

На правах рукописи



Пименов Александр Владимирович

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.)
В КОНТРАСТНЫХ ЭКОТОПАХ ЮГА СИБИРИ**

03.02.01 – Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Томск – 2016

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук, в лаборатории лесной фитоценологии.

Официальные оппоненты:

Банаев Евгений Викторович, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, директор

Горошкевич Сергей Николаевич, доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук, лаборатория дендрозкологии, заведующий лабораторией

Куприянов Андрей Николаевич, доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр угля и углехимии Сибирского отделения Российской академии наук», отдел «Кузбасский ботанический сад» Института экологии человека Сибирского отделения Российской академии наук, заведующий отделом

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический сад-институт Уфимского научного центра Российской академии наук

Защита диссертации состоится 09 июня 2016 г. в 14-00 ч на заседании диссертационного совета Д 212.267.09, созданного на базе федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36 (Главный корпус, 224 ауд.).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» www.tsu.ru

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ: <http://www.ams.tsu.ru/TSU/QualificationDep/co-searchers.nsf/newpublicationn/PimenovAV09062016.html>

Автореферат разослан «___» марта 2016 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, доктор биологических наук, профессор



Середина
Валентина Петровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Значительная часть реально существующего биоразнообразия сосредоточена на уровне внутривидовых единиц различного таксономического статуса – экотипов, форм и вариаций, что позволяет позиционировать сохранение адаптивной изменчивости и популяционной структуры видов в качестве основной природоохранной задачи современности (Путенихин, 2000, 2006; Forest conservation..., 2000; Исаков, 2003; Altukhov, 2006; Коропачинский и др., 2013). В данном контексте наибольший интерес представляют полиморфные виды с обширным географическим ареалом и широкой экологической амплитудой условий произрастания. Характерным представителем этой группы является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), отличающаяся многообразием эколого-географических разностей различной систематической принадлежности (Правдин, 1964; Мамаев, 1972; Исаков, 1999; Farjon, 2001; Санников, Петрова, 2003; Шигапов, 2005 и др.). Наиболее перспективными для изучения внутривидовой изменчивости и полиморфизма сосны обыкновенной являются насаждения пессимальных экотопов, краевые и маргинальные популяции (Мамаев, Махнев, 1996; Крутовский, 2006). К числу таковых, очевидно, относятся популяции сосны обыкновенной на юге Сибири, где могут сохраняться реликтовые морфо- и генотипы (Санников и др., 2012).

В условиях сложной структурной организации природных ландшафтов юга Сибири сосна обыкновенная характеризуется высокой поливариантностью проявления наследственных свойств в конкретных, нередко экстремальных, зонально-климатических, эдафических и ценологических условиях. В болотных, горных и сухостепных насаждениях юга Сибири у сосны наблюдается широкий спектр адаптивных вариаций, что позволяет рассматривать эти насаждения в качестве действующих «очагов» формообразования, своеобразных микроэволюционных полигонов.

Предыдущие исследования дифференциации популяций *Pinus sylvestris*, проводившиеся с использованием морфофенотипических признаков, биохимических и молекулярно-генетических маркеров (Правдин, 1964; Мамаев, 1969, Видякин, 1991; Гончаренко и др., 1993; Шигапов, 1995, 1997; Коршиков и др., 2005 и др.), позволили выявить географическую изменчивость фенотипа в разных частях ареала. Однако большинство работ выполнялись на уровне географических популяций безотносительно к их формовой и экотопической специфичности, что не позволило в полной мере раскрыть экологическую пластичность и адаптивный потенциал вида.

В свете вышеизложенного возникла необходимость проведения исследования, иерархически сочетающего принципиальные аспекты изучения биоразнообразия хвойных – явную (морфотипы и морфогенез) и скрытую (хромосомные и геномные мутации) поливариантность насаждений различного генезиса (естественных популяций и лесных культур), структуры (сомкнутых и разреженных древостоев, рядовых посадок и гнездовых посевов) и возраста (ювенильных и взрослых особей). Именно эти аспекты явились основанием для выполнения настоящей работы и определили ее содержание.

Цель работы заключается в выявлении и ботанико-лесоводственной оценке внутривидового разнообразия (поливариантности) *Pinus sylvestris* в пессимальных (гидро-, ксеро- и петрофитных) и оптимальных (суходольных и лесостепных) экотопах юга Сибири на уровне естественных популяций и искусственных насаждений.

Задачи:

1. Охарактеризовать формовое разнообразия *Pinus sylvestris* по структурным признакам кроны, окраске и морфоструктуре коры и корки деревьев.
2. Оценить полиморфизм *Pinus sylvestris* по признакам мужской генеративной сферы: морфологии мужских шишек, метрическим и качественным параметрам пыльцы.
3. Провести анализ полиморфизма *Pinus sylvestris* по признакам женской генеративной сферы – морфоструктуре женских шишек, морфологии и качеству семян, семенного потомства.
4. Осуществить генетико-селекционную оценку экотипического и формового разнообразия *Pinus sylvestris* по данным кариологического анализа и цитогенетического изучения типов и встречаемости хромосомных мутаций, нарушений митоза.
5. Экспериментально диагностировать поливариантность роста и развития эко- и морфотипов *Pinus sylvestris* по признакам всхожести семян, сохранности и морфологии сеянцев в рядовых и гнездовых посевах.
6. Обосновать основные экотопические тренды в адаптивной изменчивости и микроэволюции *Pinus sylvestris* на юге Сибири.

Защищаемые положения:

1. Максимальное внутривидовое биоразнообразие *Pinus sylvestris* на юге Сибири сосредоточено в популяциях пессимальных экотопов, включающих болотные, сухостепные и петрофитные местопроизрастания вида.
2. Внутривидовые формы *Pinus sylvestris*, дифференцируемые по признакам генеративной сферы, являются уникальными адаптивными компонентами генетического разнообразия вида.
3. Поливариантность морфогенеза – онтогенетический аспект разнообразия *Pinus sylvestris* – обусловлена экотипической и формовой спецификой всхожести семян, конкурентоспособности и морфологии сеянцев.

Научная новизна. Впервые для вида проведено комплексное исследование внутривидового биоразнообразия *Pinus sylvestris*, учитывающего его формовую (интразональные морфотипы), экотопическую (почвенно-гидротермические экотипы) и генезисную (естественные популяции и искусственные насаждения) поливариантность. В результате диагностированы закономерности, определяющие не только морфологическую специфичность внутривидовой таксономии сосны обыкновенной, но и обеспечивающие функциональную (генетико-физиологическую) природу выживания вида в экстремальных условиях произрастания.

Выявлены достоверные различия между краснопыльниковой (f. *erythranthera*) и желтопыльниковой (f. *sulfuranthera*) формами сосны обыкновенной по кариологическим признакам, морфологии и качеству пыльцы.

Установлено, что качественные характеристики микроспорогенеза диагностируют экотопические оптимумы изученных морфотипов: краснопыльниковая форма имеет очевидные преимущества на болотах, а желтопыльниковая – на суходолах.

Установлено, что в болотных популяциях *Pinus sylvestris*, испытавших резкое изменение условий произрастания – мелиоративное стресс-воздействие, существенно возрастает уровень индивидуальной изменчивости качества семян, увеличивается и расширяется спектр хромосомных мутаций и аномалий митоза у семенного потомства.

В качестве значимого элемента биоразнообразия у *Pinus sylvestris* диагностирована поливариантность ростовых процессов в условиях «социальной» структуризации гнездовых посевов разного уровня плотности. Дана оценка информативной значимости морфологических признаков сеянцев сосны обыкновенной в контексте их использования при индикации селекционного потенциала внутривидового разнообразия вида.

Экспериментально и теоретически обосновано, что гетерогенность условий произрастания и низкие темпы конкурентного исключения способствуют усилению мутагенеза и формообразования – формированию в пессимальных местопроизрастаниях *Pinus sylvestris* на юге Сибири повышенного внутривидового разнообразия.

Практическое значение. Результаты лабораторных исследований и посевных экспериментов по диагностике качества семян, показателей роста и развития сеянцев различных экотипов и форм сосны обыкновенной могут рассматриваться в качестве методической (для Pinaceae) и фактологической (для *Pinus sylvestris*) базы при технологической оценке флористического биоразнообразия на внутривидовом уровне организации с целью повышения эффективности искусственного воспроизводства хозяйственно наиболее ценных генотипов и форм.

Полученные данные о расширении спектра и повышении частоты встречаемости хромосомных мутаций и аномалий митоза в семенном потомстве *Pinus sylvestris* на осушенных евтрофных болотах представляют несомненный интерес для ботанико-лесоводственной оценки последствий осушительной мелиорации торфяных болот.

Выявленные в результате морфологической и дендрохронологической индикации производственных гнездовых посевов *Pinus sylvestris* пороговые значения численности гнездовых групп, соответствующие оптимальным уровням плотности для «точечно» загущенных посевов сосны обыкновенной, могут быть использованы при создании лесных культур различного целевого назначения.

Результаты генетико-селекционных исследований, выявившие, что популяции *Pinus sylvestris* из естественно-экстремальных экотопов концентрируют уникальное формовое разнообразие, целесообразно учитывать при проведении мероприятий по сохранению биоразнообразия вида путем «консервации» наиболее ценных болотных, сухостепных и петрофитных насаждений.

Результаты работы были включены в лекционные курсы «Экология», «Популяционная экология», «Ботаника», разработанные и прочитанные автором

на эколого-биотехнологическом факультете Красноярского государственного аграрного университета, а также использованы при подготовке учебного пособия: Пименов А.В. Популяционная экология. Красноярск: КрасГАУ, 2004. 115 с.

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены и представлены на Всероссийских и международных конференциях, симпозиумах, совещаниях и школах (Минск, 2000; Владивосток, 2001, 2004, 2005, 2006; Воронеж, 2001; Красноярск, 2001, 2002, 2004, 2007, 2009, 2011, 2014; Москва, 2001, 2009, 2011; Ноябрьск, 2001; Ялта, 2002; Барнаул, 2003; Томск, 2003, 2004, 2005, 2006, 2009, 2010, 2011, 2013, 2015; Санкт-Петербург, 2004; Улан-Удэ, 2004; Иркутск, 2005; Ханты-Мансийск, 2007; Петрозаводск, 2008; Екатеринбург, 2009; Новосибирск, 2009; Алушта, 2010, 2011, 2013; Сухум, 2011; Йошкар-Ола, 2012; Симферополь, 2014).

Личный вклад автора заключается в постановке цели и задач, сборе, обработке, анализе, интерпретации и обобщении полевых и экспериментальных данных. Диссертационная работа выполнена на основе 15-летних (2000–2015 гг.) исследований автора, которые проводились по плану научно-исследовательских работ Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. На разных этапах она сопровождалась участием в проектах, поддержанных грантами РФФИ № 05-04-48517-а (2005–2007 гг.), РФФИ № 06-04-63051_к (2006 г.); РФФИ № 08-04-92501-НЦНИЛ_а (2008–2010 гг.); ККФН № 12F0006С (2005 г.); Программами фундаментальных исследований Президиума РАН: № 23 «Живая природа» (2009–2012 гг.); № 30 «Биологическое разнообразие» (2013–2014 гг.); Интеграционным проектом СО РАН (№ 49) – УрО РАН (№ 09-С-4-1011) (2009–2011 гг.); Интеграционными междисциплинарными проектами СО РАН: № 66 (2009–2011 гг.); № 69 (2012–2014 гг.); международными проектами: INTAS-CIRCA № 99-01718 (2000–2002 гг.); МНТЦ № 4079 (2010–2013 гг.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 64 работы, в том числе 23 статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ, 2 главы в коллективных монографиях, 9 статей в журналах и сборниках трудов, 30 сообщений в материалах Российских и международных конференций, совещаний, симпозиумов, научных школ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов, списка литературы (584 наименования, в том числе 68 на иностранных языках) и 3 приложений. Материал изложен на 406 страницах машинописного текста, содержит 58 таблиц и 142 рисунка (включающих 3 карты с обозначением пунктов сбора материала; 150 фотографий изученных древостоев, образцов шишек и семян; 27 микрофотографий; 10 смонтированных из фотографий иллюстраций; 35 графиков, гистограмм, диаграмм, поликардиограмм и идиограмм).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1 ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1 Природно-климатическая характеристика районов исследования

1.1.1 Поливариантность условий произрастания *Pinus sylvestris* на юге Сибири

Анализируются экотопические аспекты распространения сосновых лесов (Шумилова, 1960; Сукачев, 1972; Санников, Петрова, 2003; Рысин, Савельева, 2008). При этом к числу оптимальных для *Pinus sylvestris* условий произрастания на юге Сибири относятся суходолы южной тайги и подтайги, где на песчаных и подзолистых почвах формируются сосновые древостои I–II классов бонитета зонального типа (Шумилова, 1962; Бобров, 1978; Ефремов, 1987). Гидроморфные (рямовые древостои IV–V классов бонитета на торфяных болотах Западносибирской равнины) и ксероморфные (островные боры котловин Алтае-Саянской горной системы и петрофитные редколесья низкогорий Кузнецкого Алатау и Саян) экотопы квалифицируются как пессимальные для вида.

1.1.2 Болотные и суходольные экотопы

Обсуждаются природно-климатические особенности Томской области, на территории которой локализованы объекты исследования гидроморфного и, принятого в качестве экотопического контроля, суходольного рядов развития (Иоганзен, 1963; Пьявченко, 1965; Кац, 1971; Львов, 1976; Ефремова, 1992; Дюкарев, 2005; Лапшина, 2010 и др.). Анализируются специфические условия болотных ландшафтов, определяющие уникальность их биологического разнообразия (Пьявченко, 1973; Ефремов, 1987; Минаева, Сирина, 2011).

1.1.3 Петрофитные и сухостепные экотопы

Характеризуются природно-климатические особенности Республики Хакасия, на территории которой расположены объекты исследования петрофитного и сухостепного рядов развития (Растительный покров Хакасии, 1976). Констатируется, что биологическое разнообразие анализируемых экотопов определяется вариативностью экологических условий, геологической древностью территории, преобразованием растительности в ледниковый период, а также периодическими пожарами, инициирующими пирогенные сукцессии, приводящие к формированию насаждений сосны обыкновенной (Биоразнообразие..., 2006).

1.2 Характеристика ключевых объектов исследования – естественных популяций и искусственных насаждений *Pinus sylvestris*

1.2.1 Болотные и суходольные сосняки

Маршрутные и стационарные работы проводились в 2000–2014 гг. на территории южно-таежной подзоны Западносибирской равнины в административных границах Томской области. На *рисунке 1а* представлено географическое расположение объектов исследования – насаждений сосны общей площадью около 40 тыс. га., включающих наряду с экотопически ненарушенными популяциями естественного происхождения (24 объекта), около 7,5 тыс. га сосняков на осушенных болотах (7 объектов), а также 450 га насаждений искусственного генезиса (5 объектов). Для всех ключевых объектов исследования в Приложении 1 приводятся таксационная характеристика и координатная

привязка. Экотопическая поливариантность лесоболотных ландшафтов, выражающаяся в ассоциативном разнообразии, характеризуется на уровне фитоценологических комплексов сосняков естественного и искусственного генезиса на олиготрофных, мезотрофных, неосушенных и осушенных евтрофных болотах, а также на песчаных и супесчаных суходолах (*рисунок 2а-б*).

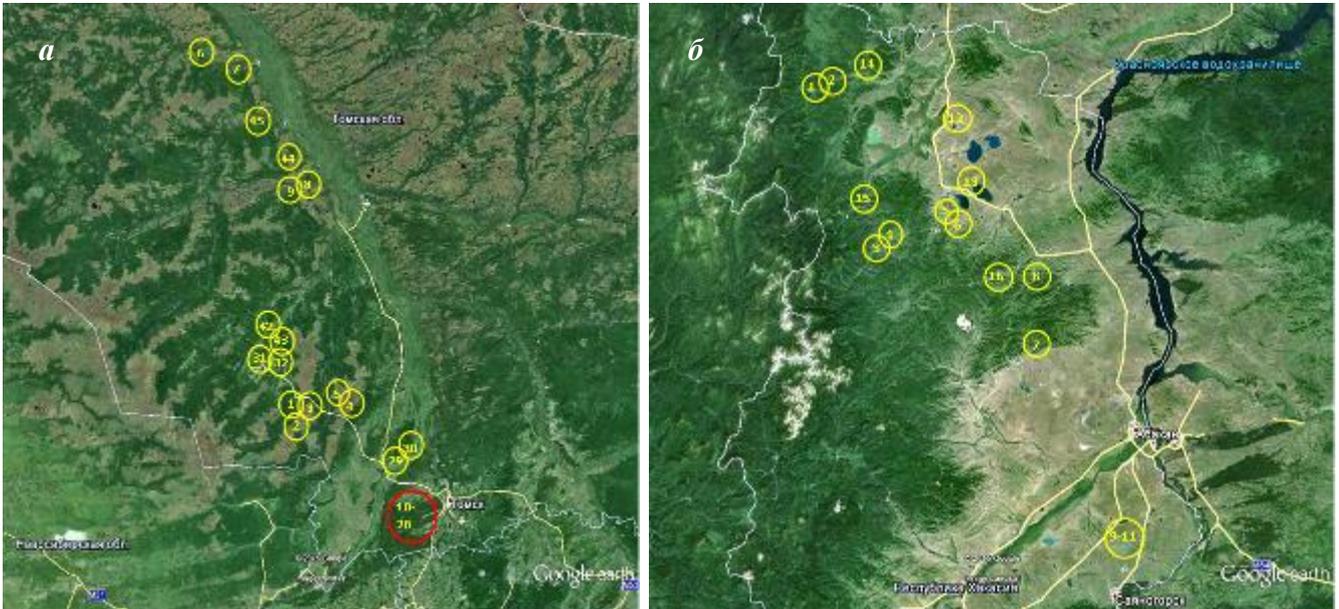


Рис. 1 Географический планшет координатной привязки ключевых объектов исследований на территории Томской области (*а*) и Республики Хакасия (*б*). Цифровые обозначения соответствуют номерам объектов; красным эллипсом обозначен район наиболее интенсивных исследований, проводившихся на междуречье Томи и Оби.

1.2.2 Петрофитные и сухостепные сосняки

Маршрутные и стационарные работы проводились в 2002–2015 гг. на территории Хакасско-Минусинской котловины в административных границах Республики Хакасия. На *рисушке 1б* представлена географическая локализация объектов исследования – насаждений сосны обыкновенной, включающих петрофитные популяции естественного происхождения (8 объектов), сухостепные (5 объектов) и предгорные насаждения искусственного генезиса (3 объекта). Значительное ассоциативное разнообразие исследованных насаждений *Pinus sylvestris*, краткая таксационная характеристика и координатная привязка которых представлена в Приложении 1, охарактеризовано на уровне следующих групп лесных фитоценозов: петрофитные сосняки, предгорные насаждения сосны (рядовые культуры), сухостепные насаждения сосны (искусственные насаждения различной структурной организации) (*рисунок 2в, г*).

1.3 Методология и методы изучения биоразнообразия *Pinus sylvestris*

1.3.1 Методологические аспекты исследования

Обсуждаются понятийные подходы к термину «популяция» (Сукачев, 1953, 1972; Грант, 1991 и др.) и структурной организации внутривидовых категорий (Turesson, 1922; Комаров, 1940; Завадский, 1961; Путенихин, 2000, 2006;

Шигапов, 2005; Международный кодекс..., 2009) как ключевых методологических аспектов таксономических и генетико-селекционных исследований *Pinus sylvestris* (Правдин, 1967). Обосновывается целесообразность изучения внутривидового разнообразия на трех уровнях: 1) географическом с выраженной территориальной изоляцией (*подвиды*); 2) экологическом с очевидной эдафоценотической приуроченностью (*экотипы*); 3) онтогенетическом с дискретной морфологической, фенологической, физиологической надежно диагностируемой специфичностью (*формы* или *морфотипы*). Аргументируется корректность использования наряду с «изменчивостью» и «полиморфизмом» (Ford, 1940; Мамаев, Махнев, 1996) термина «поливариантность» (Заугольнова и др., 1988; Жукова, 2001), который в полной мере отражает суть представленных в работе исследований биоразнообразия сосны обыкновенной.

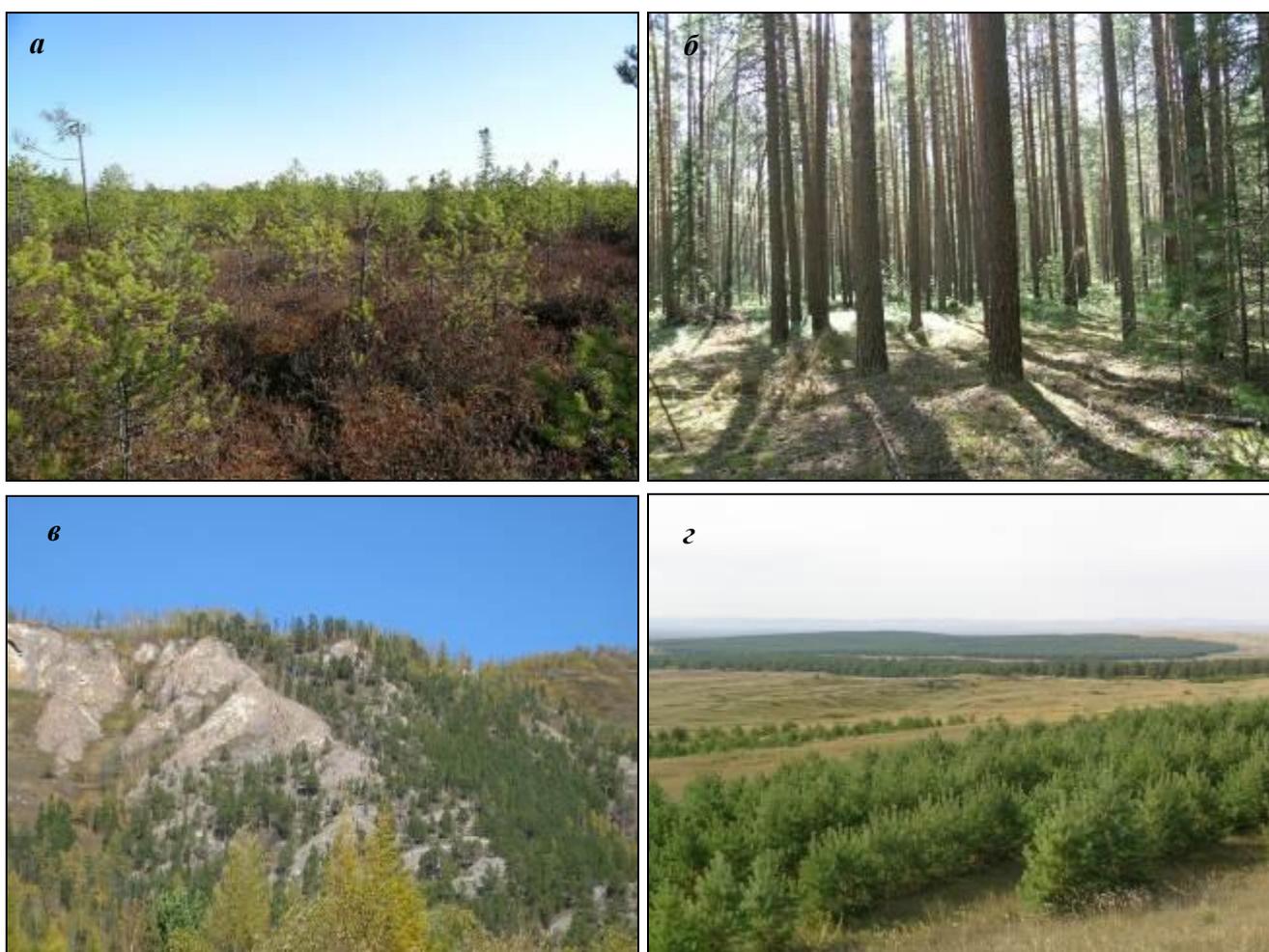


Рис. 2 Фотоиллюстрации некоторых ключевых объектов исследования: сосняк сфагново-кустарничково-пушицевый бугорково-мочажинный на олиготрофном болоте «Каргасокский миксотрофный рям» (*а*); сосняк зеленомошно-бруснично-низкотравный на супесчаных суходольных гривах северного борта вытянутой депрессии евтрофного болота Таган (*б*); петрофитные сосняки на Саралинских высотах в районе слияния межгорных долин рек Черного Ююса и Саралы (*в*); панорама отдельных секторов «Смирновского бора» (рядовые культуры сосны обыкновенной, создаваемые в Койбальской степи начиная с конца 50-х гг. XX века) (*г*).

1.3.2 Морфология вегетативных структур

Анализ формового разнообразия *Pinus sylvestris* по морфологическим признакам кроны и ствола проводился с использованием общепринятых методов оценки таксационных параметров древостоя (Сукачев, Зонн, 1961; Кобранов, 1973). Диагностика возраста деревьев осуществлялась по вертикальным приростам и радиальным кернам (Молчанов, Смирнов, 1967). Экспертно-визуально диагностировались: окраска коры и корки (Бондарцев, 1954), особенности сдвигания коры и трещиноватости корки (Тутаюк, 1980).

1.3.3 Морфология мужских шишек и качество пыльцы

Оценка морфометрических параметров мужских шишек и их окраски производилась согласно рекомендациям Т.П. Некрасовой (1983) и И.Н. Третьяковой (1990). Варианты окраски (зеленая, желтая, розовая, фиолетовая и др.) генерализовались для статистически обоснованной интерпретации в формате красно- и желтопыльничковой форм, согласно рекомендациям Г.М. Козубова (1962). Морфометрические параметры и качественные характеристики пыльцы анализировались в соответствии со стандартной методикой М.Х. Моносзон-Смолиной (1949).

1.3.4 Морфология женских шишек

Оценка морфологических признаков женских шишек производилась согласно методическим рекомендациям Л.Ф. Правдина (1964) и С.А. Мамаева (1972). Общепопуляционные, популяционно-формовые (по форме апофиза; по окраске женских и мужских шишек) и индивидуальные (с модельных деревьев) сборы шишек осуществлялись на протяжении всего периода исследований.

1.3.5 Морфология и лабораторная диагностика качества семян

Диагностика окраски семенной кожуры производилась глазомерно в соответствии со «Шкалой цветов» А.С. Бондарцева (1954). Определялись доля семян каждого варианта окраски в популяционной, а также процентное соотношение светло- и темноокрашенных семян, согласно В.Л. Черепнину (1980). Лабораторная оценка посевных качеств семян производилось в соответствии с ГОСТ 13056.6-75, рекомендациями М.Г. Николаевой с соавторами (1985, 1999).

1.3.6 Кариологический анализ семенного потомства

Кариологический анализ осуществлялся в соответствии с общепринятой методикой (Правдин и др., 1972; Nkongolo, 1999), с некоторыми собственными модификациями. Препараты просматривали под микроскопом Axiostar plus (Carl Zeiss, Германия) с использованием системы формирования изображений AxioVision. Классификацию хромосом и сравнительный анализ хромосомных наборов проводили в соответствии с методикой В.Г. Грифа, Н.Д. Агаповой (1986). Идентификацию хромосом осуществляли с применением метода поликариограммного анализа (Павулсоне, Иорданский, 1971). По результатам поликариограммного анализа, изучения локализации и встречаемости вторичных перетяжек с использованием разработанной авторской методики формирования схематических изображений кариотипов в программе Excel (Седельникова, Пименов, 2003, 2005) строились идиограммы. Учитывали количество и типы хромосомных нарушений, а также частоту и спектр патологий митоза (Бочков и др., 1972; Буторина, Калаев, 1999).

1.3.7 Таксационно-биоморфологическая и дендрохронологическая оценка насаждений

Общая лесоводственная оценка объектов исследования – естественных популяций и искусственных насаждений *Pinus sylvestris* производилась в соответствии с общепринятыми методами лесной таксации (Методы изучения..., 2002) и таблицами хода роста (Захаров и др., 1962; Третьяков и др., 1965). При изучении гнездовых посевах сосны обыкновенной осуществлялись детальные таксационно-биоморфологические и дендрохронологические исследования с элементами авторской нюансировки методик (Пименов, Ефремов, 2009, 2011).

1.3.8 Диагностика качества семян, особенностей роста и развития сеянцев в грунтовых посевах

Для оценки посевных качеств семян и особенностей развития сеянцев различных экотипов и форм *Pinus sylvestris* были проведены два полевых эксперимента. Первый эксперимент, осуществленный на 2-х участках (осушенное евтрофное болото и супесчаный суходол) Томской области, был спланирован и технически реализован д.б.н. С.П. Ефремовым в 1988–1990 гг. Использовались популяционные и индивидуальные выборки семян сосны, сделанные в древостоях южно-таежной подзоны Томской области на суходолах и болотах разных типов водно-минерального питания. Полученные в ходе его выполнения первичные данные (грунтовая всхожесть семян; высота сеянцев, характер и степень их зоогенной поврежденности; текущая и итоговая сохранность сеянцев) в последующем были нами структурированы, статистически обработаны и проинтерпретированы (Ефремов, Пименов, 2004; Пименов и др., 2004; Ефремов и др., 2007). Второй эксперимент был разработан и осуществлен нами в 2007–2009 гг. на полевом участке в Красноярском крае. В эксперименте были использованы 8 выборок семян: одна популяционная (суходольное насаждение в Мотыгинском районе Красноярского края) и семь индивидуальных (с 3-х деревьев на осушенном евтрофном болоте в Томской области и с 5-ти деревьев из искусственного насаждения в Ширинской степи Республики Хакасия). В рамках эксперимента определялись грунтовая всхожесть семян и сохранность сеянцев, по завершению посевного эксперимента у всех 3-летних сеянцев (725 шт. – в рядовых и 1686 – в гнездовых посевах) определялись морфологические параметры (24 признака – в рядовых и 6 – в гнездовых посевах), оценивались частота встречаемости и спектр морфогенетических аномалий (Пименов, Ефимов, 2015).

1.3.9 Методы статистического анализа

Статистическая обработка первичных данных производилась с использованием общепринятых методов (Зайцев, 1984) и пакетов анализа EXCEL и SPSS. Для оценки достоверности различий в большинстве случаев применялся t-критерий Стьюдента (Лакин, 1990). Изменчивость признаков оценивалась в соответствии со значениями коэффициента вариации (Мамаев, 1972). При статистической обработке результатов посевного эксперимента 2007-2009 гг. использовались дополнительные методы анализа: однофакторный дисперсионный (Шеффе, 1963; Смирнов, Дунин-Барковский, 1969), кластерный (Мандель, 1988), непрямой градиентный (Jongman et al., 1995), главных компонент (Harper, 1999).

ГЛАВА 2 ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОЛИМОРФИЗМ *PINUS SYLVESTRIS*

2.1 Внутривидовая дифференциация *Pinus sylvestris*

Анализируются таксономические аспекты внутривидового разнообразия сосны обыкновенной (Правдин, 1964; Бобров, 1978; Мамаев, Махнев, 1996; Путенихин, 2000; Санников, Петрова, 2003, Шигапов, 2005 и др.). Обосновывается целесообразность использования понятия «экотип» при анализе эколого-географических аспектов изменчивости вида (Шутяев и др., 1980; Стрелковский, 2005; Седельникова, 2008; Чернодубов, 2009; Санников, Петрова, 2010 и др.). Анализируется адекватность выделения болотного, степного и мелового экотипов сосны обыкновенной (Сукачев, 1973; Ефремов, 1980; Буторина и др., 1985; Петрова, Санников, 1996; Панов, 2007; Чернодубов, 2009 и др.).

2.2 Формовое разнообразие *Pinus sylvestris*

2.2.1 Историко-методологические аспекты изучения формового разнообразия *Pinus sylvestris*

В методологическом контексте рассматриваются исторические аспекты изучения формового разнообразия сосны обыкновенной, характеризуются таксономический (Правдин, 1964) и технологический – оценка смолопродуктивности, пожароустойчивости, биотической и техногенной стрессоустойчивости (Высоцкий и др., 1994; Котов, 1997; Аникеев, 2000; Егоров, 2006; Машкина и др., 2009; Ерусалимский, 2010; Тарханов, Бирюков, 2011 и др.) подходы к идентификации внутривидовых форм *Pinus sylvestris*.

2.2.2 Полиморфизм *Pinus sylvestris* по признакам вегетативной сферы

Анализируются результаты исследований вегетативной пластичности сосны обыкновенной, связанной с вариативностью формы кроны (Аболин, 1915; Тюремнов, 1949; Правдин, 1964; Мишуков, 1966; Сукачев, 1973; Панов, 2007; Сурсо, 2007 и др.), строения коры и корки (Василевская, 1962; Лигачев, 1962; Шульга, 1974 и др.). Обсуждается корректность биологической интерпретации габитуальных трансформаций сосны – карликов, «ведьминых метел» и «сувелий» (Хиров, 1973; Ирошников, 1978; Муратова, Сунцов, 1988; Седельникова и др., 2000; Коровин и др., 2003; Ямбуров, Горошкевич, 2007 и др.).

2.2.3 Полиморфизм мужской генеративной сферы *Pinus sylvestris*

Рассматриваются особенности распространения и биологии морфотипов сосны обыкновенной, идентифицируемых по признакам мужской генеративной сферы, главным образом, окраске пыльников – желтопыльниковой и краснопыльниковой форм (Некрасова, 1959; Козубов, 1962; Седельникова и др., 2007; Сурсо, 2007 и др.). Анализируются формоспецифичные и мутагенные трансформации на уровне морфологии и качества пыльцы (Буторина и др., 1985; Сунцов, 1985; Третьякова, 1987, 1988; Калашник и др., 2008 и др.).

2.2.4 Полиморфизм *Pinus sylvestris* по признакам женских шишек и семян

Обсуждаются результаты исследований формового разнообразия сосны обыкновенной, идентифицируемого по признакам женских шишек – размерам, форме, окраске и форме апофиза (Ирошников, 1978; Кузьмина, 1978; Видякин, 1995; Котов, 1997; Путенихин, 2000; Егоров, 2006; Тарханов и др., 2014 и др.), окраске семенной кожуры и качеству семян (Черепнин, 1980; Tillman-Sutela, Каурпи, 1995; Narju et al., 1996; Видякин, 2001; Федорков, 2004 и др.).

2.3 Эколого-географические аспекты генетической изменчивости *Pinus sylvestris*

В контексте адекватной интерпретации визуально диагностируемого экотипического и формового разнообразия сосны анализируются результаты исследований генетической изменчивости, как показателя скрытого (потенциально возможного к реализации) биоразнообразия вида. Основной акцент сделан на работах по изучению генетических особенностей ареалогически краевых и экотипически пессимальных популяций (Правдин, Духарев, 1984; Муратова, Седельникова, 1993; Шигапов и др., 1995; Путенихин, 2000; Петрова, 2002; Коршиков и др., 2005; Шигапов, 2005; Калашник, 2008 и др.). Приводятся результаты исследований генетических особенностей сосны на индивидуальном и формовом уровнях организации (Исаков и др., 2000; Машкина и др., 2009; Коршиков и др., 2013). Обсуждаются природоохранные аспекты генетических исследований формового разнообразия сосны обыкновенной (Буторина и др., 2001; Тараканов, 2003; Путенихин, 2006; Путенихин, Фарукшина, 2007 и др.).

2.4 Онтогенетические аспекты в оценке биоразнообразия *Pinus sylvestris*

Обосновывается целесообразность онтогенетических критериев (рост и развитие особей в условиях разной густоты и характера размещения) для понимания природы фенотипического разнообразия популяций, объяснения частоты встречаемости тех или иных морфотипов (Шавнин и др., 1992; Романовский, 1994; Евстигнеев, 2014). Анализируются результаты экспериментов по формовой специфике качества семян сосны (Поджарова, 1970; Исаков и др., 1981; Романовский, Морозов, 1991; Петрова, Санников, 1996; Рогозин, 2013 и др.). Обсуждается перспективность гнездовых посевов, как онтогенетического аспекта изучения биоразнообразия *Pinus sylvestris* (Морозов, 1950; Сукачев, 1953; Ган, 1987; Бузыкин и др., 2002; Мерзленко, Бабич, 2002; Ипатов, 2003 и др.).

ГЛАВА 3 ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ДЕРЕВЬЕВ *PINUS SYLVESTRIS* ПО ФОРМЕ КРОНЫ, ОКРАСКЕ И СТРУКТУРЕ КОРЫ И КОРКИ

3.1 Сосняки в болотных и суходольных экотопах

Более высокое по сравнению с суходолами разнообразие форм кроны выявлено у сосны обыкновенной на евтрофных (12 вариантов) и на олиготрофных (7 вариантов) болотах. На евтрофных болотах и на суходолах, независимо от формы кроны, у сосны выражен моноподиальный тип ветвления. На олиготрофных болотах большинство деревьев характеризуются сложным сочетанием типов ветвления. Диагностировано, что низкие темпы конкурентного исключения и длительное сохранение в составе древостоя особей старших возрастов являются одной из основных причин визуализации максимально возможного для вида разнообразия форм кроны у сосны обыкновенной на болотах. В суходольных насаждениях разнообразия структуры кроны не наблюдается: на протяжении всей жизни деревьев сохраняются моноподиальный тип ветвления, яйцевидная или овальная форма кроны.

В болотных сосняках представлен широкий спектр форм кроны, являющихся результатом аномального морфогенеза (как правило, множественного перевершинивания и перехода от моноподиального к ложносимподиальному и

ложнодихотомическому типам ветвления). Идентифицированы два варианта возникновения таких структур: мутагенная инициация формообразования по типу «ведьминых метел» и аномальный морфогенез побегов при субстратном евтрофировании на осушенных болотных массивах.

Максимальное разнообразие вариантов окраски коры и корки, включающее сложные сочетания серого, коричневого, оранжевого и желтого цветов различной интенсивности, выявлено у сосны на евтрофных болотах. В сосняках на олиготрофных болотах разнообразие ниже, преобладает серо-коричневая окраска. На суходолах идентифицируются оранжево- и желтокорая формы. Диагностировано формовое разнообразие по характеру слущивания коры и структуре трещиноватости корки с наибольшей вариативностью на евтрофных болотах, наименьшей – на суходолах.

3.2 Сосняки в петрофитных и степных экотопах

Наибольшее разнообразие форм кроны диагностировано в петрофитных сосняках: прутьевидная, интенсивно-суковатая, баобабовидная, эллипсоидальная и др. Многообразие форм кроны отражает не только экотопическую и конкурентную составляющие онтогенеза, но физиолого-генетическую природу деревьев определенного полового типа. Как правило, крона особей женской сексуализации сформирована интенсивно растущими побегами и имеет коническую, яйцевидную или шаровидную формы; у особей мужского типа сексуализации крона состоит из медленно растущих побегов с признаками ложносимподиального ветвления и имеет веерообразную, прутьевидную или флаговидную формы. Наиболее выражено разделение деревьев на «мужские» и «женские» в искусственных сухостепных насаждениях. В петрофитных и степных сосняках широко представлены ложнокарликовые морфотипы, имеющие, как правило, травматическую природу, часто встречаются «ведьмины метлы».

ГЛАВА 4 ПОЛИМОРФИЗМ *PINUS SYLVESTRIS* ПО ПРИЗНАКАМ МУЖСКОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ

4.1 Полиморфизм мужской генеративной сферы и качество пыльцы *Pinus sylvestris* в лесоболотных экосистемах

4.1.1 Экотопическая обусловленность морфологических признаков мужских шишек и пыльцы

Установлено, что основным признаком-дискриминатором внутривидового разнообразия болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной в контексте мужской генеративной сферы является окраска мужских шишек, представленная краснопыльничковой (f. *erythranthera* Sanio) и желтопыльничковой (f. *sulfuranthera* Kozubow) формами деревьев (**рисунок 3**). В изученных популяциях сосны преобладают желтопыльничковые особи. Наибольшее участие краснопыльничковой формы (25–45%) свойственно популяциям сосны на олиготрофных болотах. Несколько меньшую долю (20–40%) составляет краснопыльничковая форма на осушенных евтрофных болотах и минимальную (не более 10%) – на суходолах.

Основной репродуктивной особенностью сосны в низкотемпературных условиях болотных экотопов является достоверно более высокое участие

краснопыльниковой формы по сравнению с суходолами. Уменьшение линейных размеров собраний мужских шишек у сосны на олиготрофных болотах, вероятно, обеспечивает фенологически своевременное и «экономичное» развитие мужских генеративных структур в условиях укороченного вегетационного периода и трофического лимитирования (Седельникова и др., 2004; Пименов и др., 2010).



Рис. 3 Краснопыльниковая (*а*) и желтопыльниковая (*б*) формы сосны обыкновенной на олиготрофном болоте Бакчарский рям.

4.1.2 Морфометрические особенности мужских шишек различной окраски

В ходе маршрутных исследований болот по окраске мужских шишек диагностировано 6 форм сосны: краснопыльниковая, желтопыльниковая, розовопыльниковая, бледно-розовопыльниковая, фиолетовопыльниковая, зеленопыльниковая. Наименьшее и более контрастное (без выраженных вариаций окраски) разнообразие характерно для осушенного участка олиготрофного Бакчарского болота, наибольшее (включающее переходные варианты и спектральные разности) – для антропогенно не модифицированных участков Обского и Иксинского болот. В результате изучения изменчивости морфометрических признаков мужских шишек сосны (Пименов, Седельникова, 2008; Пименов и др., 2009; Пименов и др., 2010) выявлены следующие формовые и экотопические закономерности.

В оптимальных для сосны экологических условиях суходола более крупные собрания мужских шишек (пыльники) формирует желтопыльниковая форма (значения длины и диаметра пыльников, числа в них мужских шишек составляют, соответственно, $15,1 \pm 0,37$ мм, $7,2 \pm 0,13$ мм, $25,9 \pm 0,55$ шт.); у краснопыльниковой формы значения этих признаков достоверно ниже (соответственно, $12,7 \pm 0,3$ мм; $6,3 \pm 0,12$ мм; $22,2 \pm 0,56$ шт.). На торфяных болотах максимальные значения морфометрических параметров мужских шишек характерны для краснопыльниковой формы.

Специфичной для болотных экотопов является фиолетовопыльниковая форма, не встречающаяся в суходольных местопроизрастаниях вида и характеризующаяся достоверно более мелкими собраниями мужских шишек (по

длине – на 2–4 мм, по числу мужских шишек – на 6–10 шт.) относительно других «цветопыльниковых» форм.

Морфометрические параметры мужских шишек сосны на осушенном участке олиготрофного болота существенно превышают (по длине собраний мужских шишек – на 4–5 мм, по числу мужских шишек – на 7–8 шт.) аналогичные значения у сосны на неосушенном олиготрофном болоте, свидетельствуя о влиянии мелиоративной модификации экотопа на размерную составляющую мужской генеративной сферы сосны обыкновенной.

Максимальный уровень морфометрического своеобразия «цветопыльниковых» форм сосны – размерных параметров собраний мужских шишек – наблюдается в популяции с центрального участка евтрофного Обского болота, фитоценотически изолированной от других насаждений вида, а минимальный – в сосняках на осушенном участке олиготрофного Бакчарского болота, территориально смежных с суходольными древостоями.

4.1.3 Морфология и качество пыльцы желто- и краснопыльниковой форм в болотных и суходольных условиях произрастания

В результате оценки морфометрических характеристик пыльцевых зерен желто- и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной в наиболее контрастных экотопах – на олиготрофном Бакчарском болоте и прилегающем к нему суходоле (*таблица 1*) установлено, что на суходоле размеры всех элементов пыльцевого зерна достоверно выше у желтопыльниковой формы сосны по сравнению с краснопыльниковой. На болоте значения высоты тела, длины и высоты воздушного мешка достоверно выше у желтопыльниковой формы, а значение длины тела, наоборот, значительно выше у краснопыльниковой формы. Последнее, очевидно, свидетельствует об асимметрии тела пыльцевого зерна у внутривидовой формы сосны обыкновенной с красной окраской пыльников.

Таблица 1 Морфометрическая характеристика пыльцевых зерен желто- и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной на олиготрофном болоте и прилегающем к нему суходоле

Показатели, мкм	Форма			
	желтопыльниковая		краснопыльниковая	
	суходол	болото	суходол	болото
Длина пыльцевого зерна	$\frac{60,9 \pm 0,44}{8,0}$	$\frac{59,7 \pm 0,44}{8,0}$	$\frac{62,3 \pm 0,37}{6,5}$	$\frac{58,9 \pm 0,39}{7,3}$
Длина тела пыльцевого зерна	$\frac{39,7 \pm 0,72}{19,8}$	$\frac{35,5 \pm 0,68}{21,0}$	$\frac{36,3 \pm 0,84}{25,2}$	$\frac{43,4 \pm 0,35}{9,0}$
Длина воздушного мешка	$\frac{35,8 \pm 0,31}{9,5}$	$\frac{35,1 \pm 0,30}{9,7}$	$\frac{34,4 \pm 0,29}{9,3}$	$\frac{33,9 \pm 0,31}{10,2}$
Высота тела пыльцевого зерна	$\frac{20,1 \pm 0,30}{16,4}$	$\frac{17,4 \pm 0,27}{17,0}$	$\frac{18,5 \pm 0,24}{14,3}$	$\frac{16,2 \pm 0,22}{14,7}$
Высота воздушного мешка	$\frac{28,9 \pm 0,32}{12,3}$	$\frac{28,5 \pm 0,31}{12,1}$	$\frac{28,4 \pm 0,32}{12,3}$	$\frac{25,7 \pm 0,28}{12,0}$

В числителе – среднее и его ошибка ($x \pm M_x$); в знаменателе – коэффициент вариации (CV, %).

Определены частота встречаемости и спектр аномалий пыльцевых зерен у красно- и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной (*таблица 2*). Как на болоте, так и на суходоле у обеих форм сосны наблюдаются аналогичные типы нарушений развития пыльцевых зерен (*рисунок 4*). В обоих экотопах значительно более высокая встречаемость аномальных пыльцевых зерен выявляется у краснопыльниковой формы, главным образом за счет пыльцевых зерен с редуцированным телом. Частота встречаемости аномальных пыльцевых зерен выше, а их спектр шире у желтопыльниковой формы на болоте, а у краснопыльниковой формы – на суходоле.

Таблица 2 Встречаемость аномальных пыльцевых зерен у желто- и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной на олиготрофном Бакчарском болоте и прилегающем к нему суходоле

Показатели		Форма			
		желтопыльниковая		краснопыльниковая	
		суходол	болото	суходол	болото
Общее число изученных пыльцевых зерен, шт.		5199	5009	4461	4621
Доля аномальных пыльцевых зерен, %		2,66 ± 0,223	4,33 ± 0,288	8,07 ± 0,408	7,14 ± 0,379
Типы аномалий пыльцевых зерен, %	1 воздушный мешок	0,74 ± 0,119	0,57 ± 0,106	0,13 ± 0,054	0,73 ± 0,125
	3 воздушных мешка	0,12 ± 0,048	0,08 ± 0,040	0,25 ± 0,075	0,11 ± 0,049
	4 воздушных мешка	-	0,12 ± 0,049	0,13 ± 0,054	0,22 ± 0,069
	воздушные мешки разной величины	0,63 ± 0,110	0,78 ± 0,141	0,02 ± 0,021	-
	редуцированное тело	0,95 ± 0,134	1,96 ± 0,196	6,84 ± 0,378	5,39 ± 0,332
	редуцированные воздушные мешки	0,18 ± 0,059	0,56 ± 0,105	0,52 ± 0,108	0,61 ± 0,146
	«воротничковая» форма пыльцевого зерна	-	0,10 ± 0,045	0,16 ± 0,060	0,06 ± 0,036
	диады пыльцевых зерен	-	0,04 ± 0,028	-	-
	гигантские пыльцевые зерна	0,04 ± 0,028	0,12 ± 0,049	0,02 ± 0,021	0,02 ± 0,021

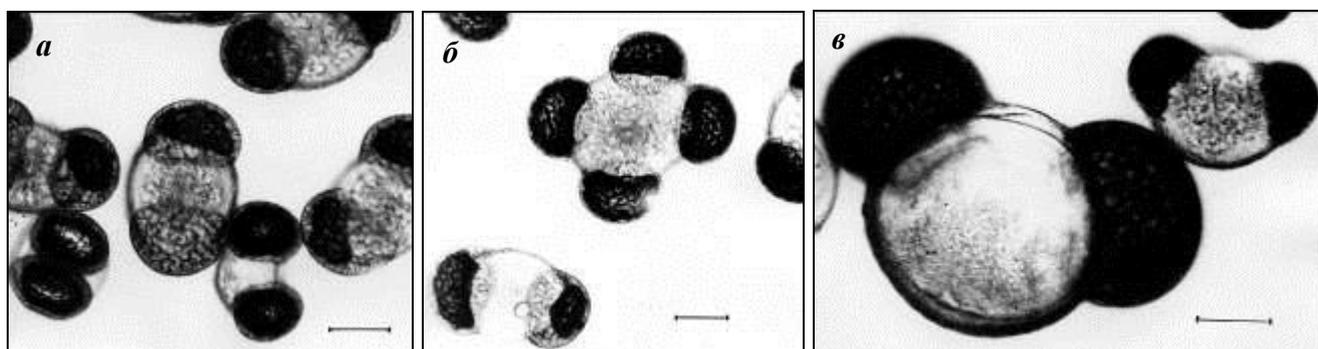


Рис. 4 Типы аномалий пыльцевых зерен сосны обыкновенной. пыльцевые зерна с редуцированным телом (*а*); пыльцевое зерно с 4 воздушными мешками (*б*); гигантское пыльцевое зерно (*в*). Масштабная линейка – 20 мкм.

Установлено, что жизнеспособность пыльцы у краснопыльничковой формы на суходоле и на болоте существенно не различается (доля пыльцевых зерен, сформировавших нормальные пыльцевые трубки составляет, соответственно $23,8 \pm 2,35$ и $22,2 \pm 2,84\%$; доля пыльцевых зерен, сформировавших аномальные пыльцевые трубки, соответственно $1,7 \pm 0,69$ и $1,5 \pm 0,46\%$). У желтопыльничковой формы качество пыльцы значительно выше на суходоле ($26,1 \pm 2,69$ и $13,7 \pm 1,17$ 84% – по доле пыльцевых зерен, сформировавших нормальные пыльцевые трубки; $6,0 \pm 1,62$ и $2,5 \pm 0,49\%$ – по доле пыльцевых зерен, сформировавших аномальные пыльцевые трубки). Наблюдались различные отклонения пыльцевых трубок от правильной формы: вздутия, искривления, ветвления. При этом у желтопыльничковой формы наиболее часто наблюдалось двустороннее прорастание пыльцевых зерен, а у краснопыльничковой – ветвление пыльцевых трубок, а также их прорастание через воздушный мешок. Значения длины пыльцевых трубок достоверно различаются как на формовом, так и на экотопическом уровнях, при этом максимальные значения на суходоле отмечены у желтопыльничковой ($65,1 \pm 2,24$ против $56,1 \pm 1,55$ мкм), а на болоте – у краснопыльничковой формы сосны ($68,5 \pm 1,55$ против $60,7 \pm 1,40$ мкм).

4.2 Морфология и качество пыльцы *Pinus sylvestris* в петрофитных и сухостепных экотопах Республики Хакасия

При сравнительном анализе абсолютных значений морфометрических показателей пыльцевых зерен выявлено, что на экотопическом уровне оценки достоверные отличия наблюдаются между насаждениями сосны из сухой степи, с одной стороны, лесостепными и низкогорно-лесными насаждениями, с другой (Пименов и др., 2014). Значения всех анализированных показателей пыльцы из сухостепных насаждений существенно ниже. В естественных популяциях низкогорно-лесных насаждений пыльца у краснопыльничковой формы значительно крупнее, чем у желтопыльничковой формы.

Установлено, что максимальная встречаемость аномальной пыльцы (21,5%) характерна для петрофитно-сухостепной популяции. В остальных вариантах доля аномальной пыльцы варьирует в диапазоне 2–6%. Основную часть нарушений составляют аномалии размеров и структуры пыльцевых зерен, наиболее часто встречается недоразвитие тела пыльцевого зерна. Редко встречающиеся типы аномалий (пыльца с 3 и 4 пыльцевыми мешками; гигантские, вероятно, диплоидные, пыльцевые зерна) характерны для краснопыльничковой формы.

Доля пыльцевых зерен, сформировавших нормальные пыльцевые трубки, варьирует в пределах 25–35%. Во всех изученных насаждениях длина нормально развитых пыльцевых трубок значительно выше у краснопыльничковой формы сосны по сравнению с желтопыльничковой. Выявлены два основных типа аномалий пыльцевых трубок – многократное ветвление и двустороннее прорастание. Во всех исследованных вариантах двустороннее прорастание значительно чаще встречается у желтопыльничковой формы сосны по сравнению с краснопыльничковой. В свою очередь, у каждой из этих форм более высокая доля двусторонне прорастающей пыльцы отмечается в искусственных насаждениях.

ГЛАВА 5 ПОЛИМОРФИЗМ *PINUS SYLVESTRIS* ПО ПРИЗНАКАМ ЖЕНСКОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ, КАЧЕСТВУ СЕМЯН И СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА

5.1 Особенности болотных и суходольных сосняков

5.1.1 Формовое разнообразие по структуре женских шишек и качеству семян

Установлено, что в большинстве обследованных популяций сосны на олиготрофных болотах и суходолах значения длины и диаметра женских шишек значительно выше у желтопыльниковой формы по сравнению с краснопыльниковой. Более высокий уровень изменчивости длины женских шишек характерен для краснопыльниковой формы. В контексте «апофизарной» дифференциации форм максимальными линейными размерами отличаются женские шишки с апофизами *f. reflexa*, минимальными – *f. plana*.

Как на суходолах, так и на олиготрофных болотах более высокими энергией прорастания и всхожестью семян отличается желтопыльниковая форма по сравнению с краснопыльниковой. Для этих форм характерны противоположные экотопические тенденции в качестве семян. У желтопыльниковой формы с олиготрофных болот значения энергии прорастания и всхожести семян значительно (примерно в 2 раза) ниже, чем у данной формы с суходолах. У краснопыльниковой формы с олиготрофных болот, напротив, показатели качества семян существенно выше по сравнению с суходолами (*таблица 3*). Различия между формами, дифференцируемыми по окраске семенной кожуры меньше: в целом более высокой лабораторной всхожестью обладают темноокрашенные семена, их отличает также менее выраженная внутривидовая изменчивость качественных показателей по сравнению со светло- и пестроокрашенными.

Таблица 3 Качественная характеристика семян внутривидовых форм сосны обыкновенной в суходольных и болотных популяциях Западной Сибири

Формовая выборка семян	Показатели качества семян, %	
	энергия прорастания	техническая всхожесть
Суходолах		
желтопыльниковая	52,0 ± 2,76	62,2 ± 2,26
краснопыльниковая	12,5 ± 0,78	23,8 ± 1,86
черносемянная	34,0 ± 1,52	64,0 ± 2,50
коричневосемянная	25,4 ± 2,34	49,6 ± 3,18
пестросемянная	23,5 ± 2,16	43,4 ± 3,45
Олиготрофные болота		
желтопыльниковая	27,9 ± 2,76	34,4 ± 1,57
краснопыльниковая	20,2 ± 1,15	28,9 ± 3,30
светлосемянная	27,0 ± 14,30	65,7 ± 10,90
темносемянная	31,0 ± 5,77	76,7 ± 1,45
пестросемянная	42,0 ± 10,8	74,3 ± 9,30
Осушенные евтрофные болота		
светлосемянная	55,0 ± 24,00	69,3 ± 19,72
темносемянная	42,7 ± 3,93	71,7 ± 5,84
пестросемянная	39,3 ± 6,12	61,7 ± 8,10

5.1.2 Экологические и формовые различия грунтовой всхожести семян, ювенильных этапов развития сеянцев

5.1.2.1 Экологический анализ качества семян

В результате посевного эксперимента, реализованного на осушенном евтрофном болоте и на сопредельной с ним супесчаном суходоле диагностировано высокое качество семян сосны в популяциях болотных экотопов (Ефремов, Пименов, 2004; Ефремов и др., 2007). Установлено, что максимальной всхожестью отличаются семена суходольного происхождения ($59,1 \pm 5,7\%$), значительно ниже она у семян с осушенных участков евтрофных болот ($46,4 \pm 5,1\%$) и минимальна у семян с олиготрофных ($34,0 \pm 1,8\%$) и мезотрофных ($24,0 \pm 7,3\%$) болот. По итогам трех лет роста наибольшая сохранность зафиксирована у сеянцев, сформировавшихся из семян с мезотрофных болот ($85,2 \pm 8,6\%$), более низкая – с олиготрофных ($55,1 \pm 9,5\%$) и осушенных участков евтрофных ($54,6 \pm 11,6\%$) болот, а наименьшая – с суходолов ($29,2 \pm 4,1\%$).

5.1.2.2 Формовой анализ качества семян

В посевах на супесчаной почве суходола на уровне тенденций в популяционных выборках диагностировано, что наиболее высокие значения грунтовой всхожести семян и сохранности сеянцев характерны для светлосемянных форм сосны по сравнению с темно- и пестросемянными (Пименов и др., 2004). Сравнительный анализ грунтовой всхожести семян с модельных деревьев различных «цветосеменных» форм (*рисунок 5*) и выращенных из них сеянцев свидетельствует о наличии достоверных различий между выборками по грунтовой всхожести семян, зоогенной повреждаемости, сохранности и высоте сеянцев. Так, наиболее высокая всхожесть семян ($69,8 \pm 4,5\%$ и $64,1 \pm 7,3\%$) характерна, соответственно для светло-коричневосемянной и коричневосемянной форм, а минимальная ($34,2 \pm 0,7\%$) – для темно-серосемянной формы. Степень зоогенной повреждаемости сеянцев обратно пропорциональна интенсивности окраски семенной кожуры: $31,3 \pm 6,8\%$ – у светлосемянной формы и $2,7 \pm 1,2\%$ – у черноссемянной. Уровень сохранности сеянцев первого года жизни у большинства форм находится на одном уровне (56–65%), за исключением сеянцев черноссемянной формы ($79,4 \pm 4,2\%$). К концу третьего года достоверно более низкой сохранностью характеризуются сеянцы коричневосемянной ($15,2 \pm 7,2\%$) и светлосемянной ($26,1 \pm 6,8\%$) форм, а минимальной высотой (155 ± 15 мм) – сеянцы черноссемянной формы.



Рис. 5 Внутривидовые вариации окраски кожуры («цветосеменные» формы) у сосны обыкновенной: светло-коричневая (а); серо-коричневая (б); черная (в); серая (г).

5.1.2.3 Анализ индивидуальной изменчивости семян

Установлено, что максимальные значения всхожести семян и сохранности сеянцев характерны для семенного потомства черносемянной формы сосны из искусственного насаждения на евтрофном Большом Жуковском болоте (*таблица 4*). В естественной популяции более высокие значения грунтовой всхожести семян и сохранности сеянцев свойственны коричневосемянной форме.

Таблица 4 Грунтовая всхожесть и сохранность семенного потомства модельных деревьев *Pinus sylvestris* с евтрофного болота «Большое Жуковское» (Томская область)

Модельные деревья*		Грунтовая всхожесть семян и сохранность сеянцев, %					
		35 дней 16.06.2007	42 дня 23.06.2007	49 дней 30.06.2007	79 дней 30.07.2007	2-й год 13.09.2008	3-й год 18.09.2009
№ 1 (ест.; черн.)	$\bar{x} \pm m_x$	26,9±1,82	27,8±2,23	27,9±2,6	27,1±2,9	21,5±4,33	19,8±3,72
	CV / σ	11,7 / 3,16	13,9 / 3,87	16,2 / 4,51	18,5 / 5,02	34,9 / 7,51	32,6 / 6,44
№ 2 (ест.; коричн.)	$\bar{x} \pm m_x$	34,5±4,18	38,4±5,26	38,9±5,1	36,0±5,29	30,9±3,64	21,3±0,38
	CV / σ	23,1 / 7,96	23,7 / 9,11	22,9 / 8,91	25,5 / 9,16	20,4 / 6,30	3,0 / 0,65
№ 3 (иск.; черн.)	$\bar{x} \pm m_x$	48,2±2,89	50,2±3,1	52,9±2,3	53,6±2,75	46,2±2,36	25,1±1,23
	CV / σ	10,4 / 5,0	10,7 / 5,37	7,6 / 4,01	8,9 / 4,76	8,8 / 4,08	8,4 / 2,14

* по каждому модельному дереву указаны генезис (ест. – естественная популяция; иск. – искусственное насаждение) и окраска семенной кожуры (черн. – черная; коричн. – коричневая).

Морфометрический анализ 3-летних сеянцев показал, что большинство показателей, обладая значительной индивидуальной изменчивостью, имеют близкие средние значения по каждой из 3-х выборок, что позволяет рассматривать эти признаки в качестве видоспецифичных. На их фоне выделяются 4 признака, имеющие, очевидно, формовую специфику: длина 3-летнего стволика, прирост стволика 2-го года роста, длина стержневого корня, количество боковых почек на стволике 1-го года роста. По этим признакам диагностированы следующие закономерности: 1) максимальные по высоте сеянцы формируются из черноокрашенных семян, продуцируемых деревом из искусственного насаждения; 2) для сеянцев, выращенных из коричневоокрашенных семян в отличие от черносемянных сеянцев характерна меньшая длина, ди- и трихотомия стержневого корня с общим уклонением корневой системы к мочковатому типу, а также более выраженная «кустистость» (ложносимподиальность) кроны.

5.2 Особенности петрофитных и степных сосняков

5.2.1 Экотопическое и формовое разнообразие по структуре женских шишек и окраске семенной кожуры

Установлено, что наименьшие размеры женских шишек (длина – 34,8±0,33, диаметр – 18,7±0,15 мм) характерны для петрофитной популяции сосны из Кузнецкого Алатау. В искусственных насаждениях степной зоны формируются

более крупные шишки. Так, в «Смирновском бору» (Койбальская степь) длина и диаметр шишек составляет, соответственно $44,3 \pm 0,36$; $22,4 \pm 0,15$ мм – у 10-летних и $41,8 \pm 0,32$; $21,2 \pm 0,16$ мм – у 35-летних деревьев. Диагностировано значительное увеличение в искусственных насаждениях по сравнению с естественным доли *f. gibba* (до 80–87%), а также возрастание, главным образом за счет плюсовых крупношишечных деревьев, доли *f. reflexa* (до 26%). В обследованных насаждениях сосны выявлено большое разнообразие вариантов окраски семенной кожуры с доминированием коричневой и серой цветовых гамм. Доля темnoseмянных форм максимальна в петрофитной популяции, в искусственных сухостепных насаждениях возрастает участие (до 37–39%) светлосемянных форм.

Постоянство межформовых различий в размерах женских шишек диагностировано в 3-летнем цикле на уровне 7 модельных деревьев и популяционных выборок в искусственном сухостепном насаждении (таблица 5). Выявлено равноценное по всем трем формам, диагностируемым по форме апофиза семенной чешуи, однонаправленное в годичном цикле снижение размеров шишек: 2003 г. → 2005 г., с сохранением формовой закономерности: *f. plana* (мелкие) → *f. gibba* (средние) → *f. reflexa* (крупные).

Таблица 5 Морфометрическая характеристика женских шишек сосны обыкновенной в искусственных сухостепных насаждениях (окр. пос. Соленоозерное, Ширинский район Республики Хакасия)

Год отбора женских шишек	Популяционная выборка	Объем выборки, шт.	Длина женских шишек, мм		Диаметр женских шишек, мм	
			$\bar{x} \pm m_x$	CV, % / σ	$\bar{x} \pm m_x$	CV, % / σ
2003	<i>f. gibba</i>	137	$53,0 \pm 0,73$	16,0 / 8,50	$25,6 \pm 0,29$	13,3 / 3,40
	<i>f. plana</i>	56	$50,6 \pm 0,94$	13,9 / 7,04	$24,5 \pm 0,45$	14,1 / 3,45
	<i>f. reflexa</i>	24	$51,5 \pm 1,69$	16,1 / 8,28	$26,1 \pm 0,90$	17,0 / 4,44
2004	<i>f. gibba</i>	322	$44,5 \pm 0,41$	16,7 / 7,42	$21,4 \pm 0,17$	14,1 / 3,01
	<i>f. plana</i>	81	$42,7 \pm 0,73$	15,4 / 6,57	$20,1 \pm 0,31$	13,8 / 2,78
	<i>f. reflexa</i>	39	$49,3 \pm 1,01$	12,8 / 6,29	$23,9 \pm 0,35$	9,2 / 2,21
2005	<i>f. gibba</i>	55	$39,4 \pm 0,87$	16,4 / 6,45	$20,8 \pm 0,44$	15,9 / 3,30
	<i>f. plana</i>	28	$37,3 \pm 1,53$	21,7 / 8,09	$19,6 \pm 0,73$	19,7 / 3,87
	<i>f. reflexa</i>	37	$43,4 \pm 0,88$	12,4 / 5,38	$22,8 \pm 0,43$	11,6 / 2,64

5.2.2 Экотопические и формовые особенности качества семян

Установлено, что, несмотря на небольшую массу (3,9 г) и невысокие значения энергии прорастания ($22,6 \pm 1,66\%$), максимальная техническая всхожесть ($73,6 \pm 2,33\%$) характерна для семян из естественной петрофитной популяции Кузнецкого Алатау. Аналогичные высокие значения технической всхожести (около 70%), при значительно больших – массе (6,3–7,5 г) и энергии прорастания (50–70%) свойственны также семенам, продуцируемым деревьями световых форм в экспериментально-производственных насаждениях Ширинской и Койбальской («Смирновский бор») степей. Диагностировано, что в рядовых посадках «Смирновского бора» более высокие качественные характеристики свойственны семенам у 10-летних особей (масса – 7,5 г; энергия прорастания –

49,6±5,04%; всхожесть – 72,6±0,88%) по сравнению с 35-летними (масса – 6,6 г; энергия прорастания – 22,3±2,90%; всхожесть – 52,6±2,02%), что может свидетельствовать о наличии у сосны обыкновенной «акселерационных эффектов» репродукции.

При оценке качества семян внутривидовых форм, дифференцируемых по окраске женских шишек, установлено, что семена из шишек темно-коричневой окраски (контрастного морфотипа экстремальных местопроизрастаний) при значительно (в 3 раза) более высоком уровне индивидуальной изменчивости, имеют более низкие, по сравнению с семенами из шишек типичной для вида – зеленовато-коричневой окраски, значения массы (соответственно, 6,0 и 6,9 г), энергии прорастания (соответственно, 27,0±5,0 и 55,7±3,18%) и технической всхожести (соответственно, 29,3±3,84 и 57,0±2,65%).

Диагностированы различия в качестве семян у черносемянной и коричневосемянной форм в сухостепных насаждениях естественного и искусственного генезиса (*таблица 6*). Установлено, что в естественной популяции сосны достоверно более высокие значения энергии прорастания и технической всхожести характерны для семян с черной окраской семенной кожуры. В искусственном насаждении, напротив, качество выше у семян коричневой окраски. В обоих насаждениях более высокий уровень изменчивости показателей качества семян свойственен коричневосемянной форме.

Таблица 6 Качественная характеристика семян с различной окраской семенной кожуры в естественной петрофитной популяции и искусственном сухостепном насаждении сосны обыкновенной в Ширинском районе Республики Хакасия

Признаки	Окраска семенной кожуры	Естественная популяция	Искусственное насаждение
Энергия прорастания, %	черная	85,6 ± 1,15	54,6 ± 3,16
	коричневая	68,7 ± 4,42	62,4 ± 9,56
Техническая всхожесть, %	черная	93,4 ± 1,32	80,5 ± 1,65
	коричневая	83,6 ± 4,15	83,8 ± 5,65

5.2.3 Индивидуальные различия грунтовой всхожести семян, ювенильных этапов развития сеянцев

Установлено, что грунтовая всхожесть семян модельных деревьев сосны из искусственных насаждений Ширинского района Республики Хакасия варьирует в диапазоне 65–70%, значительно отличаясь (24,2±2,32%) лишь у крупносукковатого дерева световой формы, продуцирующего крупные сильно засмоленные, самостоятельно почти не раскрывающиеся шишки f. *reflexa*. Сформировавшиеся из семян этого дерева 3-летние сеянцы по габитуальным признакам проявляют акселерационные черты: интенсивный радиальный прирост стволика, высокая апикальная меристематическая активность, выраженной в значительном вертикальном приросте и закладке большого количества боковых почек. Семенное потомство этого дерева выделяется на фоне остальных вариантов также

максимальной долей ($26,0 \pm 1,53\%$) аномальных сеянцев, включающих перевершинивание, вторичный прирост («Ивановы побеги») и «мультихотомию» (формирования множества габитуально равноценных побегов, приводящих в многоствольности особей). У семенного потомства деревьев других форм доля аномальных сеянцев меньше (до 12%), в большинстве случаев они имеют кустовидный облик, обусловленный множественным перевершиниванием, а также отличаются (у коричневосемянной формы) общим уклонением корневой системы к мочковатому типу.

ГЛАВА 6 ГЕНЕТИКО-СЕЛЕКЦИОННАЯ ОЦЕНКА ЭКОТИПИЧЕСКОГО И ФОРМОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ *PINUS SYLVESTRIS*

6.1 Поливариантность числа хромосом у внутривидовых форм *Pinus sylvestris*

Анализированы результаты впервые проведенных цитогенетических исследований внутривидовых форм *Pinus sylvestris* (Пименов, Седельникова, 2002, 2003; Седельникова, Пименов, 2013). Наряду с характерным для вида диплоидным набором хромосом ($2n = 24$), в семенном потомстве деревьев *f. reflexa*, *f. phaeosperma*, *f. sulfuranthera*, *f. erythranthera* выявлена миксоплоидия ($2n = 24, 26$; $2n = 24, 27$; $2n = 24, 36$; $2n = 24, 48$; $2n = 24, 36, 48$). Наиболее часто встречаются миксоплоиды, содержащие, кроме диплоидных, тетраплоидные клетки ($2n = 24, 48$). Доля миксоплоидов увеличивается на болотах (**рисунок 6**).

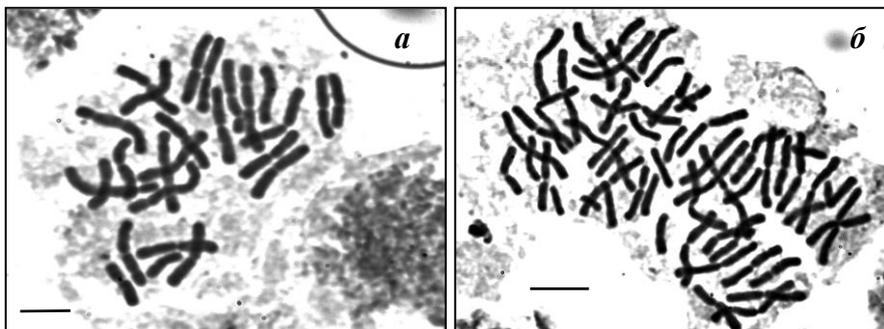


Рис. 6 Анеуплоидная – $2n = 26$ (а) и тетраплоидная – $2n = 48$ (б) клетки у *Pinus sylvestris* f. *sulfuranthera* на олиготрофном Цыгановом-1 болоте. Масштабная линейка 10 мкм.

По результатам кариологических исследований хвойных диагностированы 3 микроэволюционных вектора, природа которых связана с миксоплоидией. Первый определяется естественной экстремальностью местопроизрастаний, к которым относятся: гидроморфные пессимумы, границы ареалов и техногенно нарушенные экотопы. Второй связан с адаптивными стрессами при интродукции. Третий вектор может быть интерпретирован как селекционный, распространяющийся на внутривидовые формы, аномальные морфотипы, сорта и культивары. Полученные результаты по миксоплоидии внутривидовых форм *Pinus sylvestris*, других видов, гибридов и культиваров хвойных свидетельствуют, что эко-морфотипическая изменчивость хромосомных чисел является одним из действенных факторов микроэволюции у сосны обыкновенной (Пименов, Седельникова, 2002, 2003; Седельникова, Пименов, 2005, 2007, 2013; Седельникова и др., 2005, 2008, 2010, 2011, 2013, 2014; Пименов и др., 2012).

6.2 Кариологические и цитогенетические особенности красно- и желтопыльниковой форм *Pinus sylvestris*

Установлено, что в диплоидном наборе как желтопыльниковой, так и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной, произрастающих на суходоле и на болоте, имеется 24 хромосомы ($2n = 24$). Отмечена миксоплоидия ($2n = 24, 26$; $2n = 24, 27$; $2n = 24, 36$, $2n = 24, 48$). Отклонения числа хромосом от нормального наиболее распространены у обеих форм сосны на болоте (*таблица 7*). В болотном экотопе процент клеток с нарушениями числа хромосом выше у желтопыльниковой формы. На суходоле нарушения числа хромосом встречаются чаще у краснопыльниковой формы. В выборках желто- и краснопыльниковой форм сосны выявлены хромосомные нарушения в метафазах: фрагменты, кольцевые хромосомы, ацентрические кольца и др. Наиболее широкий спектр и максимальная встречаемость нарушений наблюдается у желтопыльниковой формы на суходоле (Седельникова, Пименов, 2015).

Таблица 7 Частота встречаемости хромосомных нарушений в семенном потомстве желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной

Показатели		Выборки			
		желтопыльниковая форма		краснопыльниковая форма	
		суходол	болото	суходол	болото
Число изученных корневых меристем, шт.		57	26	20	15
Число корневых меристем с нарушениями, шт./%		13 / 3,95	10 / 4,63	4 / 2,09	3 / 2,52
Число изученных клеток, шт.		329	216	191	119
Число клеток с нарушениями, шт./%		16 / 4,86	15 / 6,94	5 / 2,61	3 / 2,52
Нарушения числа хромосом и хромосомные перестройки	анеуплоидные и полиплоидные клетки	5 / 1,52	13 / 6,02	4 / 2,09	3 / 2,52
	фрагменты	5 / 1,52	1 / 0,46	1 / 0,52	-
	кольцевая хромосома	2 / 0,61	-	-	-
	ацентрическое кольцо	1 / 0,30	1 / 0,46	-	-
	дицентрическая хромосома с фрагментом	1 / 0,30	-	-	-
	остаточное ядрышко	1 / 0,30	-	-	-
	аномально утолщенная хромосома	1 / 0,30	-	-	-

С помощью метода поликариограммного анализа в суходольной и болотной популяциях как желто-, так и краснопыльниковых форм сосны выделяется группа, состоящая из девяти пар (I–IX) длинных равноплечих хромосом. Индивидуально идентифицируются три пары (X, XI, XII) более коротких неравноплечих хромосом. Морфометрические параметры хромосом желто- и краснопыльниковых форм сосны, произрастающих на болоте и на суходоле, приведены в *таблице 8*.

Таблица 8 Морфометрические параметры хромосом желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной

Номера хромосом	Абсолютная длина		Относительная длина		Центромерный индекс	
	$x \pm m_x$, мкм	CV, %	$x \pm m_x$, %	CV, %	$x \pm m_x$, %	CV, %
Суходол (желтопыльниковая форма)						
I–IX	16,6±0,11	10,6	4,4±0,03	10,2	47,9±0,13	4,0
X	13,4±0,24	9,1	3,6±0,06	8,9	45,2±0,44	4,9
XI	12,3±0,28	11,5	3,3±0,07	11,2	42,3±0,49	5,9
XII	10,7±0,18	8,8	2,9±0,05	8,3	41,4±0,45	5,5
Суходол (краснопыльниковая форма)						
I–IX	17,9±0,12	10,6	4,5±0,03	9,6	47,8±0,12	4,1
X	14,4±0,24	9,0	3,6±0,06	8,3	46,0±0,51	5,8
XI	13,2±0,24	9,7	3,3±0,05	8,5	45,1±0,39	4,6
XII	12,0±0,23	10,0	3,0±0,05	9,7	41,6±0,51	6,4
Болото (желтопыльниковая форма)						
I–IX	15,3±0,09	10,2	4,4±0,02	8,9	48,0±0,11	3,7
X	12,6±0,21	9,0	3,7±0,05	7,0	47,0±0,33	3,8
XI	11,7±0,24	11,4	3,4±0,07	11,2	43,5±0,47	5,9
XII	9,8±0,16	9,0	2,9±0,04	8,3	41,6±0,42	5,6
Болото (краснопыльниковая форма)						
I–IX	15,6±0,12	10,8	4,5±0,03	9,6	48,1±0,12	3,3
X	12,7±0,26	9,1	3,6±0,05	6,4	45,8±0,39	3,8
XI	11,8±0,27	10,2	3,4±0,07	8,8	43,2±0,60	6,3
XII	10,1±0,23	10,1	2,9±0,06	9,3	41,9±0,49	5,2

В соответствии со значениями центромерного индекса все хромосомы относятся к метацентрическому типу. Суммарные длины диплоидного набора хромосом сосны с суходола у желто- и краснопыльниковых форм составляют $371,3 \pm 4,22$ и $402,1 \pm 4,49$ мкм соответственно. На болоте средние суммарные длины диплоидного набора хромосом сосны у желто- и краснопыльниковых форм составляют $342,8 \pm 4,71$ и $350,4 \pm 5,48$ мкм соответственно. Кариотипы желто- и краснопыльниковой форм сосны с болота и суходола, систематизированные по данным поликардиограммного анализа представлены на *рисунке 7*.

В болотных и суходольных экотопах краснопыльниковая форма сосны обыкновенной достоверно отличается от желтопыльниковой большими размерами хромосом, определяемыми такими параметрами, как суммарная длина диплоидного набора, абсолютная длина, относительная длина. При идентификации отдельных пар хромосом в качестве дополнительных маркеров использовались вторичные перетяжки. В болотном и суходольном экотопах у обеих форм сосны с наибольшей частотой встречаются постоянные вторичные перетяжки в медиальной и дистальной зонах плеча пар III–IV хромосом. Общее число вторичных перетяжек в хромосомах деревьев, произрастающих в болотном экотопе, выше такового в суходольном. Локализация перетяжек в соответствующих парах хромосом желто- и краснопыльниковых форм сосны в

основном совпадает. Однако выявляются и некоторые различия. Так, на суходоле I пара хромосом краснопыльничковой формы содержит вторичную перетяжку в проксимальной зоне плеча, а у желтопыльничковой такая пара перетяжек не имеет. В болотном экотопе пара V хромосом содержит две вторичные перетяжки, встречающиеся с невысокой частотой как у желто-, так и у краснопыльничковых форм сосны. Эти перетяжки характеризуются одинаковой локализацией у обеих форм в дистальных зонах короткого плеча и различной – на длинном.

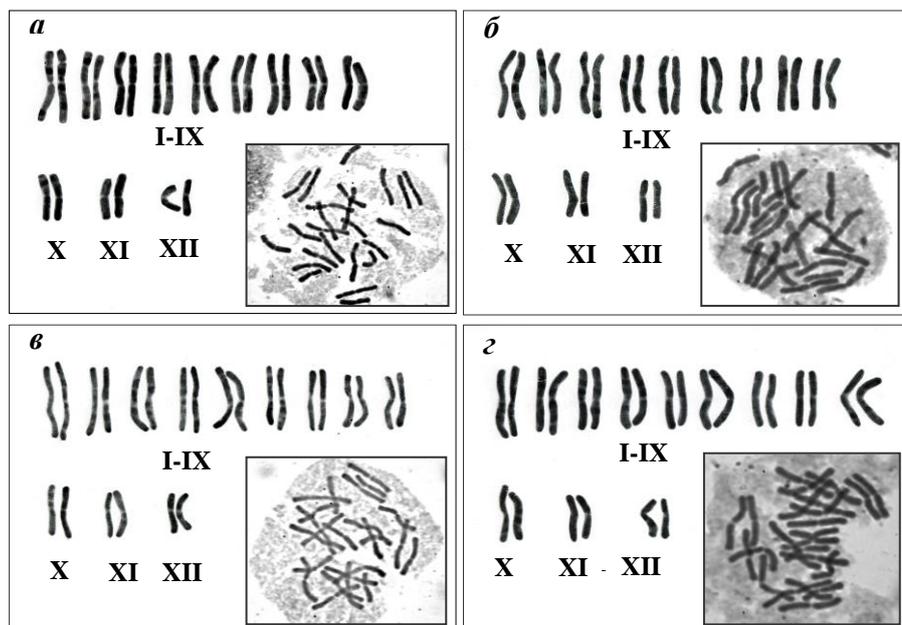


Рис. 7
Систематизированные кариотипы внутривидовых форм сосны обыкновенной с олиготрофного болота – (а) желтопыльничковая форма, (б) краснопыльничковая форма и с суходола – (в) желтопыльничковая форма, (г) краснопыльничковая форма. Хромосомы расположены в порядке уменьшения их длины. I–XII – номера хромосом.

С учетом морфометрических параметров хромосом и данных, полученных при изучении локализации вторичных перетяжек и частоты их встречаемости, построены сравнительные идиограммы желтопыльничковой и краснопыльничковой форм сосны обыкновенной, произрастающих в болотном и суходольном экотопях (рисунок 8).

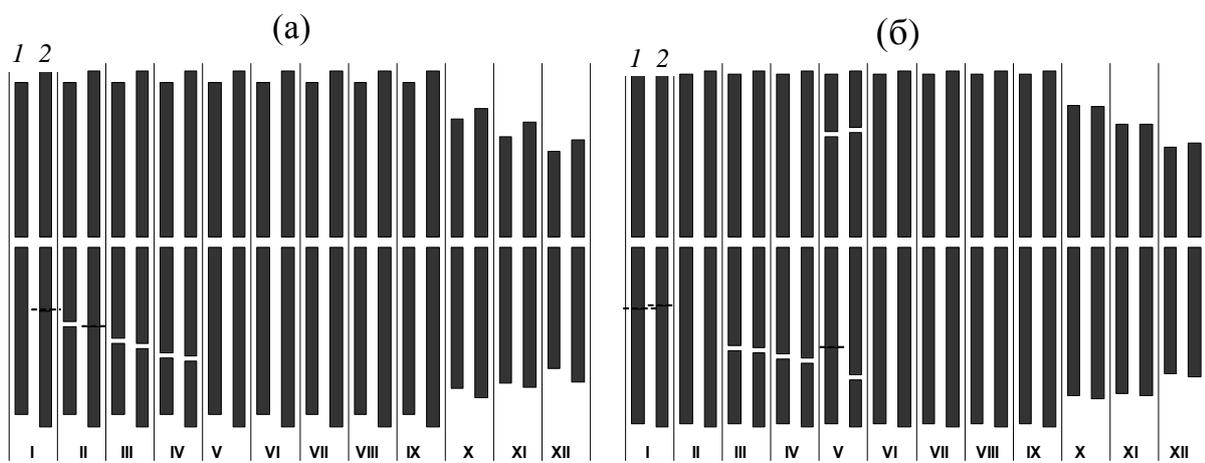


Рис. 8 Сравнительные идиограммы желтопыльничковой (1) и краснопыльничковой (2) форм сосны обыкновенной на суходоле (а) и на болоте (б). I–XII – номера хромосом; пробелами обозначены постоянные вторичные перетяжки, пунктирной линией – непостоянные вторичные перетяжки.

6.3 Влияние мелиоративного стресс-воздействия на цитогенетические параметры семенного потомства болотного экотипа *Pinus sylvestris*

Анализируются цитогенетические особенности семенного потомства модельных деревьев, представляющих естественную популяцию, произрастающую на евтрофном болоте до осушения и лесокulturное насаждение постмелиоративного происхождения (Пименов, Седельникова, 2006; Пименов и др., 2009; Седельникова, Пименов, 2010). Установлено, что техническая всхожесть семян существенно выше у деревьев из искусственного насаждения. Сделано предположение, что продуцирование семян столь разного качества деревьями со сходными фенотипическими характеристиками в одних и тех же условиях произрастания является отдаленным последствием мелиоративного стресс-воздействия, затронувшего репродуктивную сферу растений. В результате проверки данной гипотезы установлено, что у семенного потомства деревьев в естественной популяции, пережившей резкую смену гидротермического режима в результате мелиорации, частота встречаемости аномальных корневых меристем составляет $69,6 \pm 10,06\%$, клеток – $31,2 \pm 7,43\%$, что значительно выше, чем в искусственном насаждении (соответственно, $48,2 \pm 4,47\%$ и $15,7 \pm 3,93\%$). В ана-телофазных клетках корневых меристем потомства деревьев представлен широкий спектр нарушений: одиночные и парные мосты, неправильное расхождение хромосом, многополюсные митозы, выбросы хромосом за пределы пластинки, отстающие и забегающие хромосомы (рисунк 9).

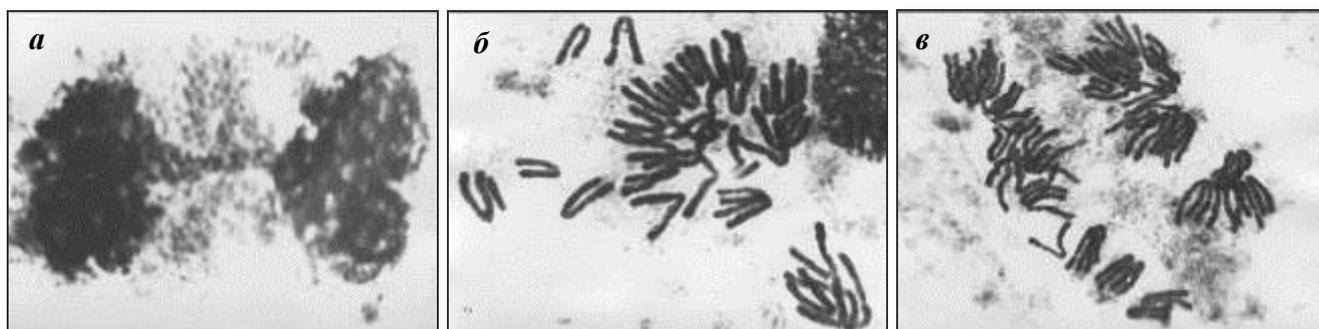


Рис. 9 Аномалии митоза в семенном потомстве в естественном и искусственном насаждениях сосны обыкновенной на осушенном евтрофном болоте «Большое Жуковское»: парный мост (а); хаотическое расхождение хромосом (б); многополюсное расхождение хромосом (в). Об. 90х, ок. 10х.

При оценке встречаемости и спектра метафазных нарушений установлено, что у семенного потомства деревьев в естественной популяции, испытавшей мелиоративное стресс-воздействие, частота встречаемости корневых меристем с хромосомными нарушениями выше, чем в искусственном насаждении, созданном после осушения. Частота встречаемости аномалий из естественной популяции составила: в корневых меристемах – $36,7 \pm 5,77\%$, в метафазных клетках – $5,9 \pm 1,12\%$. Встречаемость аномалий у семенного потомства деревьев из искусственного насаждения, соответственно, ниже: в корневых меристемах – $24,4 \pm 6,78\%$; в метафазных клетках – $4,8 \pm 1,77\%$. Спектр мутаций, выявленных в семенном потомстве, включает различные типы нарушений: миксоплоидию,

кольцевые хромосомы и ацентрические кольца с фрагментами или без фрагментов, дицентрические хромосомы (Пименов и др., 2009).

В потомстве одного из деревьев естественной популяции сосны найдена гигантская хромосома, размеры которой существенно превышают параметры хромосом диплоидного набора. Абсолютная длина гигантской хромосомы составляет 24,3 мкм, относительная длина – 6,6%. Значения длины гигантской хромосомы на 50% выше по сравнению с соответствующими показателями нормальной хромосомы. По своей морфологии гигантская хромосома относится к метацентрическому типу, ее центромерный индекс составляет 48,9%. Гигантская хромосома в соматических клетках *Pinus sylvestris* обнаружена впервые для видов семейства Pinaceae (Седельникова, Пименов, 2010).

Проведен корреляционный анализ встречаемости метафазных нарушений в семенном потомстве материнских деревьев из естественной популяции и искусственного насаждения в зависимости от качества продуцируемых ими семян. Выявлено, что в естественной популяции сосны проростки семян с максимальной всхожестью характеризуются более высоким уровнем встречаемости метафазных клеток с хромосомными нарушениями. У семенного потомства деревьев в искусственном насаждении, напротив, встречаемость метафазных клеток с нарушениями ниже у семян с более высокой всхожестью (Пименов и др., 2009).

ГЛАВА 7 ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ДИАГНОСТИКА ПОЛИВАРИАНТНОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЭКО- И МОРФОТИПОВ *PINUS SYLVESTRIS*

7.1 Морфологическая и дендрохронологическая индикация процессов «социальной» дифференциации в гнездовых посевах *Pinus sylvestris*

Поливариантность морфогенеза – онтогенетический аспект биоразнообразия *Pinus sylvestris* анализирована по результатам оценки процесса конкурентного исключения в 47-летних гнездовых группах с разным числом особей (Пименов, Ефремов, 2009, 2011). Диагностированы продукционные максимумы низкого (4 экз.) и высокого (9–24 экз.) уровней густоты (**таблица 9**). Максимум низкого уровня плотности можно рассматривать в качестве порогового значения, соответствующего оптимальному уровню плотности для «точечно» загущенных посевов сосны, при котором в наибольшей степени проявляются положительно направленные внутригрупповые взаимодействия – «состязательный групповой эффект» и реализуется внутривидовой биотический потенциал.

При анализе возрастной динамики роста сосны в гнездовых группах с разным числом особей по 40-летним хронологиям абсолютных значений радиального прироста господствующих деревьев установлено, что на первых этапах (до 17-летнего возраста) развития радиальный прирост стабильно больше у деревьев в гнездовых группах с высоким уровнем плотности, затем ситуация меняется и неизменно более высокий прирост наблюдается в дальнейшем в гнездовых группах со средним уровнем плотности. Очевидно, что в гнездовых группах сосны преимущество господствующих особей проявляется уже на «стартовом

отрезке дистанции» (до 17–18 лет), когда максимально реализуется их генотипический конкурентный потенциал.

Таблица 9 Объем стволовой древесины растущих особей сосны в гнездах с различным общим числом деревьев (растущие и сухостой), м³/одна гнездовая группа

Общее число деревьев в гнездовой группе, экз.	Статистические показатели			
	n	$\bar{x} \pm M_x$	Limit	σ
1	20	0,167 ± 0,0296	0,002 – 0,410	0,132
2	25	0,187 ± 0,0314	0,005 – 0,650	0,160
3	28	0,171 ± 0,0292	0,002 – 0,608	0,151
4	21	0,313 ± 0,0404	0,052 – 0,645	0,181
5	22	0,213 ± 0,0403	0,031 – 0,833	0,189
6	20	0,234 ± 0,0465	0,006 – 0,594	0,203
7–8	20	0,250 ± 0,0546	0,008 – 0,903	0,244
9–24	24	0,325 ± 0,0381	0,056 – 0,804	0,187

Примечание. n – число деревьев в выборке.

В результате полной дендрохронологической реконструкции процесса внутригрупповой дифференциации в трех гнездовых группах, включавших к 7-летнему возрасту в 1960 г. различное число особей, охарактеризованы два варианта структурной динамики: 1) с ранним выделением господствующей особи, в последующем неуклонно наращивающей свое преимущество, с дальнейшим переходом к одиночному типу роста; 2) с более поздним обособлением господствующей особи, сопровождающимся перманентной сменой «лидера», стабилизацией в дальнейшем ее продукционной доли при сохранении и устойчивом росте особей низших статусов, с последующим формированием иерархически структурированной группировки, сохраняющей максимально возможное при групповом варианте развития внутривидовое разнообразие.

7.2 Грунтовая всхожесть семян, сохранность и морфология сеянцев в гнездовых посевах эко- и морфотипов *Pinus sylvestris*

Выявлена эко-морфотипическая специфичность всхожести семян и сохранности сеянцев. Различия между внутривидовыми формами увеличиваются на высоких уровнях плотности (15 и более семян в гнезде). На 35-й день роста – временном отрезке, отражающем глубину покоя семян и их физиологическую синхронизацию, единственной выборкой, значительно дистанцируемой при кластеризации от остальных, между собой слабо дифференцируемых совокупностей, является потомство суходольной популяции. При ДСА-ординации совокупные за 3 года эксперимента данные по всхожести семян и сохранности сеянцев в плоскости осей, интерпретируемых как вектора «уменьшение всхожести семян» и «снижение сохранности сеянцев», отражают объединение потомства сухостепных форм в единую группу. Потомство трех болотных деревьев максимально дистанцировано друг от друга, что свидетельствует об их значительно более высоком формовом своеобразии по сравнению с деревьями из сухостепных условий произрастания.

Сравнительный анализ полиморфизма (совокупной изменчивости 5-ти морфологических признаков) семенного потомства наиболее контрастных эко-морфотипов сосны в гнездовых группах различного уровня плотности (4, 7, 10, 15 шт. семян в гнезде) осуществлен с использованием метода главных компонент (*рисунок 10*). На всех уровнях плотности сохраняется обособление (морфологическое своеобразие) выборок в пространстве двух первых главных компонент, при этом максимальные отличия наблюдаются между сеянцами суходольного и болотного происхождений. Эко-морфотипическая дифференциация выборок между собой наиболее четко проявляется на минимальном уровне плотности (4 семени в гнезде), когда влияние внутривидовой конкуренции на развитие сеянцев минимально. Напротив, при высокой плотности гнездовых групп (10, 15 шт. семян в гнезде), групповые аспекты (положительное взаимовлияние сеянцев) ослабевают, а интенсивная индивидуальная конкуренция провоцирует поливариантность морфогенеза отдельных сеянцев в пределах каждой из сравниваемых выборок. Вероятность образования уникальных (редких) морфотипов максимальна в семенном потомстве выдающихся (плюсовых) деревьев из экологически пессимальных экотопов (в настоящем эксперименте – с болота и сухой степи).

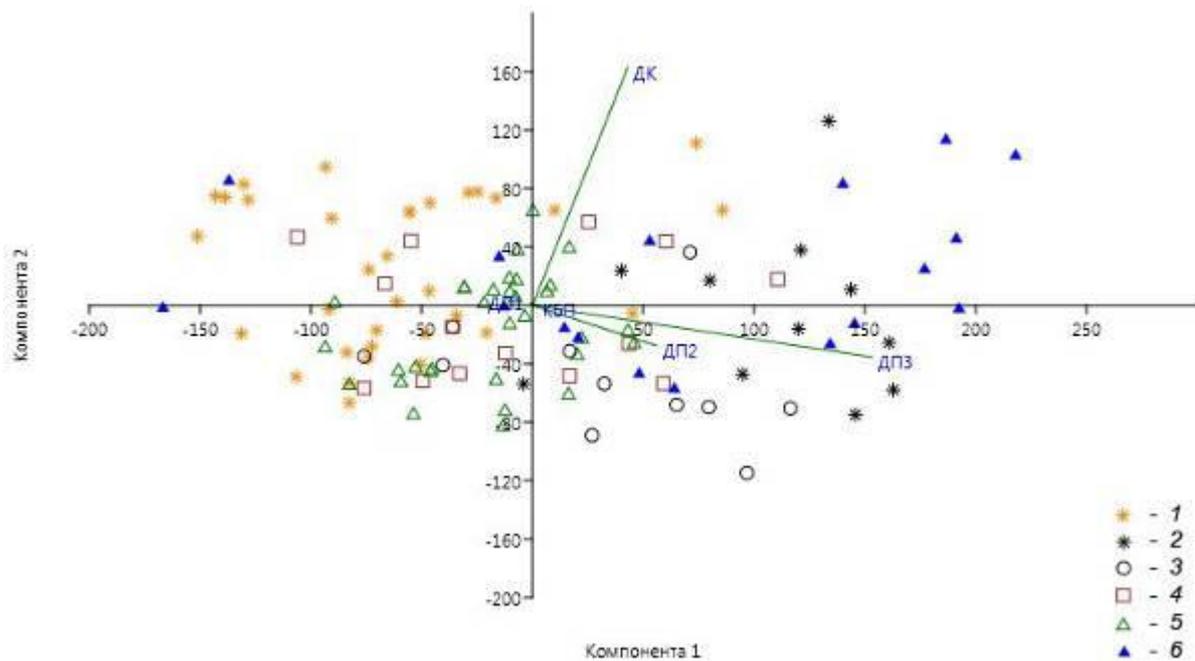


Рис. 10 Распределение 3-летних сеянцев контрастных эко-морфотипов сосны обыкновенной из 15-семянных гнездовых групп в поле двух первых главных компонент, объясняющих 94,4% суммарной изменчивости 5 морфологических признаков. Условные обозначения: ДК – длина стержневого корня; ДП1 – прирост стволика 1-го года роста; ДП2 – прирост стволика 2-го года роста; ДП3 – прирост стволика 3-го года роста; КБП – количество боковых побегов 3-го года роста. 1 – суходольная популяция; 2 – черносемянная форма из болотной популяции; 3 – черносемянная форма из искусственного насаждения на болоте; 4 – коричневосемянная форма из искусственного насаждения в сухой степи; 5 – темно-пестросемянная форма из искусственного насаждения в сухой степи; 6 – темно-серосемянная крупношишечная форма из искусственного насаждения в сухой степи.

ГЛАВА 8 ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ И МИКРОЭВОЛЮЦИИ *PINUS SYLVESTRIS*

На основе результатов собственных исследований видов *Pinaceae* и литературных данных анализируются экотопические аспекты внутривидовой дифференциации, как производной морфологической изменчивости, фенотипического полиморфизма и онтогенетической поливариантности. Обсуждаются подходы к диагностике локализации максимумов биологического разнообразия видов *Pinaceae* – в оптимальных местопроизрастаниях центральных частей ареалов или в естественно экстремальных экотопах географической и экологической периферий распространения.

С методологических позиций анализированы результаты исследований внутривидового разнообразия *Pinus sylvestris* в пессимальных (гидро-, ксеро- и петрофитных) и оптимальных (суходольных и лесостепных) экотопах юга Сибири на уровне естественных популяций и искусственных насаждений. Рассмотрена роль стрессирующе-модификационных факторов (осушение болот, создание лесных культур, интродукция и селекция) в микроэволюции сосны обыкновенной.

В контексте экотопически целесообразной реализации адаптивных стратегий вида обсуждается природа формового разнообразия *Pinus sylvestris*. Теоретически осмыслено и аргументировано положение о том, что популяции сосны обыкновенной из пессимальных экотопов юга Сибири являются своеобразными рефугиумами редких генотипов – селекционно значимых форм с измененным морфогенезом. Такие выдающиеся по своей морфологии деревья характеризуются более высоким, по сравнению с популяционными выборками в оптимальных условиях произрастания, расщеплением семенного потомства, по сути, представляя собой потенциальные микроэволюционные «точки роста».

ВЫВОДЫ

1. В гидротермически контрастных экотопах юга Сибири наибольшая изменчивость сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по форме и типу ветвления кроны деревьев, окраске, структуре их коры и корки характерна для естественно-экстремальных местопроизрастаний вида – болотных, сухостепных и петрофитных, по сравнению с оптимальными – суходольными и лесостепными. Высокое формовое разнообразие сосны по признакам вегетативной сферы определяется, прежде всего, низкими темпами конкурентного исключения – длительным сохранением в составе древостоев особей старших возрастов. Встречаемость аномальных морфотипов деревьев значительно возрастает в условиях пессимума, а также в результате резкой смены экологической ситуации вследствие проведения в болотных сосняках лесосушительной мелиорации.

2. Максимальный уровень формового разнообразия по признакам мужской генеративной сферы (окраске и размерам собраний мужских шишек) на юге Западносибирской равнины характерен для популяций сосны обыкновенной на олиготрофных болотах и на участках евтрофных болот, изолированных от оптимальных для вида суходольных экотопов. Наличие достоверных различий между краснопыльниковой (f. *erythranthera*) и желтопыльниковой (f. *sulfuranthera*) формами сосны по размерам и строению собраний мужских шишек,

морфологии и качеству пыльцы диагностирует экотопическую обусловленность данных морфотипов. При этом краснопыльниковая форма имеет преимущества на торфяных болотах, а желтопыльниковая – на минеральных суходолах.

3. В экологически контрастных местопроизрастаниях сосны обыкновенной на юге Средней Сибири наиболее высокая изменчивость признаков мужской генеративной сферы наблюдается в экстремальных сухостепных экотопах. Максимальная частота встречаемости аномальных пыльцевых зерен и нарушений развития пыльцевых трубок типична для естественных петрофитных популяций по сравнению с искусственными сухостепными насаждениями. Значительно более крупная пыльца и большая длина пыльцевых трубок свойственны краснопыльниковой форме сосны по сравнению с желтопыльниковой.

4. Различное доленое участие внутривидовых форм сосны обыкновенной, дифференцируемых по признакам женской генеративной сферы (размерам и окраске шишек, форме апофиза семенных чешуй, окраске семян) в популяциях контрастных условий произрастания, позволяет рассматривать морфотипы как проявления экологических стратегий, обеспечивающих устойчивую репродукцию вида в занимаемых экотопах. При чем максимальная морфологическая изменчивость шишек и семян сосны характерна для наиболее экстремальных местопроизрастаний – олиготрофных болот и каменистых горных склонов.

5. Энергия прорастания и всхожесть семян, сохранность и ростовые параметры сеянцев сосны обыкновенной определяются не только условиями произрастания материнских древостоев, но также генезисом и формовой спецификой отдельных деревьев. Наиболее высокие значения качественных показателей семян и сеянцев характерны для сосняков, прежде всего, лесокультурного происхождения, произрастающих на осушенных евтрофных болотах и морфотипов с крючковатой формой апофизов женских шишек (f. *reflexa*), черной (f. *melanosperma*) и коричневой (f. *phaeosperma*) окраской семенной кожуры.

6. Встречаемость и спектр хромосомных мутаций и аномалий митоза в семенном потомстве деревьев сосны обыкновенной различного происхождения, габитуса и формовой принадлежности, произрастающих на осушенных евтрофных болотах, отражают цитогенетические механизмы адаптации вида к экстремальным условиям произрастания. Более высокие уровни индивидуальной изменчивости качества семян, встречаемости корневых меристем и метафазных клеток с изменениями числа хромосом и хромосомными перестройками характерны для популяций сосны, испытавших резкое изменение условий произрастания вследствие мелиоративного стресс-воздействия, по сравнению с искусственными насаждениями, созданными в постмелиоративный период.

7. Желтопыльниковая и краснопыльниковая формы сосны обыкновенной, обладая рядом значимых различий по кариологическим признакам, являются фенотипически дифференцированными адаптивными компонентами внутривидового генетического разнообразия. Краснопыльниковая форма сосны отличается от желтопыльниковой большими размерами хромосом – суммарной длиной диплоидного набора хромосом, абсолютной и относительной длинами хромосом. Нарушение числа хромосом (миксоплоидия) наиболее типично для

желтопыльниковой формы сосны на болотах, краснопыльниковой формы – на суходолах.

8. Поливариантность морфогенеза – онтогенетический аспект биоразнообразия сосны обыкновенной – диагностируется при комплексном совмещении методов таксационной, габитуально-морфологической и дендрохронологической реконструкций этапов конкурентного исключения в гнездовых группах с разным числом особей. Выявленные закономерности морфологической дифференциации деревьев свидетельствуют о наличии оптимальных уровней плотности (4 и 7 экз.) в гнездовых посевах сосны, при которых в наибольшей степени проявляются положительно направленные внутригрупповые взаимодействия и реализуется внутривидовой биотический потенциал.

9. Целевые экспериментальные посева сосны обыкновенной с вариацией числа семян в гнезде от 1 до 30 шт. позволили диагностировать густотные закономерности экотопической (для суходольного, болотного и сухостепного экотипов) и формовой (для различных вариантов окраски семенной кожуры) специфики всхожести семян, сохранности и морфологии сеянцев на ювенильных этапах их развития. Наиболее высокая морфологическая изменчивость свойственна сеянцам из семян болотного происхождения – они существенно расходятся с гнездовыми группами всех густотных уровней из суходольных семян. Вероятность образования уникальных морфотипов максимальна в семенном потомстве деревьев черносемянной (f. *melanosperma*) и крупношишечной (f. *macrocarpa*) форм из пессимальных экотопов – евтрофных болот и сухой степи – в гнездовых группах высокого уровня плотности (10 шт. и более семян), где интенсивная конкуренция провоцирует поливариантность морфогенеза отдельных сеянцев.

10. Разнотипность условий произрастания и низкие темпы конкурентного исключения в сочетании со стресс-воздействиями (осушение болот) способствуют усилению мутагенеза и формообразования – формированию в болотных популяциях сосны обыкновенной повышенного внутривидового разнообразия. Напротив, выровненный экологический фон и интенсивные ростовые процессы определяют более низкое биоразнообразие популяций вида в оптимальных суходольных местопроизрастаниях, где вновь образующиеся формы в силу низкой конкурентоспособности элиминируются отбором уже на начальных этапах развития.

11. Естественно-экстремальные условия произрастания сосны обыкновенной на юге Сибири, идентифицируемые как экотопы гидро-, ксеро- и петрофитной факториальной доминанты, являются своеобразными «рефугиумами» редких генотипов, в них наблюдается наибольшая концентрация и широкий диапазон селекционно-значимых форм деревьев. Выдающиеся по своей морфологии деревья отличаются более высоким, по сравнению с популяционными выборками в оптимальных условиях произрастания, расщеплением признаков в семенном потомстве, представляя собой микроэволюционные «точки роста», которые обеспечивают сохранение реального биоразнообразия сосны обыкновенной как ботанического вида в азиатской части его ареала.

ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, входящих в Перечень российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук:

1. **Пименов А. В.** Числа хромосом представителей семейства *Pinaceae* из Западной и Средней Сибири / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова // Ботанический журнал. – 2002. – Т. 87, № 9. – С. 136–137. – 0,12 / 0,06 п.л.

2. **Пименов А. В.** Числа хромосом представителей семейств *Cupressaceae* и *Pinaceae* / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова // Ботанический журнал. – 2003. – Т. 88, № 9. – С. 136–137. – 0,12 / 0,06 п.л.

3. Ефремов С. П. Посевные качества семян болотных и суходольных экотипов *Pinus sylvestris* L. / С. П. Ефремов, **А. В. Пименов** // Хвойные бореальной зоны. – 2004. – Вып. 2. – С. 56–61. – 0,36 / 0,18 п.л.

4. Седельникова Т. С. Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов**, С. П. Ефремов // Лесоведение. – 2004. – № 6. – С. 58–62. – 0,30 / 0,10 п.л.

5. **Пименов А. В.** Анализ посевных качеств семян и начальных этапов развития *Pinus sylvestris* L. в различных местообитаниях / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова, С. П. Ефремов // Растительные ресурсы. – 2004. – Вып. 2. – С. 42–52. – 0,67 / 0,22 п.л.

6. Муратова Е. Н. Кариологические и цитогенетические исследования хвойных Сибири и Дальнего Востока / Е. Н. Муратова, Т. С. Седельникова, Т. В. Карпюк, О. С. Владимирова, **А. В. Пименов**, Н. А. Михеева, Е. В. Бажина, О. В. Квитко // Сибирский экологический журнал. – 2005. – № 4. – С. 573–583. – 0,67 / 0,08 п.л.

7. **Пименов А. В.** Экосистемное разнообразие лесных культур / А. В. Пименов // Лесное хозяйство. – 2005. – № 1. – С. 40–41. – 0,12 п.л.

8. Седельникова Т. С. Числа хромосом некоторых видов хвойных / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов**, Г. С. Вараксин, В. Янковска // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90, № 10. – С. 1611–1612. – 0,12 / 0,03 п.л.

9. **Пименов А. В.** Аномалии митоза в проростках *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) на евтрофном осушенном болоте / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова // Ботанический журнал. – 2006. – Т. 91, № 10. – С. 1537–1544. – 0,48 / 0,24 п.л.

10. Ефремов С. П. Оценка посевных качеств семян болотных и суходольных экотипов сосны обыкновенной / С. П. Ефремов, **А. В. Пименов**, Т. С. Седельникова // Лесное хозяйство. – 2007. – № 2. – С. 31–33. – 0,18 / 0,06 п.л.

11. Седельникова Т. С. Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов**, С. П. Ефремов, Е. Н. Муратова // Лесоведение. – 2007. – № 4. – С. 44–50. – 0,42 / 0,11 п.л.

12. Седельникова Т. С. Числа хромосом некоторых видов хвойных в дендрариях и парковых насаждениях / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов**, А. А. Онучин, В. Янковска // Ботанический журнал. – 2008. – Т. 93, № 1. – С. 157–

158. – 0,12 / 0,03 п.л.

13. **Пименов А. В.** Динамика развития сосны обыкновенной в гнездовых посевах / А. В. Пименов, С. П. Ефремов // Лесоведение. – 2009. – № 2. – С. 10–20. – 0,67 / 0,34 п.л.

14. **Пименов А. В.** Индивидуальная изменчивость качественных характеристик семенного потомства *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на евтрофном болоте / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова, Е. Н. Муратова // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94, № 10. – С. 1549–1554. – 0,36 / 0,12 п.л.

15. Седельникова Т. С. Экологическая обусловленность дифференциации кариотипов болотных и суходольных популяций видов *Pinaceae* / Т. С. Седельникова, Е. Н. Муратова, **А. В. Пименов** // Ботанический журнал. – 2010. – Т. 95, № 11. – С. 1513–1520. – 0,48 / 0,16 п.л.

16. Седельникова Т. С. Изменчивость хромосомных чисел голосеменных растений / Т. С. Седельникова, Е. Н. Муратова, **А. В. Пименов** // Успехи современной биологии. – 2010. – Т. 130, № 6. – С. 557–568. – 0,73 / 0,24 п.л.

17. Седельникова Т. С. Хромосомные мутации у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в гидроморфных условиях произрастания. Первый случай обнаружения гигантской хромосомы / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Известия РАН. Серия биологическая. – 2010. – № 4. – С. 417–422. – 0,36 / 0,18 п.л.

18. Ефремов С. П. Морфология и жизнеспособность пыльцы желто- и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной на болотах и суходолах Западной Сибири / С. П. Ефремов, **А. В. Пименов**, Т. С. Седельникова, И. В. Петрова, С. Н. Санников // Хвойные бореальной зоны. – 2011. – Т. 28, № 1-2. – С. 126–129. – 0,24 / 0,05 п.л.

19. **Пименов А. В.** Морфология и качество пыльцы желто- и краснопыльниковой форм *Pinus sylvestris* в болотных и суходольных условиях произрастания (Томская область) / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова, С. П. Ефремов // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96, № 3. – С. 367–376. – 0,61 / 0,20 п.л.

20. **Пименов А. В.** Качественная оценка формового разнообразия сосны обыкновенной в лесоболотных комплексах Западной Сибири / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова // Хвойные бореальной зоны. – 2012. – Т. 30, № 1-2. – С. 157–161. – 0,30 / 0,15 п.л.

21. **Пименов А. В.** Числа хромосом видов *Pinaceae* в Болгарии / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова, А. Н. Ташев // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97, № 9. – С. 1238–1241. – 0,24 / 0,08 п.л.

22. **Пименов А. В.** Морфология и качество пыльцы сосны обыкновенной в контрастных экотопах Хакасии / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова, С. П. Ефремов // Лесоведение. – 2014. – № 1. – С. 57–64. – 0,48 / 0,16 п.л.

23. Седельникова Т. С. Экологическая дифференциация желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной по кариологическим признакам и содержанию ядерной ДНК / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2015. – № 5. – С. 477–486. – 0,61 / 0,30 п.л.

Монографии:

24. Ефремов С. П. Экосистемы гидроморфного ряда развития / С. П. Ефремов, Т. Т. Ефремова, **А. В. Пименов**, Т. С. Седельникова // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. – М: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – Кн. 1. – С. 190–227. – 2,30 / 0,57 п.л.

25. Седельникова Т. С. Репродуктивный потенциал хвойных в лесоболотных экосистемах / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Исследование природно-климатических процессов на территории Большого Васюганского болота (Интеграционные проекты СО РАН; вып. 38) / отв. ред. М.В. Кабанов. Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Ин-т мониторинга климатических и экологических систем. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – С. 177–188. – 0,73 / 0,36 п.л.

Публикации в других научных изданиях:

26. Ефремов С. П. Оценка отклика болотных сосняков Западной Сибири на экзогенные нарушения условий произрастания / С. П. Ефремов, Т. Т. Ефремова, Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока : материалы международной конференции. Владивосток, 05-07 сентября 2001 г. – Владивосток, 2001. – С. 97–99. – 0,18 / 0,04 п.л.

27. Седельникова Т. С. Особенности строения макростробилов хвойных в экстремальных лесорастительных условиях / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Чтения памяти Л.М. Черепнина. Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : материалы III российской конференции, посвященной 95-летию со дня рождения Л. М. Черепнина. Красноярск, 23-26 апреля 2001 г. – Красноярск, 2001. – С. 213–215. – 0,18 / 0,09 п.л.

28. Sedelnikova T. S. Estimation of Western Siberia wood bogs ontogenesis by reproductive potential of coniferous / T. S. Sedelnikova, **A. V. Pimenov** // West Siberian Peatlands and Carbon Cycle: Past and Present : proceedings of the International Field Symposium. Noyabrsk, August 18–22, 2001. – Novosibirsk, 2001. – P. 51–53. – 0,18 / 0,09 п.л.

29. **Пименов А. В.** Особенности внутривидовых форм *Pinus sylvestris* L. в южно-таежной подзоне Западной Сибири / **А. В. Пименов**, Т. С. Седельникова // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы II международной научно-практической конференции. Барнаул, 23-25 августа 2003 г. – Барнаул, 2003. – С. 78–80. – 0,18 / 0,09 п.л.

30. Муратова Е. Н. Кариологическое разнообразие азиатских видов хвойных / Е. Н. Муратова, Т. С. Седельникова, Т. В. Карпюк, О. С. Владимирова, **А. В. Пименов**, Н. А. Михеева // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии : материалы Всероссийской научной конференции с международным участием. Улан-Удэ, 07-10 сентября 2014 г. – Улан-Удэ, 2004. – С. 160–161. – 0,12 / 0,02 п.л.

31. **Пименов А. В.** Посевные качества семян различных цветосеменных форм *Pinus sylvestris* L. / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова, С. П. Ефремов, Е. Н. Муратова // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений : материалы VII международной научной конференции. Красноярск, 15–17 сентября 2004 г. – Красноярск, 2004. – С. 142–146. – 0,30 / 0,07 п.л.

32. Ефремов С. П. Морфология генеративных структур сосны

обыкновенной на болотах Томской области / С. П. Ефремов, Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Болота и биосфера : сборник материалов Четвертой научной школы. Томск, 12–15 сентября 2005 г. – Томск, 2005. – С. 188–193. – 0,36 / 0,12 п.л.

33. Ефремова Т. Т. Негативные последствия осушительной мелиорации лесоболотных комплексов / Т. Т. Ефремова, С. П. Ефремов, **А. В. Пименов**, А. Ф. Аврова, Т. С. Седельникова // Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока : материалы международной научной конференции Владивосток, 12–16 октября 2004 г. – Владивосток, 2005. – С. 221–225. – 0,30 / 0,06 п.л.

34. **Пименов А. В.** Оценка гнездовых посевов сосны обыкновенной в южно-таежной подзоне Западной Сибири / А. В. Пименов, С. П. Ефремов // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем : материалы всероссийской конференции. Иркутск, 11–15 октября 2005 г. – Иркутск, 2005. – С. 140–143. – 0,24 / 0,12 п.л.

35. **Пименов А. В.** Селекционная оценка цветосеменных форм болотных и суходольных экотипов сосны обыкновенной в Томской области / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова, С. П. Ефремов, Е. Н. Муратова // Лесопользование, экология и охрана лесов : фундаментальные и прикладные аспекты: материалы Международной научно-практической конференции. Томск, 21–22 марта 2005 г. – Томск, 2005. – С. 110–112. – 0,18 / 0,05 п.л.

36. **Пименов А. В.** Качественная характеристика семян болотных форм сосны обыкновенной / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова // Рациональное использование природных ресурсов и комплексный экологический мониторинг окружающей среды : материалы международной школы-семинара. Томск, 14–16 декабря 2006 г. – Томск, 2006. – С. 118–122. – 0,30 / 0,15 п.л.

37. Ефремов С. П. Опыт дендрохронологической индикации развития гнездовых посевов сосны обыкновенной / С. П. Ефремов, **А. В. Пименов** // Дендрэкология и лесоведение : материалы Всероссийской конференции, посвященной 50-летию Сибирского отделения РАН. Красноярск, 2–4 октября 2007 г. – Красноярск, 2007. – С. 43–45. – 0,18 / 0,09 п.л.

38. **Пименов А. В.** Биоразнообразие хвойных на болотах Западной Сибири / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее : материалы Второго международного полевого симпозиума. Ханты-Мансийск, 24 августа – 2 сентября 2007 г. – Томск, 2007. – С. 76–77. – 0,12 / 0,06 п.л.

39. **Пименов А. В.** Формовое разнообразие *Pinus sylvestris* L. на болотах Западной Сибири / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века : материалы всероссийской конференции. Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г. – Петрозаводск, 2008. – Ч. 5: Геоботаника. – С. 259–261. – 0,18 / 0,09 п.л.

40. Ефремов С. П. Восстановительная динамика болотных сосняков послепожарного генезиса / С. П. Ефремов, Т. Т. Ефремова, **А. В. Пименов**, Т. С. Седельникова // Генетическая типология, динамика и география лесов России : материалы всероссийской научной конференции (с международным

участием), посвященной 100-летию со дня рождения Б.П. Колесникова. Екатеринбург, 21-24 июля 2009 г. – Екатеринбург, 2009. – С. 108–112. – 0,30 / 0,07 п.л.

41. **Пименов А. В.** Оценка полиморфизма сосны обыкновенной в контрастных условиях лесных болот и суходолов Западной Сибири / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова // Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса : материалы всероссийской конференции с участием иностранных ученых. Красноярск, 23–25 сентября 2009 г. – Красноярск, 2009. – С. 325–327. – 0,18 / 0,09 п.л.

42. **Пименов А. В.** Полиморфизм сосны обыкновенной по окраске микростробилов как аспект дифференциации вида в контрастных условиях произрастания / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова, С. П. Ефремов // Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии : материалы всероссийской конференции. Новосибирск, 09–11 сентября 2009 г. – Новосибирск, 2009. – С. 200–201. – 0,12 / 0,04 п.л.

43. Седельникова Т. С. Внутривидовая дифференциация представителей *Pinaceae* Spreng. ex F. Rudolphi в гидроморфных экотопах Западной Сибири / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов**, Е. Н. Муратова, С. П. Ефремов // Проблемы современной дендрологии : материалы международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения П.И. Лапина. Москва, 30 июня – 02 июля 2009 г. – М., 2009. – С. 578–582. – 0,30 / 0,07 п.л.

44. **Пименов А. В.** Особенности желто- и краснопыльничковой форм сосны обыкновенной на болотах и суходолах в Западной Сибири / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова, С. П. Ефремов, И. В. Петрова // Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем : сборник научных трудов. – Екатеринбург, 2010. – С. 50–60. – 0,67 / 0,17 п.л.

45. **Пименов А. В.** Полиморфизм *Pinus sylvestris* в болотных и суходольных экотопах Западной Сибири / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : материалы IV международной научной конференции, посвященной 125-летию Гербария им. П.Н. Крылова и 160-летию со дня рождкния П.Н. Крылова. Томск, 01-03 ноября 2010 г. – Томск, 2010. – С. 39–41. – 0,18 / 0,09 п.л.

46. Седельникова Т. С. Цитогенетический мониторинг популяций хвойных как индикатор уровня экстремальности лесных экосистем / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Контроль окружающей среды и климата «КОСК-2010» : материалы VII Всероссийского симпозиума (с привлечением иностранных ученых). Томск, 05-07 июля 2010 г. – Томск, 2010. – С. 98–100. – 0,18 / 0,09 п.л.

47. Седельникова Т. С. Анализ цитогенетических характеристик болотных и суходольных популяций видов *Pinaceae* / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Факторы экспериментальной эволюции организмов: сборник научных трудов. – Киев, 2010. – Т. 8. – С. 126–131. – 0,36 / 0,18 п.л.

48. **Пименов А. В.** Гнездовые посевы сосны обыкновенной в южно-таежной подзоне Западной Сибири / А. В. Пименов, С. П. Ефремов // Лесное хозяйство. – 2011. – № 2. – С. 35–36. – 0,12 / 0,06 п.л.

49. **Пименов А. В.** Генетико-эволюционная оценка полиморфизма болотных популяций сосны обыкновенной / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова //

3-е Международное совещание по сохранению лесных генетических ресурсов Сибири : материалы совещания. Красноярск, 23-29 августа 2011 г. – Красноярск, 2011. – С. 114–115. – 0,12 / 0,06 п.л.

50. Седельникова Т. С. Морфологические особенности и жизнеспособность пыльцы красно- и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной на болотах и суходолах Западной Сибири / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов**, С. П. Ефремов, И. В. Петрова, С. Н. Санников // 3-е Международное совещание по сохранению лесных генетических ресурсов Сибири : материалы совещания. Красноярск, 23-29 августа 2011 г. – Красноярск, 2011. – С. 130–131. – 0,12 / 0,02 п.л.

51. **Пименов А. В.** Экспериментальная оценка посевных качеств семян и состояния всходов у болотных и суходольных экотипов сосны обыкновенной / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова, С. П. Ефремов // Лесное хозяйство и зеленое строительство в Западной Сибири : материалы V Международной интернет-конференции. Томск, 29 ноября – 01 декабря 2010 г. – Томск, 2011. – С. 161–166. – 0,36 / 0,12 п.л.

52. Седельникова Т. С. Экологическая обусловленность формового разнообразия сосны обыкновенной в лесоболотных комплексах Западной Сибири / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // IX Сибирское совещание по климато-экологическому мониторингу : материалы российской конференции. Томск, 03-06 октября 2011 г. – Томск, 2011. – С. 185–187. – 0,18 / 0,09 п.л.

53. Седельникова Т. С. Хромосомные аномалии у хвойных в экстремальных экотопах / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов**, Е. Н. Муратова // Факторы экспериментальной эволюции организмов: сборник научных трудов. – Киев, 2011. – Т. 10. – С. 138–142. – 0,30 / 0,10 п.л.

54. Седельникова Т. С. Числа хромосом морфотипов хвойных в естественных насаждениях и в условиях интродукции / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов**, Е. Н. Муратова, А. Н. Ташев, Т. Т. Ефремова // Факторы экспериментальной эволюции организмов: сборник научных трудов. – Киев, 2011. – Т. 10. – С. 68–73. – 0,36 / 0,07 п.л.

55. **Пименов А. В.** Внутривидовое биоразнообразие сосны обыкновенной в экосистемах болот и суходолов Западной Сибири / А. В. Пименов, Т. С. Седельникова // Болотные экосистемы: фундаментальные аспекты охраны и рационального природопользования : сборник статей по материалам всероссийской научно-практической конференции. Йошкар-Ола, 25-28 сентября 2012 г. – Йошкар-Ола, 2012. – С. 321–326. – 0,36 / 0,18 п.л.

56. Седельникова Т. С. Цитогенетическая индикация экологической экстремальности лесных сообществ / Т. С. Седельникова, Е. Н. Муратова, **А. В. Пименов** // Лесной и химический комплексы – проблемы и решения : сборник статей по материалам всероссийской научно-практической конференции Красноярск, 25-26 октября 2012 г. – Красноярск, 2012. – Т. 1. – С. 63–66. – 0,24 / 0,08 п.л.

57. Седельникова Т. С. Изменчивость хромосомных чисел хвойных при их интродукции и селекции / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2012. – Вып. 105. – С. 121–125. – 0,30 / 0,15 п.л.

58. Седельникова Т. С. Адаптивная изменчивость генома хвойных в экстремальных условиях произрастания / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов**, А. Н. Ташев, Т. Т. Ефремова // Достижения и проблемы генетики, селекции и биотехнологии: сборник научных трудов. – Киев, 2012. – Т. 4. – С. 262–267. – 0,30 / 0,07 п.л.

59. Седельникова Т. С. Кариологическое исследование и количественный анализ ДНК красно- и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной в болотных и суходольных экотопах / / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Факторы экспериментальной эволюции организмов: сборник научных трудов. – Киев, 2013. – Т. 12. – С. 72–76. – 0,30 / 0,15 п.л.

60. Седельникова Т. С. Хромосомные нарушения у сосны обыкновенной в экстремальных эдафических условиях / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов**, Т. Т. Ефремова // Факторы экспериментальной эволюции организмов: сборник научных трудов. – Киев, 2013. – Т. 12. – С. 76–80. – 0,30 / 0,10 п.л.

61. Седельникова Т. С. Кариологическое исследование внутривидовых форм *Pinus sylvestris* L. в болотных и суходольных экотопах Западной Сибири / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика : материалы всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию создания Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Красноярск, 16-19 сентября 2014 г. – Красноярск, 2014. – С. 578–581. – 0,24 / 0,12 п.л.

62. Седельникова Т. С. Изменчивость чисел хромосом хвойных при интродукции / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Перспективы интродукции декоративных растений в ботанических садах и дендропарках : материалы международной научной конференции. Симферополь, 23-26 сентября 2014 г. – Симферополь, 2014. – С. 96–98. – 0,18 / 0,09 п.л.

63. Седельникова Т. С. Цитогенетические особенности хвойных в экстремальных экотопах и при интродукции / Т. С. Седельникова, **А. В. Пименов** // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений : материалы XVII международной научной конференции. Красноярск, 24-26 октября 2014 г. – Красноярск, 2014. – С. 83–85. – 0,18 / 0,09 п.л.

64. **Пименов А. В.** Экспериментальная диагностика поливариантности роста эко-морфотипов *Pinus sylvestris* L. / А. В. Пименов, Д. Ю. Ефимов // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : материалы V международной научной конференции, посвященной 130-летию Гербария им. П.Н. Крылова и 135-летию Сибирского ботанического сада ТГУ. Томск, 20-22 октября 2015 г. – Томск, 2015. – С. 211–214. – 0,24 / 0,12 п.л.

Подписано в печать 29.02.2016 г.
Уч. изд. листов 2,60. Заказ № 471
Отпечатано на ризографе
на бумаге офсетной 80 г/м²
Формат 60x84/16
Тираж 120 шт.

Отпечатано в типографии И.П. Дворядкин И.Д.
г. Красноярск, Академгородок, 50, стр. 28, оф. 156
тел. 290-72-32
e-mail: darma@akadem.ru

