекция хвойных пород Сибири. – Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1978. – С. 96-120.

Кузьмина, Н.А. Изменчивость шишек и семян сосны обыкновенной в Приангарье / Н.А. Кузьмина // Селекция, генетика и семеноводство

древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов: Тез. докл. и сообщ. На Всесоюз. науч.-техн. совещ. Ч. 1. – Москва, 1980. – С. 135-138.

Куприянова, М.К. Изучение видов фенологической изменчивости растений: на примере сезонного развития сосны и березы в Свердловской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.00 / Куприянова Маргарита Константиновна. – Свердловск, 1970. – 24 с.

Курдиани, С.З. Деление *Pinus sivestris* L. на расы / С.З. Курдиани // Лесопром. вестн. – 1908. – № 26. – С. 237-240

Ларионова, Л.Я. Генетическая структура и дифференциация разновысотных популяций пихты сибирской в Западном Саяне / Л.Я. Ларионова, А.К. Экарт // Экологическая генетика. – 2005. – Т. III, №2. – С. 22-28.

Лаур, Н.В. Происхождение, распространение, систематика и некоторые подходы при селекции *Pinus sylvestris* L. / Н.В. Лаур, А.П. Царев // Лесной вестник. – 2002. – №2. – С.8-13.

Лебедев, А.Г. Анализ изменчивости и количественных признаков хвои в популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / А.Г. Лебедев // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2014. – Т. 16, № 5. – С. 205-209.

Лесной план Кабардино-Балкарской Республики на 2019-2028 годы. – Нальчик, 2018. – 205 с.

Луганская, С.Н. Изменчивость массы, энергии прорастания и всхожести семян сосны обыкновенной по Свердловской области / С. Н. Луганская // Леса Урала и хозяйство в них: Сб. науч. тр.– Екатеринбург: Уральский гос. лесотехн. ун-т. 2001. – Вып. 21. – С. 227-236.

Луганская, С.Н. Содержание семян в шишках сосны обыкновенной / С. Н. Луганская, С.В. Залесов, В.Н. Луганский, В.А. Корепанов // Леса Урала и хозяйство в них: Сб. науч. тр.– Екатеринбург: Уральский гос. лесотехн. ун-т., 2002. – Вып. 22. – С. 135-142.

Малышев, А.А. Процессы развития и роста культурных растений в высокогорных зонах северного склона Западного Кавказа / А.А. Малышев // Доклады АН СССР. – 1958. – С. 12-15.

Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев. – Москва: Наука, 1973. – 284 с.

Мамаев, С.А. Географическая изменчивость семян сосны обыкновенной / С.А. Мамаев // Вопросы географической изменчивости на Урале / Тр. Ин-та экологии растений и животных. – Свердловск, 1970. – Вып. 75. – С. 3-35.

Мамаев, С.А. Уровни изменчивости анатомо-морфологических признаков сосны / С.А. Мамаев // Записки Свердловского отделения ВБО. – 1970. – С. 50-67.

Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев– Москва: Наука, 1973. – 284 с.

Маслов, П.Е. Северный Кавказ / П.Е. Маслов. – Москва: АН СССР, 1957. – 507 с.

Махнева, С.Г. Показатели пыльцы сосны обыкновенной в биомониторинге техногенного загрязнения среды (на примере двух промышленных центров Урала) / С.Г. Махнева // «Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования»: сборник статей V Всероссийской научно-практической конференции. – Нижний Тагил, 2017. – С.230-237.

Медведев, А.Н. Использование корреляционной зависимости между всхожестью и энергией прорастания семян для ускорения их анализа / А.Н. Медведев, Г.К. Кравченко // ИВУЗ. Лесной журнал. – 1969. – №4. – С.130-132.

Милютин, Л.И. Исследование популяций лиственниц методами фенетики / Л.И. Милютин // Фенетика популяций. – Москва, 1982. – С.255-260.

Милютин, Л.И. Сосна степных и лесостепных боров Сибири / Л.И. Милютин, Т.Н. Новикова, В.В. Тараканов, И.В. Тихонова. – Новосибирск: «Гео», 2013. – 127 с.

Моллаева, М.З. Репродуктивная фенологическая изоляция разновысотных популяций сосны Коха на Центральном Кавказе (в условиях Баксанского ущелья) / М.З. Моллаева // Известия Самарского научного центра РАН. – 2015. – Т 17, №4. – С.370-375.

Моллаева, М.З. Морфологические изменения пыльцы сосны обыкновенной на Центральном Кавказе / М.З. Моллаева // Современные проблемы экспериментальной ботаники. Материалы I Международной конф. молодых ученых. – Минск, 2017. – С. 192-195.

Моллаева, М.З. Морфологические параметры хвои сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в условиях гор Центрального Кавказа / М.З. Моллаева // в кн: Горные экосистемы и их компоненты. – Нальчик, 2019. – С.81.

Моллаева, М.З. Генетическая дифференциация разновысотных популяций сосны обыкновенной на Центральном Кавказе / М.З. Моллаева, Ф.А. Темботова, О.Е. Черепанова, С.Н. Санников // Современные подходы и методы в защите растений. Мат-лы Всероссийской научно-практической конф. с международным участием:». – Екатеринбург, 2018. –С.182-183.

Моллаева, М.З. Фенологическая изоляция разновысотных популяций *Pinus sylvestris* L. на северном макросклоне Центрального Кавказа / М.З. Моллаева, Ф.А. Темботова // Горные экосистемы и их компоненты. – Нальчик, 2019. – С. 82.

Моллаева, М.З. Морфометрические параметры ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в горах Центрального Кавказа / М.З. Моллаева // Лесоведение. – 2021. – №3. – С. 406-414.

Моллаева, М.З. Качество и аномалии пыльцы сосны обыкновенной на Центральном Кавказе / М.З. Моллаева, Ф.А. Темботова // Известия РАН. Серия биологическая. – 2022. – №3. – С.272-278.

Молчанов, А.А. География плодоношения главнейших древесных пород в СССР / А.А. Молчанов. – Москва: Наука, 1967. – 104 с.

Монозон-Смолина, М.Х. К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus* / М.Х. Монозон-Смолина // Бот. журн. – 1949. – № 4. – С. 352-380

Ней М. Молекулярная эволюция и филогенетика / М. Ней, С. Кумар. – Киев: КВЦ, 2004. – 418 с.

Некрасов, В.И. Особенности формирования популяций сосны обыкновенной / В.И. Некрасов – Москва: Наука, 1984. – 128 с.

Некрасова, Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири / Т.П. Некрасова. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1959. – 132 с.

Некрасова, Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Западной Сибири / Т.П. Некрасова. – Новосибирск: Наука, 1983. – 169 с.

Некрасова, Т.П. Плодоношение пихты сибирской / Т.П. Некрасова, А.П. Рябинков. – Новосибирск: Наука. Сибирское отд.-ние, 1978. – 150 с.

Нечаев, Ю.А. Лесные богатства Кабардино-Балкарии / Ю.А. Нечаев. – Нальчик: Кабардино-Балкарское кн. изд-во, 1960. –144 с.

Николаева, А.Н. Биологический календарь кедра сибирского в Западном Саяне // Фенологические методы изучения лесных биогеоценозов. – Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1975. – С.123-139.

Носкова, Н.Е. Микроспорогенез и формирование пыльцы у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях современного климата Сибири / Н.Е. Носкова, И.Н. Третьякова, Е.Н. Муратова // Известия РАН. Серия биологическая. – 2009. – №3. – С.379-384.

Орлова, Л.В. Сосны России (*Pinus* L., Pinaceae): систематика и география: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Орлова Лариса Владимировна, – Санкт-Петербург, 2000. – 23 с.

Пак, Л.Н. Изменчивость показателей качества семян *Pinus sylvestris* L. на территории Забайкальского края / Л.Н. Пак // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2019. – № 6(372). – С. 262–269.

Панов, В.Д. Река Терек: гидрография и режим стока / В.Д. Панов, А.А. Базелюк, П.М. Лурье. – Ростов-на-Дону: ООО "Донской издательский дом", 2015. – 606 с.

Петрова, И.В. Фенология вылета пыльцы в разновысотных популяциях *Pinus sylvestris* L. в горах Карпат, Северного Кавказа и Южного Урала / И.В. Петрова, В.В. Онищенко // Флористические и геоботанические исследования европейской России. – Саратов. 2000. – С. 39.

Петрова, И.В. Геногеография популяций *Pinus sylvestris* L. Большого Кавказа и Крыма / И.В. Петрова, С.Н. Санников, Ф.А. Темботова, Н.С. Санникова, В.С. Фарзалиев, М.З. Моллаева, Е.В. Егоров // Экология. – 2017. – №6. – С. 431-439.

Петрова, И.В. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной / И.В. Петрова, С.Н. Санников. – Екатеринбург: УрО РАН, 1996. – 156 с.

Петрова, И.В. Репродуктивная изоляция и дизруптивный отбор как факторы генетической дивергенции популяций *Pinus sylvestris* L. / И.В. Петрова, С.Н. Санников, О.Е. Черепанова, Н.С. Санникова // Экология – 2013– №4. – С. 268-274.

Петрова, И.В. Репродуктивная изоляция и генетическая дифференциация горных популяций *Pinus sylvestris* L. и *Pinus pallasiana* D. / И.В. Петрова, С.Н. Санников, Н.С. Санникова // Горные экосистемы и их компоненты. – Нальчик: КБНЦ РАН, 2012. – С. 223-224.

Петрова И.В. Изоляция и дифференциация некоторых западносибирских популяций *Pinus sylvestris* L. / И.В. Петрова, О.Е. Черепанова // Мат-лы IV Международного симпозиума. – Томск, 2014. – С. 93-95.

Пименов, А.В. Морфология и качество пыльцы желто- и краснопыльничковой форм *Pinus sylvestris* L. в болотных и суходольных условиях произрастания (Томская область) / А.В. Пименов, Т.С. Сидельникова, С.П. Ефремов // Ботанический журнал. – 2011. – Том 96, №3. – С. 367-375.

Пихельгас, Э.И. Качество семян сосны обыкновенной в зависимости от окраски семян / Э.И. Пихельгас // Сборник научных трудов Эстонской с.-х. академии. – 1963. – №29. – С.10-20.

Пихельгас, Э.И. Основы селекции сосны обыкновенной в условиях Эстонской ССР: автореф. дис. ... докт. с-х. наук: 06.00.00 / Пихельгас Эндель Иоханнесович, Тарту, – 1971. – 38 с.

Погрибный, О. Изменчивость шишек реликтовой сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в популяциях украинских Карпат / О. Погрибный, С. Жмурко, В. Заячук // *Stiinta agricola*. – 2013. – № 2. – С. 74-79.

Подгорный, Ю.К. Ландшафтный метод идентификации популяционных систем растений в горных условиях / Ю.К. Подгорный // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюз. совещ. – Москва, 1988. – С.273.

Подгорный, Ю.К. Закономерности формирования популяционной структуры горных растений и пути их использования в интродукции, селекции, охране генофондов (на примере сосны крымской): автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05 / Подгорный Юлий Кириллович, – Москва, 1995. – 52с.

Политов, Д.В. Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов / Д.В. Политов, К.В Крутовский, Ю.П. Алтухов // Генетика. – 1992. – Т.27, №4. – С. 93-114.

Попов, П.П. Популяционная структура ели сибирской в зоне интрогрессивной гибридизации с елью европейской / П.П. Попов // Лесоведение. – 1991. – №5. – С.26-32.

Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Л.Ф. Правдин – Москва: Наука, 1964. – 190 с.

Пугач, Е.А. Цветосеменные формы у сосны обыкновенной / Е.А. Пугач // Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. – Воронеж, –1976. – С.30-34.

Путенихин, В.П. Лиственница Сукачева на Южном Урале: изменчивость, популяционная структура и сохранение генофонда / В.П. Путенихин. – Уфа: УНЦ РАН, 1993. – 195 с.

Путенихин, В. П. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура / В. П. Путенихин, Г. Г. Фарукшина, З. Х. Шигапов. – Москва: Наука, 2004. – 275 с.

Путенихин, В.П. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура) / В.П. Путенихин, З.Х. Шигапов, Г.Г. Фарукшина. – Москва: Наука, 2005. – 180 с.

Рейнгард, А.Л. Четвертичная система и геоморфология. Северный Кавказ / А.Л. Рейнгард // Геология СССР. – Москва: Госгеолиздат, – 1947. –Т. 9, 158 с.

Саблирова, Ю.М. Типологическое разнообразие, состояние и распространение сосновых лесов Баксанского ущелья (Центральный Кавказ) / Ю.М. Саблирова, Ф.А. Темботова, Р.Х. Пшегусов // Известия Самарского НЦ РАН. – 2015. – Т.17, №4-2. – С.389-394.

Салпагаров, А.Д. Геоэкологические признаки и предпосылки сезонного развития растительности Северо-Западного Кавказа: на примере Тебердинского заповедника: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 25.00.36 / Салпагаров Артур Джапарович. – Ростов-на Дону, 2002. – 19 с.

Санников, С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной / С.Н. Санников. – Москва: Наука, 1992. – 264 с.

Санников, С.Н. Изоляция и типы границ популяций у сосны обыкновенной / С.Н. Санников // Экология. – 1993. – №1. – С. 4-11.

Санников, С.Н. Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем. – Екатеринбург: УрО РАН, 2010. – 133 с.

Санников, С.Н. Популяционная структура сосны обыкновенной в Зауралье / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Гришина // Лесоведение. – 1976. – №1. – С.76-81.

Санников, С.Н. Дифференциация популяций сосны обыкновенной / С.Н. Санников, И.В. Петрова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 174 с.

Санников, С.Н. Очерки по теории лесной популяционной биологии / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова. – Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2012. – 272 с.

Санников, С.Н. Альтернативные пути миграций *Pinus sylvestris* L. из Южной Сибири в Европу и Малую Азию / С.Н. Санников, Е.В. Егоров // Известия РАН. Серия биологическая. – 2015. – № 5. – С. 461-467.

Сафаров, И.С. Леса Кавказа. Социально-экологические функции / И.С. Сафаров, В.А. Олисаев. – Владикавказ: ИП, 1991. – 262 с.

Семенова, А.М. Фенологическое развитие субальпийских лугов Юго-Осетии / А.М. Семенова // Советская ботаника. – Москва-Ленинград: Изд-во АН СССР, 1939. – №4. – С.95-110с.

Семериков, В.Л. Дифференциация сосны обыкновенной по аллозимным локусам: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Семериков Владимир Леонидович, – Москва, 1992. – 20 с.

Семериков, В.Л. Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной / В.Л. Семериков, А.В. Подогаз, А.В. Шурхал // Экология. – 1993. – №1. – С. 18-25.

Семериков, В.Н. Изучение дифференциации популяций на основе изменчивости хлоропластных микросателлитных локусов у видов рода *Pinus* в Крыму и на Кавказе/ В.Н. Семериков // «Экология. Генетика. Эволюция: Материалы конференции молодых ученых, посвященной 115-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского – Екатеринбург, 2015. – С. 129-137.

Серебрянный, Л.Р. Растительность центральной части высокогорного Кавказа в голоцене / Л.Р. Серебрянный, Н.А. Гей, Р.Н. Джиноридзе, Э.О.

Ильвес, Е.С. Малясова, Е.И. Скобеева // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. – 1980. – №50.– С.123-138.

Соколов В.Е. Млекопитающие. Насекомоядные / В.Е. Соколов, А.К. Темботов. – Москва, 1989. – С. 3-27.

Старикова, Н.В. Особенности биоразнообразия естественной дендрофлоры КБР // Проблемы биологического разнообразия Северного Кавказа / Н.В. Старикова // Тез. докл. Региональной научной конф. – Нальчик, 2001. – С. 56.

Стрельцова, С.Г. О фенологической и генетической дифференциации разновысотных популяций сосны обыкновенной на Южном Урале / С.Г. Стрельцова, С.Н. Санников, И.В. Петрова, Ю.А. Янбаев. – Москва, 1991. – 13 с.

Сунцов, А.В. Изменчивость сосны обыкновенной в маргинальных популяциях на территории МНР / А.В. Сунцов // Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики: тез. докл. междунар. конф. – Москва: Наука, 1986. – С. 104-105

Сурсо, М.В. Генетический полиморфизм популяций хвойных Европейского Севера / М.В. Сурсо // Известия Самарского НЦ РАН. – 2009.– Т. 11, № 1-3. – С. 389-393.

Темботова, Ф.А. Леса северного макросклона Центрального Кавказа (эльбрусский и терский варианты поясности / Ф.А. Темботова, Р.Х. Пшегусов, Ю.М. Тлупова // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. – Москва: КМК, 2012. – Т. 1. – С. 249-259.

Темботова, Ф.А. Изменчивость пыльцы желто- и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории национального парка “Приэльбрусье” (Центральный Кавказ) / Ф.А. Темботова, М.З. Моллаева, Р.Х. Пшегусов // Известия Дагестанского государственного педагогического ун-та. Естественные и точные науки. – 2017. – Т. 11, № 4. – С. 55-61.

Теплых, А.А. Посевные качества семян сосны обыкновенной и ели европейской в республике Марий эл / А.А. Теплых // Лесхоз. информ.: Электрон. сетевой журн. – 2016. – №1. – С. 17-24.

Тихонова, И.В. Морфологические признаки пыльцы в связи с состоянием деревьев сосны в сухой степи / И.В. Тихонова // Лесоведение. 2005. – № 1. – С. 63-69.

Третьякова, И.Н. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты / И.Н. Третьякова – Новосибирск: Наука, 1990. – 157 с.

Тупицын, С.С. Уровень тератогенеза как показатель состояния биообъекта в разных экологических условиях / С.С. Тупицын, Н.Е. Рябогина, Л.С. Тупицына // Известия Самарского НЦ РАН. – 2012. – Т.14, №1-(3), – С. 822-828.

Филиппова, Т.В. Изоляция и генетическая дифференциация разновысотных популяций сосны обыкновенной на Урале / Т.В. Филиппова // Лесоведение. – 2002. – №4. – С.37-43.

Филиппова, Т.В. Феногенеогеография популяций сосны обыкновенной на Урале / Т.В. Филиппова, С.Н. Санников, И.В. Петрова, Н.С. Санникова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2006. – 121 с.

Черепнин, В.Л. Географическая изменчивость качества семян сосны обыкновенной в Западной Сибири и Казахстане// Селекция хвойных пород. – Красноярск., 1978. – С. 121-133.

Черепнин, В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной / В.Л. Черепнин. – Новосибирск: Наука, 1980. – 183 с.

Чернодубов, А.И. Изменчивость морфолого-анатомических признаков сосны обыкновенной в островных борах юга Русской равнины / А.И. Чернодубов // Лесоведение. – 1994. – №2 – С. 28-35.

Шигапов, З.Х. Генетическая изменчивость и дифференциация природных популяций сосны обыкновенной / З.Х. Шигапов, Р.М. Бахтиярова, Ю.А. Янбаев // Генетика. – 1995. – Т.31, №10. – С.1386-1393.

Шурхал, А.В. Изучение генетической изменчивости крымской сосны *Pinus pallasiana* Asch., Graebn.) / А.В. Шурхал, А.В. Подогас, Л.А. Животовский, Ю.К. Подгорный // Генетика. – 1988. – Т.24, №2. – С. 311-315.

Шхагапсоев, С.Х. Растительный покров Кабардино-Балкарии / С.Х. Шхагапсоев. – Нальчик: Тетраграф, 2015. – 350 с.

Шхагапсоев С.Х. Растительный покров Кабардино-Балкарии и его охрана / С.Х. Шхагапсоев, В.Б. Волкович. – Нальчик: Эльбрус, 2002. – 95 с.

Шхагапсоев, С.Х. Анализ естественной дендрофлоры Кабардино-Балкарии / С.Х. Шхагапсоев, Н.В. Старикова. – Нальчик: Изд-во КБГУ, 2002.– 202 с.

Шхагапсоев С.Х. Ценофлора лесов Кабардино-Балкарии / С.Х. Шхагапсоев, Л.Б. Курашева. – Нальчик: Изд-во ФГКОУ ВПО Краснодарский ун-т МВД РФ, 2011. – 242 с.

Щукин, И.С. Очерки геоморфологии Кавказа / И.С. Щукин. – Москва, 1926. – 200 с.

Ямбуров, М.С. Структура мужских побегов и качество пыльцы «ведьминой метлы» сосны обыкновенной / М.С. Ямбуров // Вестник Томского государственного ун-та. – Биология. – 2008. – №3. – С.42-47.

Allen, G.A., Morphological and genetic variation in disjunct populations of the avalanche lily *Erythronium montanum* / G.A. Allen, J.A. Antos, A.C. Worley, T.A. Sutill, R.J. Hebda // Canadian journal of botanic. – 1996. – Vol.74, №3 – P. 403 - 412.

Ewers, F. W., Schmid R. Longevity of needle fascicles of *Pinus longaeva* (Bristlecone Pine) and other North American pines / F.W. Ewers, R.Schmid // Oecologia: journal. – 1981. – Vol. 51, P. 107–115. – DOI:10.1007/BF00344660

Koch, K. Dendrologie: Die Cupuliferen, Coniferen und Monocotylen enthaltend / K. Koch – Berlin , 1873. – 424 p.

Lindgren, D. The relationship between self-fertilization, empty seeds and seeds originating selfing as a consequence of polyembryony. / D. Lindgren – Studia Forestalia Suecica– 1975 – №126 – P.1-24

Mirov, N. T. The Genus *Pinus* / N.T Mirov – New York: The Ronald Press Company. – 1967. – 602 p.

Mollaeva, M.Z. Genetic Differentiation of the Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Populations Along the Altitudinal Gradient in the Central Caucasus (within Kabardino-Balkaria) / M.Z. Mollaeva, O.E. Cherepanova, F.A. Tembotova, S.N. Sannikov // AIP: Modern Synthetic Methodologies for Creating Drugs and Functional Materials Proceedings of the II International Conference. – 2019. – C. 030014-030018.

Moran, G.F. The genetic structure and conservation of the fine natural populations of *Pinus radiata* / G.F. Moran, J.C. Bell, K.G. Eldridge // Can. J. Forest. Res. – 1988. – P. 506-514.

Muona, O. Analysis of linkage in *Picea abies* / O. Muona, R. Yazdany, G. Lindqvist // Hereditas. – 1987. – Vol.106. – P. 31-36.

Muona, O. Genetic change between life stage in *Pinus sylvestris*: allozyme variation in seeds and planted seedlings / O. Muona, R. Yazdany, D. Rudin // Silvae Genet., – 1987 a, – Vol.36. – P. 30-42.

Nei, M. Genetic distance between populations / M. Nei // Amer. Naturalist. – 1972. – Vol. 106. – P. 283-292

Nordmeyer, A.H. Phytomass in different tree stands near timberline / A.H. Nordmeyer // Mountain environments and subalpine tree growth. Eds Benecke U Davis M.R. New Zealand Forest Service/ Forest Research Institute. – 1980 – No 70. – P 111-124.

Petrova, I.V. Allozyme polymorphism and differentiation of *Pinus sylvestris* L. populations in Greater Caucasus / I.V. Petrova, S.N. Sannikov, F.A. Tembotova, V.S. Farzaliev, M.Z. Mollaeva // International Conference "Innovative Approaches to conservation of biodiversity"/ Baku. – 2016. – P. 73

Shuster, W.S. Gene flow in limber pine:evidence from pollination phenology and genetic differentiation along an elevational transect / W.S. Shuster, D.L. Alles, J.B. Mitton // Amer. J. Bot. – 1989 – Vol.76 №9. – P. 1395-1403.

Steven, C. De Pinibus taurico-caucasicis / C.Steven // Bull. Soc. Nat. Moscou. – 1838. – № 11. – P. 43-53

Steven, H.M. The native pinewoods of Scotland / H.M. Steven, A. Carlisle – Edinburgh. London. 1959. – 368 p.

Valero-Galván, J. Seed Characteristics and Nutritional Composition of Pine Nut from Five Populations of *Pinus cembroides* from the States of Hidalgo and Chihuahua / J. Valero-Galván, M. Reyna-González, P.A. Chico-Romero, N.D. R.Martínez-Ruiz, J.A. Núñez-Gastélum, A. Monroy-Sosa, M.E. Ruiz, R. González Fernández – Mexico, *Molecules*, – 2019, – 24. – P.2057-2064.

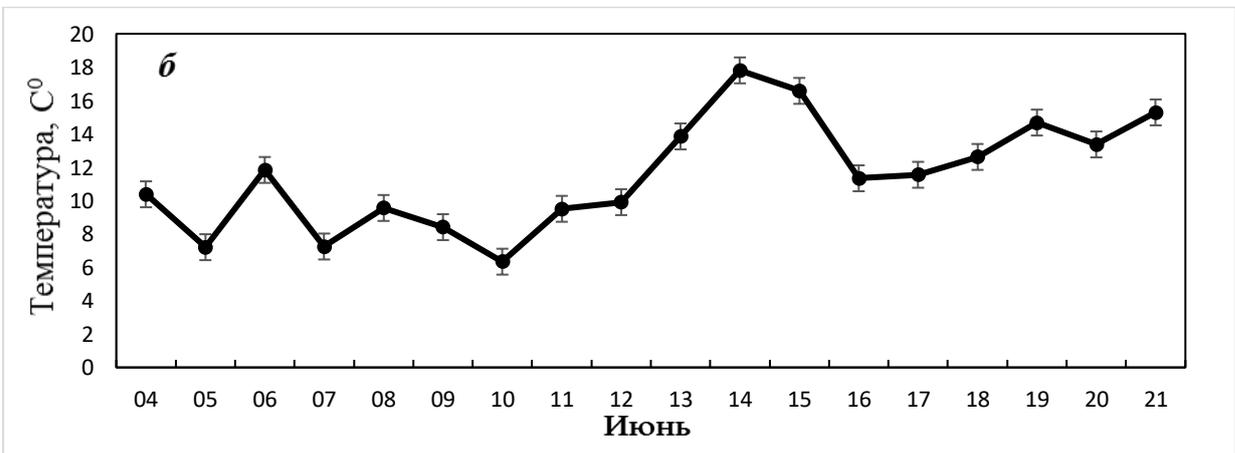
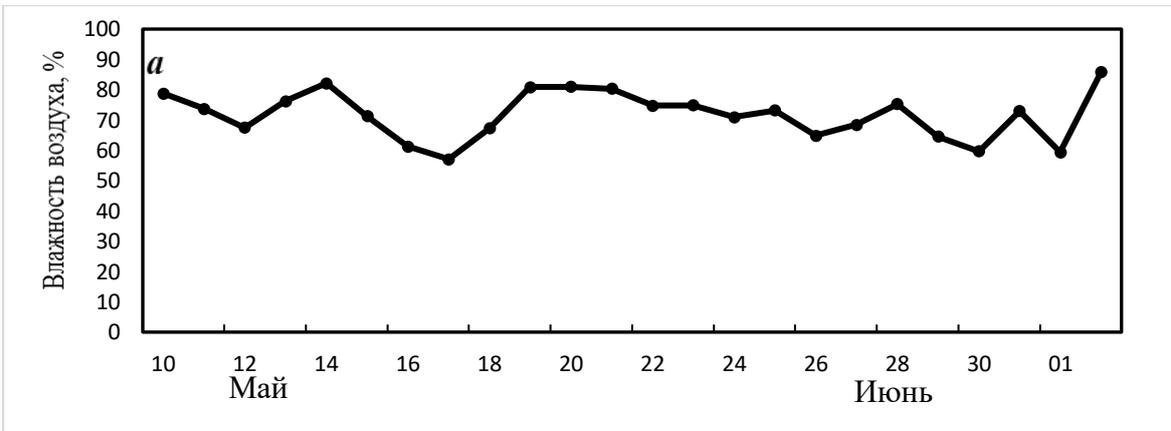
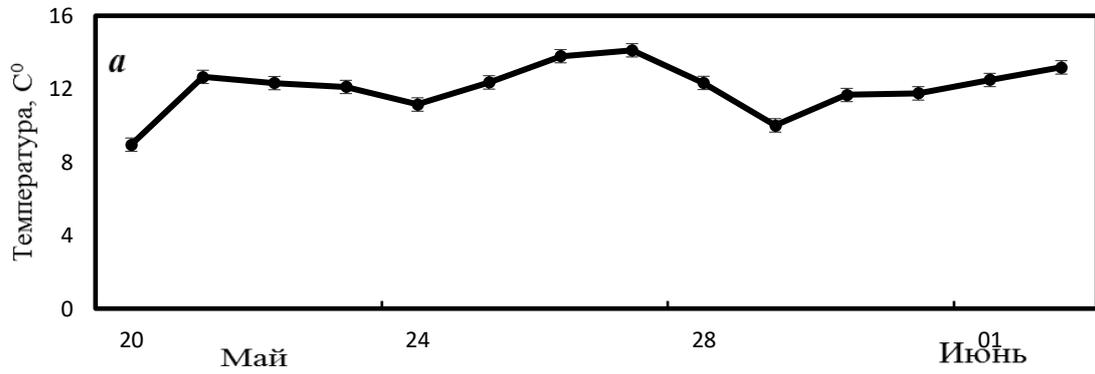
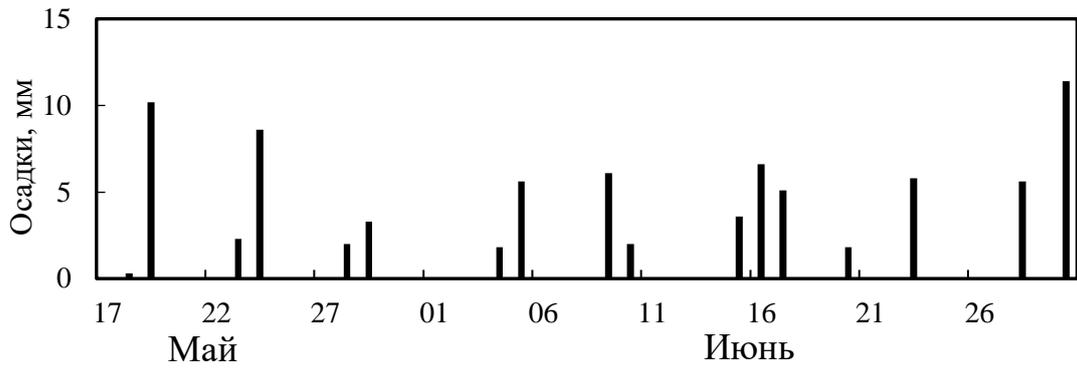
Wright, S. Variability within and among natural populations / S. Wright // *Evolution and Genetics of populations*. – 1978 – Vol.4. – Chicago-London: University of Chicago Press. – P. 89-103.

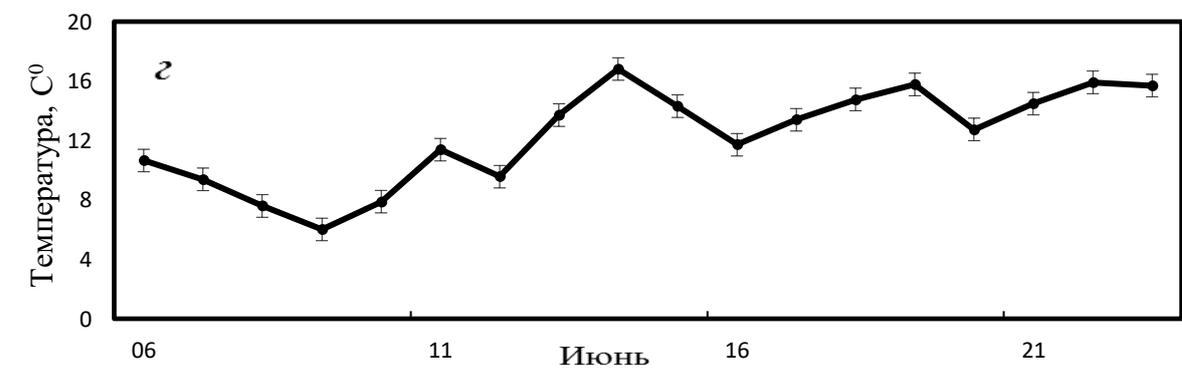
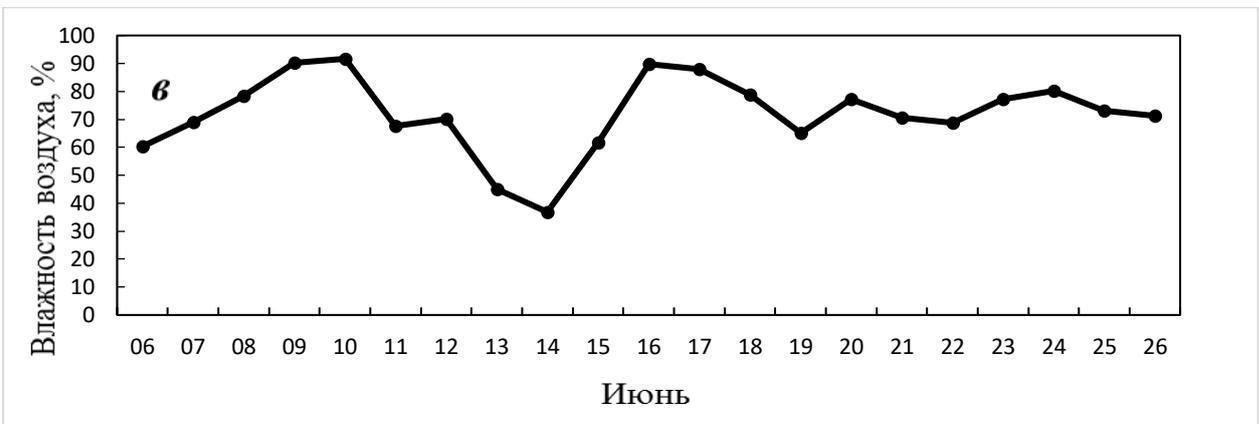
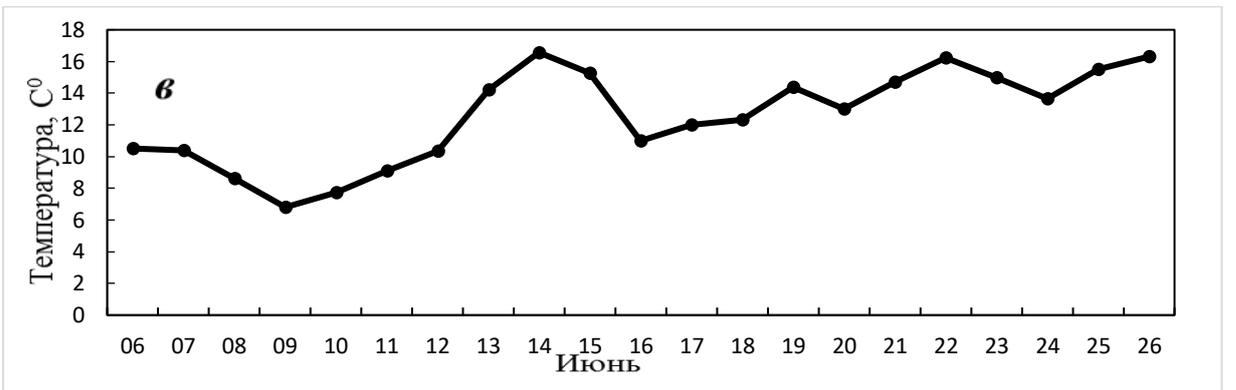
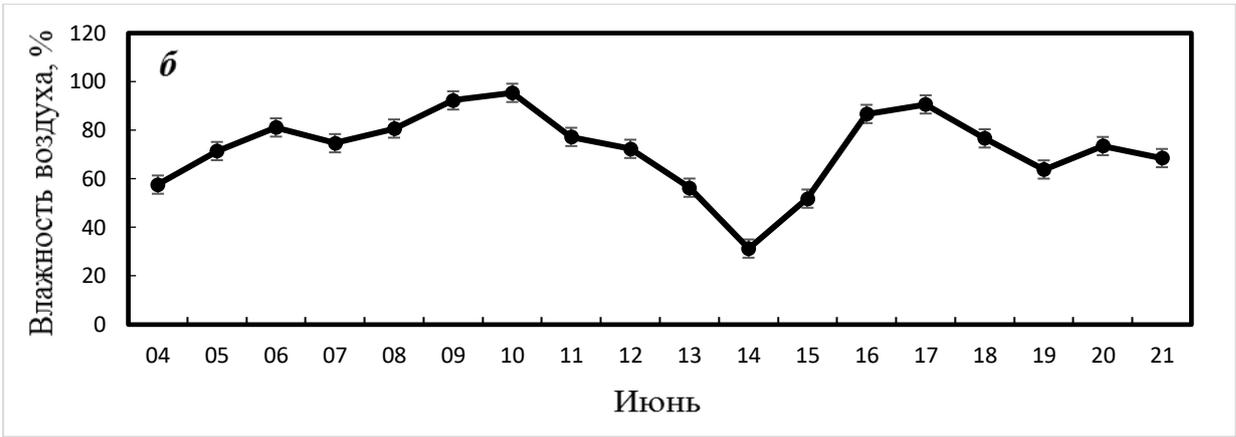
Yazdany, R. Genetic structure of a *Pinus sylvestris* L. seed-tree stand and naturally regenerated understory / R. Yazdany, O. Muona, D. Rudin, A. E. Szmidt // *Forest Sci.* – 1985. – Vol.31 – № 2. – P. 430-436.

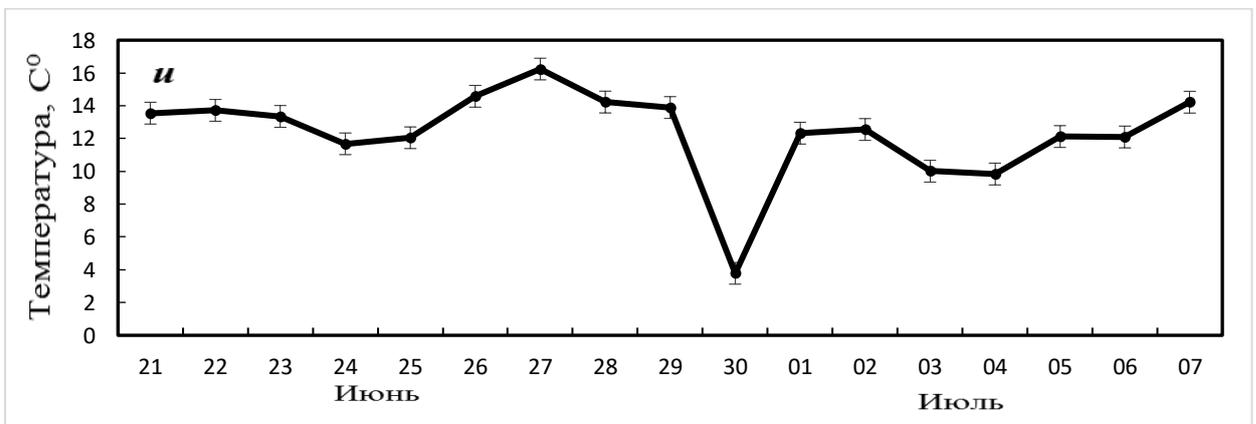
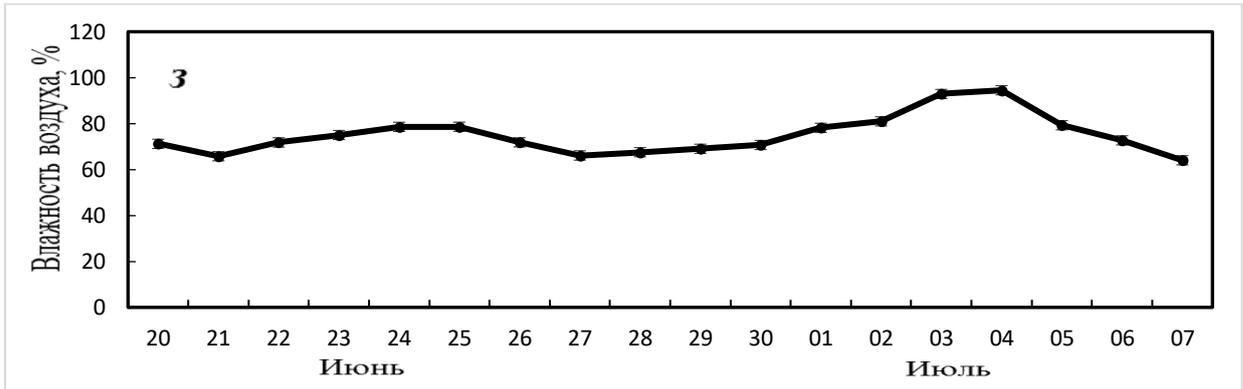
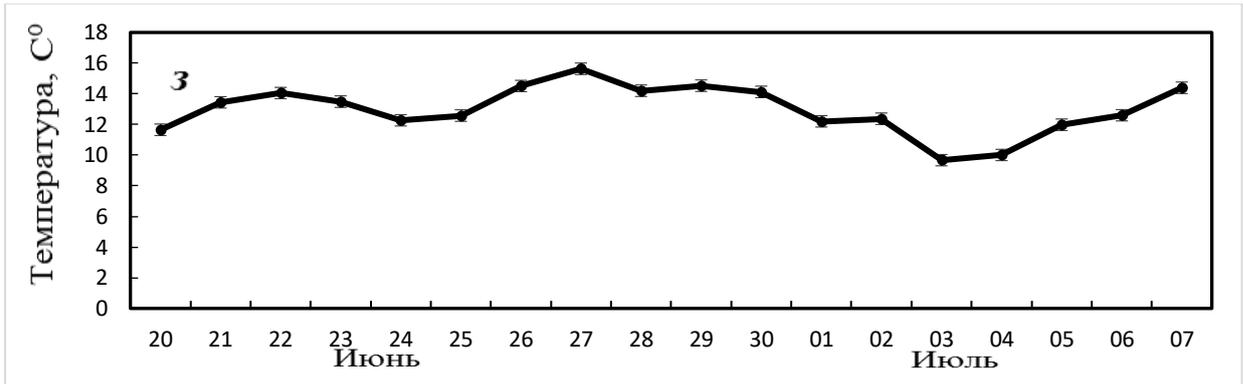
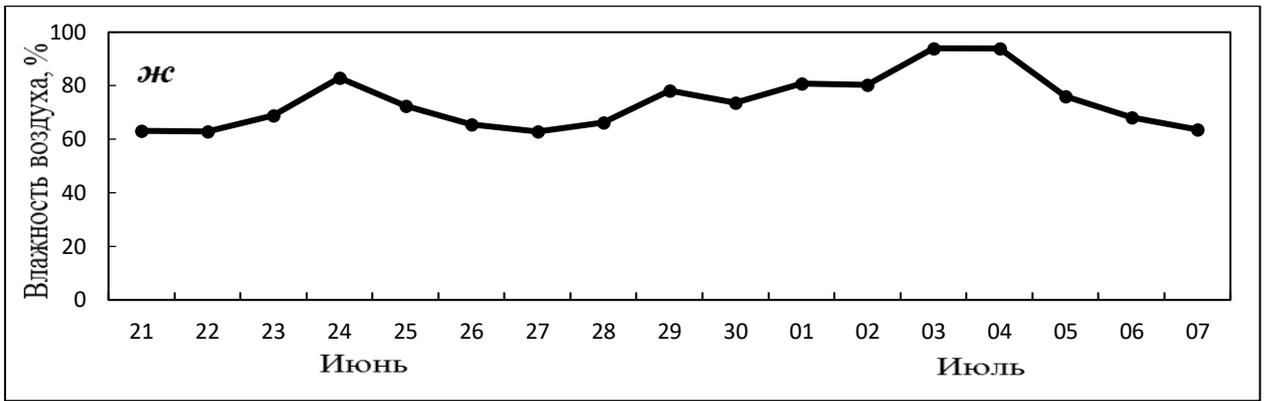
Yeh, F.C. Electrophoretic and morphological differentiation of *Picea sitchensis*, *Picea glauca* and their hybrids / F.C. Yeh, J.T. Arnott // *Can.J. Forest. Res.* – 1986. – Vol.16, – P. 791-798.



Рисунок 1 – Дифференциация окраски красно- и желтопыльниковой форм сосны на Центральном Кавказе







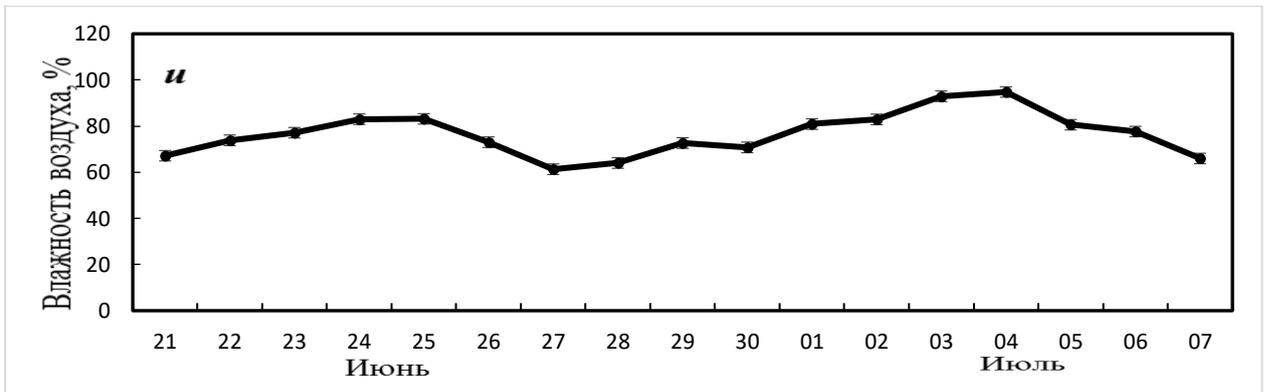


Рисунок 1 – Динамика температуры и влажности воздуха, количество осадков в период пыления – «цветения» разновысотных ценопопуляций *P. sylvestris* в Баксанском ущелье в 2016 г: а) – в ПП В. Баксан (1500 м), б) – Сылтран (1900 м); в) – Юсеньги (1800 м); г) – в Адыр-Су 1(2000 м); д) – Адыр-Су 2 (2350 м); ж) – Джантуган (в 2350 м); з) – Чегет (2400 м); и) – Терскол (2500 м).

ПРИЛОЖЕНИЕ 4

Таблица 1 – Фенотипические дистанции Махаланобиса (D^2) по количественным признакам шишек сосны обыкновенной на Центральном Кавказе

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	***													
2	16.35	***												
3	12.14	3.55	***											
4	16.81	4.97	9.83	***										
5	13.61	1.09	3.41	8.53	***									
6	10.89	28.71	26.05	17.53	30.82	***								
7	15.06	5.38	12.12	1.9	7.97	18.8	***							
8	1.20	17.5	11.87	21.6	12.58	17.33	19.37	***						
9	16.22	2.79	8.11	1.7	6.17	20.25	2.73	20.71	***					
10	11.59	3.39	3.03	5.29	3.45	20.27	6.16	11.82	6.27	***				
11	13.43	2.17	5.42	7.57	1.50	27.51	5.54	13.25	6.72	3.01	***			
12	21.06	11.09	17.91	4.03	16.68	14.45	3.69	28.36	4.64	12.23	13.03	***		
13	0.73	14.47	12.10	15.87	12.46	11.59	13.35	2.68	13.53	12.28	12.53	18.22	***	
14	2.02	18.32	17.28	21.41	14.51	17.17	17.13	2.84	18.57	16.75	14.76	24.86	1.25	***

Примечание: 1 – Хабаз, 2 – Баксан, 3 – Эльбрус, 4 – Юсеньги, 5 – Сылтран, 6 – Харбас, 7 – Адыр-Су1, 8 – Черек, 9 – Чегем, 10 – Джантуган, 11– Адыр-Су 2, 12 – Кыртык, 13 – Чегет, 14 – Терскол.

ПРИЛОЖЕНИЕ 5

Таблица 1 – Фенотипические дистанции Махаланобиса (D^2) по количественным признакам шишек сосны обыкновенной на Центральном Кавказе

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	***												
2	4,46	***											
3	10,80	2,12	***										
4	4,20	0,17	2,81	***									
5	13,61	3,31	0,49	4,45	***								
6	8,86	1,93	2,40	2,99	2,11	***							
7	6,82	2,80	6,40	2,83	8,16	6,75	***						
8	4,49	0,04	1,89	0,30	2,96	1,79	3,22	***					
9	6,28	2,80	7,53	1,96	10,30	7,07	2,77	3,47	***				
10	6,68	0,61	1,13	0,62	2,66	2,59	3,78	0,68	3,04	***			
11	6,15	0,45	1,84	1,04	2,23	0,63	4,58	0,38	4,61	1,95	***		
12	7,40	2,49	2,04	3,41	3,14	3,92	4,63	2,41	7,37	2,39	2,86	***	
13	13,26	6,53	7,03	7,31	8,26	9,20	2,56	6,69	8,65	6,71	8,05	5,41	***

Примечание: 1– Хабаз; 2 – В.Баксан, 3 – Эльбрус; 4 – Юсеньги; 5 – Сылтран; 6 – Адыр-Су 1; 7 – Чегем; 8 – Черек; 9 – Адыр-Су 2; 10 – Джантуган; 11– Кыртык; 12 – Чегет; 13 –Терскол.

ПРИЛОЖЕНИЕ 6

Таблица 3 – Tukey-тест попарный уровень значимости массы хвои между популяциями сосны обыкновенной на Центральном Кавказе

ПП	{1} M=4,0033	{2} M=4,0667	{3} M=3,8633	{4} M=2,8533	{5} M=5,8967	{6} M=5,6833	{7} M=3,5600	{8} M=4,1433	{9} M=4,8867	{10} M=5,3500	{11} M=3,3300	{12} M=3,9667	{13} M=4,2933	{14} M=5,1667
{1}		1,000000	0,999999	0,015217	0,000159	0,000238	0,929987	0,999999	0,133769	0,002583	0,479281	1,000000	0,997942	0,013525
{2}	1,000000		0,999951	0,008644	0,000167	0,000316	0,842036	1,000000	0,207471	0,004594	0,345517	1,000000	0,999838	0,023557
{3}	0,999999	0,999951		0,050211	0,000152	0,000169	0,996826	0,998551	0,045003	0,000766	0,793083	1,000000	0,943124	0,003832
{4}	0,015217	0,008644	0,050211		0,000151	0,000151	0,406229	0,004326	0,000152	0,000151	0,888944	0,020992	0,001132	0,000151
{5}	0,000159	0,000167	0,000152	0,000151		0,999917	0,000151	0,000188	0,050211	0,766376	0,000151	0,000156	0,000340	0,358545
{6}	0,000238	0,000316	0,000169	0,000151	0,999917		0,000152	0,000511	0,241281	0,992450	0,000151	0,000206	0,001752	0,824428
{7}	0,929987	0,842036	0,996826	0,406229	0,000151	0,000152		0,687102	0,003106	0,000176	0,999811	0,961865	0,351997	0,000334
{8}	0,999999	1,000000	0,998551	0,004326	0,000188	0,000511	0,687102		0,332768	0,009177	0,216746	0,999990	0,999999	0,045003
{9}	0,133769	0,207471	0,045003	0,000152	0,050211	0,241281	0,003106	0,332768		0,906790	0,000455	0,102036	0,664383	0,998551
{10}	0,002583	0,004594	0,000766	0,000151	0,766376	0,992450	0,000176	0,009177	0,906790		0,000153	0,001858	0,034082	0,999985
{11}	0,479281	0,345517	0,793083	0,888944	0,000151	0,000151	0,999811	0,216746	0,000455	0,000153		0,563653	0,073023	0,000166
{12}	1,000000	1,000000	1,000000	0,020992	0,000156	0,000206	0,961865	0,999990	0,102036	0,001858	0,563653		0,993706	0,009764
{13}	0,997942	0,999838	0,943124	0,001132	0,000340	0,001752	0,351997	0,999999	0,664383	0,034082	0,073023	0,993706		0,143729
{14}	0,013525	0,023557	0,003832	0,000151	0,358545	0,824428	0,000334	0,045003	0,998551	0,999985	0,000166	0,009764	0,143729	