

На правах рукописи

МАТВЕЕВ Алексей Витальевич

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ
(*Larix sibirica* Ldb.) НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ АРЕАЛА

03.00.16. экология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук



Екатеринбург - 1995

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных
УрО РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук

Семериков Л. Ф.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Шиятов С. Г.
доктор биологических наук
Махнев А. К.

Ведущая организация: Башкирский Ботанический
сад-институт УрО РАН

Защита состоится "18" августа 1995 года в 10⁰⁰ часов на
заседании диссертационного совета Д 002.05.01 по защите диссер-
таций на соискание ученой степени доктора наук в Институте
экологии растений и животных УрО РАН, по адресу: 620219, г.
Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Инс-
титута экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан "14" ^{III} 1995 года

Ученый секретарь диссертационного
совета, кандидат биологических наук

Нифонтова М. Г.



Введение

Актуальность темы. Закономерности внутривидовой изменчивости древесных растений широко обсуждаются в литературе (Правдин, 1964; Мамаев, 1973, 1974; Ирошников, 1974; Петров, 1975; Райт, 1978; Драгавцев, 1983; Милотин, 1983; Семериков, 1986; Махнев, 1987; Путенихин, 1993; Khalil, 1974; Fins, Seeb, 1986 и др.). Устойчивый интерес к этой проблеме и ее актуальность определяются возможностью решения на этом пути фундаментальных вопросов эволюционной теории, теоретических задач популяционной биологии и систематики древесных растений, а также практических задач селекции, семеноводства и лесовосстановления.

В последнее время значительно возрос интерес к исследованиям, связанным с воздействием техногенных факторов, в том числе экстремальных, на экологическую и генотипическую структуру популяций растений, которое часто сопровождается сокращением и раздроблением ареалов видов, нарушающим исторически сформировавшуюся популяционную структуру. Изучение динамики процессов изменения эколого-генетической структуры в природных изолированных популяциях, существующих в экстремальных условиях, в частности, на границе ареала, может служить моделью для перспективной (долговременной) оценки последствий действия негативных факторов и инсуляризации ареалов в процессе антропогенных воздействий (Уиллокс, 1983; Семериков, 1989).

Одним из путей изучения этих явлений может служить комплексное исследование популяций древесных растений, существующих в условиях Крайнего Севера, которое представляет особый интерес при рассмотрении целого ряда проблем, связанных с решением как чисто научных, так и практических задач. К ним, в частности, относятся задачи по оценке и сравнению уровней изменчивости периферических и центральных популяций, определению роли случайных факторов и отбора (часто в условиях полной или частичной изоляции популяций) в формировании структуры внутри- и межпопуляционной изменчивости, которая служит основой адаптации популяций (Майр, 1974).

Исследование внутривидовой дифференциации отдельных видов не только способствует решению теоретических проблем и спорных вопросов систематики, но, в конечном счете, оно служит основой

для проведения мероприятий по охране генетических потенциалов отдельных видов, как основы сохранения биоразнообразия и поддержания устойчивости природных комплексов.

Объектом нашего исследования была лиственница на Полярном Урале и севере Западной Сибири. По современным представлениям (Дылис, 1947; Бобров, 1972) лиственница представлена здесь двумя таксонами: лиственницей Сукачева (*L. sukaczewii* Dyl.) и лиственницей сибирской (*L. sibirica* Ldb.). Сегодня нет единого мнения о таксономическом статусе лиственницы Сукачева: она рассматривается либо как самостоятельный вид (Дылис, 1947), либо как подвид лиственницы сибирской (*Flora Europaea*, 1964).

Лиственница является доминирующей древесной породой в составе тундровых редколесий и редкостойных лесов на восточном макросклоне Полярного Урала и севере Западной Сибири. В северо-восточной части ареала она распространена во всех типах местообитаний, где возможно формирование сообществ с участием древесной растительности. По этой причине лиственница является удобным модельным объектом для изучения эколого-генетической изменчивости периферических популяций древесных растений на крайних северных пределах их распространения.

Цель и задачи исследования. Цель нашей работы состояла в изучении эколого-генетической изменчивости лиственницы сибирской на северо-восточной границе ареала. В ходе исследований были поставлены следующие задачи:

1) Изучить особенности естественного возобновления лиственничников, оценить степень влияния экологических условий на основные параметры структуры и динамики лиственничных сообществ на Крайнем Севере с целью оценки их возобновительного потенциала в настоящее время;

2) Выявить особенности структуры и оценить уровень эколого-генетической меж- и внутривидовой изменчивости лиственницы сибирской;

3) Оценить характер воздействия экологических условий на параметры популяционной структуры;

4) На основе проведенных комплексных исследований выявить степень и характер различий таксонов лиственницы, описанных на Полярном Урале и севере Западной Сибири, с целью уточнения их таксономического ранга.

Научная новизна. Исследования популяционной структуры лиственницы сибирской на северном пределе ареала позволили сформулировать следующие основные положения, выдвигаемые на защиту:

1) Определены уровни межпопуляционных различий лиственницы. Генетическая подразделенность популяций (F_{st}), учитывая данные по Уральскому региону (Семерилов, Матвеев, 1995; в печати), составила 8,2 % в общей генетической изменчивости, выявленной на основе анализа аллозимных спектров. В общей структуре морфологической изменчивости доля межпопуляционных различий высоко достоверна и по отдельным признакам достигает 20 %.

2) Несмотря на относительно высокий уровень подразделенности, дивергенция между популяциями *L. sibirica* Ldb. и *L. sukaczewii* Dyl. не достигает видового уровня. Видимо, эти таксоны целесообразно рассматривать как подвиды (расы) *Larix sibirica* Ldb.; граница между ними проходит примерно по линии р. Хадытаяха - бассейн р. Полуи, где в довольно широкой полосе формируются гибридные популяции.

3) В структуре внутривидовой изменчивости выявлена высоко достоверная компонента изменчивости "генотип-среда", что свидетельствует о наличии в популяциях генотипов с разной реакцией на условия среды.

4) Показано, что адаптация лиственницы в неблагоприятных условиях осуществляется путем подбора генотипов с низкой реактивностью и высокой фенотипической стабильностью.

5) Установлено, что на севере ареала семенная продуктивность в настоящее время обеспечивает устойчивое воспроизводство лиственницы в тундровых редколесьях и ее расселение в доступные для развития древесных местообитания и не является, таким образом, фактором, лимитирующим ее расселение.

Практическая ценность. Показано, что популяции лиственницы на северной границе ареала характеризуются специфическими адаптациями к условиям Севера. Для сохранения их генофонда целесообразно, прежде всего, проведение лесоустройства, поскольку до сих пор нет планов и карт лесных площадей в заполярных и приполярных районах и их точного учета в Гослесфонде. Требуется разработка специальных мер по охране лесных сообществ на Крайнем Севере с учетом особенностей их динамики и возобновления. Эти меры должны включать придание статуса особо охраняемых террито-

рий Хадьтинскому и Щучинскому лесным массивам, а также наиболее северным редколесьям в долинах рек Пойловаяха, Ядаяхадьяха и Мессояха.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены: на Всероссийском совещании "Экосистемы Севера - структура, адаптация, устойчивость", состоявшемся 25 - 28 декабря 1993 г в г. Петрозаводске; региональной молодежной конференции, посвященной 75-летию со дня рождения академика С.С. Шварца, "Проблемы экологии и охраны природы на Урале", проходившей 31 марта - 1 апреля 1994 г в г. Екатеринбурге; V молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из пяти глав, введения, заключения, выводов и списка использованной литературы. Она изложена на 170 стр., включает 26 табл. и 18 рис. Библиография включает 141 название.

Глава 1. Эколого-генетическая изменчивость популяций древесных растений

Глава содержит обзор литературы по вопросам, касающимся структуры внутривидовой изменчивости древесных растений. Основное внимание при анализе литературных данных уделяется проблеме классификации форм внутривидовой изменчивости, методическим аспектам и анализу особенностей эколого-генетической изменчивости периферических популяций древесных растений.

Глава 2. Методика и объект исследований

В главе изложена методика проведенных исследований.

Работа была построена по следующей схеме (Семерилов, 1986):

- 1) Проводилось геоботаническое описание типичных лиственничных сообществ в различных географических пунктах Полярного Урала и севера Западной Сибири;
- 2) Определялись основные таксационные параметры лиственничных древостоев, особенности их возрастной структуры;
- 3) На основе полученных данных проводился сбор материала для анализа зависимости параметров эколого-генетической изменчивости лиственницы от географического положения и характера эко-

логических условий.

В качестве модельного объекта для изучения внутривидовой эколого-генетической изменчивости нами была выбрана популяция лиственницы из лесного массива, расположенного в долине р. Хадытаяха на Южном Ямале.

Исследования географической изменчивости включали в себя изучение различных характеристик насаждений, встречающихся в различных географических пунктах, сбор материала для анализа особенностей эколого-генетической изменчивости локальных популяций и выявление степени их различия по комплексу морфо-физиологических признаков и аллозимным спектрам.

Для выявления видовой принадлежности лиственницы из различных географических пунктов проводилось определение собранных образцов. Было проведено сравнение обследованных локальных популяций с использованием метода гибридных индексов (Anderson, 1949).

Изучали лиственничные насаждения севера Западной Сибири и восточного макросклона Полярного Урала. Сбор материала проводился в 6-ти географических пунктах. Три из них располагаются на севере Западной Сибири: (1) Долина р. Хадытаяха, среднее течение (Южный Ямал); (2) Долина р. Хадуттэ, нижнее течение (восточная часть Тазовского п-ова); (3) Долина р. Нумгы, нижнее течение (западная часть Тазовского п-ова); (4) Долина р. Полуй, среднее течение. Два на полярном Урале: (5) Горная часть р. Сось; (6) Горная часть р. Щучья. Размер выборки составлял не менее 30-ти деревьев с пробной площади. В одном географическом пункте отбиралось 1 - 5 выборок.

В анализе использовались более 20-ти морфологических признаков (качественных и количественных), которые включали габитусные характеристики, признаки генеративных органов и качественные характеристики семян.

При анализе межпопуляционных различий по комплексу качественных признаков вычислялся показатель сходства (r), его ошибка (S_r) (Животовский, 1982). На основе матрицы средних показателей сходства была построена дендрограмма сходства популяций.

Кроме этого, анализировалась посемейная изменчивость проростков, выращенных из семян (собранных на Южном Ямале) по методике экспресс-теста, предложенного Н. В. Глотовым (1983) Посе-

мейная изменчивость проростков анализировалась по следующим признакам: 1) длина проростка, мм; 2) длина семядолей (семядольных листьев), мм; 3) сырой вес проростка, мг; 4) отношение длины проростка к длине семядолей; 5) число семядолей.

Организация материала позволила применить схемы иерархического дисперсионного анализа со случайными и смешанными факторами (Шеффе, 1963; Ahrens, 1968). В главных эффектах и взаимодействиях оценивали влияние следующих источников изменчивости:

A - географическое положение или (B) - тип сообщества;

C - межвыборочные различия;

D - межсемейная дисперсия, рассматриваемая как генетическая компонента;

F - дисперсия, связанная с условиями проращивания семян;

CF - компонента взаимодействия, связанная с различиями реакций выборок и групп выборок из контрастных местообитаний на варьирование условий проращивания;

DF - компонента взаимодействия "семья-условия проращивания";

E - остаточная дисперсия (изменчивость проростков в семьях)

Проводили также аллозимный анализ локальных популяций. Для двух популяций из долин р. "Хадутта и Нумгы" материалом для аллозимного анализа служила хвоя. Локальные популяции Собы, Полуи, Хадута были проанализированы с использованием проростков семян.

В анализе использовались следующие системы: GOT (К.Ф. 2.6.1.1), GDH (К.Ф. 1.4.1.2), IDH (К.Ф. 1.1.1.42), AC (К.Ф. 4.2.1.3), DIA (К.Ф. 1.6.4.3), PGI (К.Ф. 5.3.1.9), PGD (К.Ф. 1.1.1.44), SKDH (К.Ф. 1.1.1.25), G6PD (К.Ф. 1.1.1.49), PGM (К.Ф. 5.4.2.2), SOD (К.Ф. 1.15.1.1), EST (К.Ф. 3.1.1.1), LAP (К.Ф. 3.4.11.1).

Электрофорез и подготовка проб хвои осуществлялась в соответствии с методикой (Подогас и др., 1991). Гистохимическое окрашивание осуществляли по общепринятым методикам (Harris et al, 1976).

Определялись следующие показатели: среднее число аллелей на locus (A); доля полиморфных локусов (N_p); средняя ожидаемая (H_{exp}) и наблюдаемая гетерозиготность (H_{obs}); также был проведен тест на гетерогенность частот аллелей (F_{st}); и получена матрица генетических дистанций (D) (Nei, 1978).

Глава 3. Лиственница сибирская: систематическое положение и экологические особенности

В главе рассматриваются вопросы, касающиеся систематического положения, внутривидовой дифференциации лиственницы сибирской и ее эколого-биологических особенностей на северо-востоке ареала.

Глава 4. Структура эколого-генетической изменчивости лиственницы сибирской

В главе приводятся результаты исследования эколого-генетической изменчивости лиственницы на примере популяции лиственницы из долины р. Хадьтаяха (Южный Ямал).

Анализ структуры внутривидовой изменчивости показал (табл. 1, 2), что для лиственницы характерно поддержание высокого уровня индивидуальной изменчивости в экстремальных условиях Севера даже при наличии относительной изоляции. Доля компоненты изменчивости, обусловленной индивидуальными различиями, по всем анализировавшимся количественным признакам значительно превышает вклад межгрупповой изменчивости в общую дисперсию и составляет от 14 до 74 %.

На примере обследованной популяции выявлены значительные межвыборочные различия, достигающие 15 %. Они определяются, в основном, характером экологических условий местообитаний как за счет проявления эффекта модифицирующего действия условий среды в контрастных типах сообществ (табл. 1), так и путем накопления в пессимальных условиях более адаптированных к комплексу неблагоприятных условий генотипов с широкой нормой реакции (табл. 2).

Последнее предположение подтверждается выявленными достоверными различиями между группами выборок, представляющими экологически "благоприятные" и экологически "неблагоприятные" типы местообитаний; между выборками внутри групп; данными по реакциям семей на контрастные условия проращивания; анализом характера влияния эффекта последствия условий существования материнских деревьев на изменчивость проростков.

Таблица 1

Результаты иерархического дисперсионного анализа
(признаки шишки *Larix sibirica* Ldb.)

фактор	SS	d. f	MSS	F	E(MSS)	E(MSS), X
Длина шишки, мм						
В. Тип сообщества	2488,449	1	2488,449	13,324***	1,9727	7,5
С. Выборка	373,519	2	186,760	0,933	0,0000	0,0
Д. Модель	22408,940	112	200,080	41,074***	19,5208	74,0
Е. Остаток	5085,534	1044	4,871		4,8712	18,5
Число парастих						
В. Тип сообщества	120,583	1	120,583	81,187***	0,097	7,9
С. Выборка	1,331	2	0,666	0,084	0,000	0,0
Д. Модель	891,662	112	7,961	21,611***	0,759	62,0
Е. Остаток	384,600	1044	21,611		0,368	30,1
Отношение длины шишки к ширине						
В. Тип сообщества	0,337	1	0,337	0,851	0,0000	0,0
С. Выборка	0,792	2	0,396	2,693	0,0009	4,2
Д. Модель	16,481	112	0,147	26,883***	0,0142	69,1
Е. Остаток	5,715	1044	0,005		0,0055	26,7

***) $p < 0,001$; **) $p < 0,01$.

Генетическая компонента дисперсии может составлять до 15 % в общей дисперсии признака (табл. 2). Взаимодействие "семья-условия проращивания" также высоко достоверно. При этом в выборках из экологически неблагоприятных местообитаний выявлены семьи, средняя длина проростков которых не проявляет зависимости от условий проращивания.

Таким образом, сравнивая уровни изменчивости лиственницы из контрастных местообитаний по комплексу признаков и анализируя данные о характере действия негативных условий проращивания на проростки во взаимодействиях "генотип-среда", можно сделать вывод о наличии скрытой изменчивости, имеющей определенную адаптивную ценность. Последнее предположение требует дальнейшего изучения.

В ходе исследований выявлена связь внутривидовой структуры с особенностями локальных местообитаний. Однако, на наш взгляд, подобная структурированность не может характеризоваться долговременной устойчивостью, в силу короткого времени существования такого типа дифференциации, из-за особенностей

динамики лесных сообществ.

Таблица 2
Компоненты изменчивости морфологических признаков проростков в выборках по данным трехфакторного дисперсионного анализа

Компоненты изменчивости	Длина проростка, мм	L/S	Число семядолей
C. Различия между выборками	6.6***	1.2	0.0
D. Различия между семьями	14.5***	14.9***	13.9***
F. Условия проращивания	36.2***	3.0***	0.0
CF Взаимодействие "выборка-условия"	6.6***	1.4*	0.0
DF Взаимодействие "семья-условия"	8.2***	14.3***	0.0
E. Остаточная дисперсия	28.1	65.2	86.1

L/S отношение длины проростка к длине семядолей;
*) $p < 0.05$; **) $p < 0.01$; ***) $p < 0.001$.

Глава 5. Популяционная структура лиственницы сибирской на Полярном Урале и севере Западной Сибири

В главе изложены результаты исследований географической изменчивости лиственницы на севере Западной Сибири и Полярном Урале по данным аллозимного анализа и морфологическим признакам.

Результаты аллозимного анализа показали (табл. 3), что в большинстве обследованных популяций ожидаемая гетерозиготность оказалась на 5 - 15 % меньше ожидаемой. Скорее всего, имеющийся дефицит гетерозигот объясняется повышенной частотой самоопыления. Исходя из этого предположения, показано, что частота самоопыления может составлять от 10.4, до 24.2%.

У лиственницы сибирской обнаружен довольно высокий процент полиморфных локусов (N_p), однако, видимо, он несколько ниже, чем у других широко распространенных видов хвойных.

По частотам аллелей изученных локусов были вычислены генетические дистанции D (Nei, 1978). Между популяциями Тазовского

п-ова (Хадуттэ и Нумгы) $D = 0.002$. Близкие значения генетических расстояний были получены нами для популяций на Среднем Урале (Семериков, Матвеев, 1995), тогда как между уральскими популяциями и популяциями Тазовского п-ова различия D изменяются от 0.019 до 0.029. Другими словами, различия между популяциями лиственницы Тазовского п-ова и популяциями Урала на порядок превосходят различия внутри популяций Тазовского полуострова или внутри уральских популяций. Популяции Полу́й, Сось, Хадыта, значительно отличаются от "сибирских" популяций Тазовского п-ова (рис. 1). Популяция р. Хадыта более близка к "сибирским" популяциям, в то время как полуйская популяция показывает значительное сходство с "полярно-уральскими".

Таблица 3
Оценки полиморфизма изученных популяций

	Популяция				
	Нумгы	Хадуттэ	Сось	Хадыта	Полуй
Нобс	0.144	0.133	0.109	0.123	0.150
Нехр	0.146	0.132	0.115	0.140	0.163
A	2.0	1.8	1.7	1.8	1.8
Ир	55.6	55.6	55.6	44.4	55.6

Данные, представленные в табл. 4, характеризуют распределение деревьев в изученных популяциях по численным значениям гибридных индексов. Можно видеть, что во всех обследованных локальных популяциях встречаются деревья, близкие по фенотипу как к лиственнице Сукачева, так и к лиственнице сибирской, причем основную массу составляют "промежуточные" формы. Заметно выделяется "тазовская" популяция, в составе которой доминируют деревья, фенотипически более близкие к лиственнице сибирской.

Сходные результаты дал и дисперсионный анализ. Значимые межпопуляционные отличия обнаружались только по двум из использованных признаков: средней длине шишки, и лабораторной всхожести семян. Вклад компоненты, обусловленной этим фактором, составляет порядка 20 %.

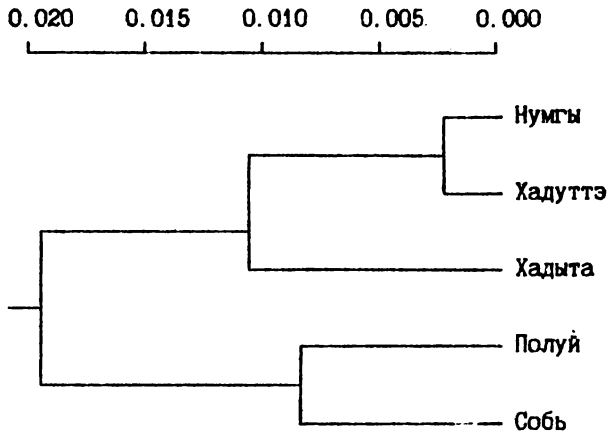


Рис. 1 UPGMA - дендрограмма популяций *L. sibirica*, построенная на основе матрицы генетических дистанций.

Выборки с Тазовского полуострова характеризуются наименьшими средними значениями признаков шишек, достоверно отличаясь от остальных. Полуйская и полярно-уральские выборки более близки, образуя одну группу, Хадытинские и одна из полуйских - характеризуются наибольшими средними значениями. В данном случае, возможно, что высокие значения средних размеров шишек свойственны гибридным формам, по крайней мере в литературе имеются указания на подобные случаи" (Круклис, Милотчин, 1977).

Для всех локальных популяций характерны довольно большие значения показателя сходства, который колеблется от 0,982 до 0,941, тем не менее, выявлены значимые различия всех локальных популяций, исключая "щучинскую" и "хадытинскую". По показателям сходства была построена дендрограмма (рис. 2), которая наглядно демонстрирует степень различий популяций и характер популяционной структуры. "Полярно-уральские" популяции входят в один кластер с "хадытинской" и "полуйской", последняя более значительно отличается от других в кластере. "Газовская" популяция по комплексу качественных признаков наиболее значительно отличается от всех остальных.

Таблица 4

Показатели распределений моделей в локальных популяциях по значениям гибридных индексов.

Географический пункт	Средний показатель гибридного индекса	Медиана	min	max
<u>Полярный Урал</u>				
долина р. Сось	6,6 ± 0,313	6	0	15
долина р. Мучья	7,5 ± 0,608	7	2	13
<u>Западная Сибирь</u>				
долина р. Хадмта	5,7 ± 0,295	5	0	14
долина р. Полуя	6,2 ± 0,422	6	0	13
Тазовский п-ов	9,9 ± 0,474	10	2	15

min минимальный индекс; max максимальный индекс.

Было показано, что компонента изменчивости, обусловленная межвыборочными различиями, определяемыми неоднородностью экологических условий, составляет до 15 % при анализе внутривидовой структуры и до 22 % (в обобщающем анализе). Межвидовая (географическая) компонента составила также около 22 % общей дисперсии. Таким образом, судя по весу вклада этих компонент, а также учитывая, что достоверные географические отличия были обнаружены по признакам, показывающим значительную зависимость от внешних условий, можно сделать предположение о том, что географическая изменчивость в какой-то мере обусловлена градиентом экологических условий в границах обследованного района.

Вместе с тем, значительные межвидовые отличия, обусловлены, по нашему мнению, главным образом тем, что в данном районе проходит зона контакта двух рас лиственницы сибирской. Степень различий этих рас, однако, не достигает межвидового уровня (Семериков, Матвеев, 1995).

Таким образом, выделяются две группы популяций: популяции переходного типа, которые занимают юго-западную часть обследованного района и популяции лиственницы, близкие как по изоферментным спектрам, так и морфологически к типичной лиственнице сибирской. Они располагаются в северо-восточной части обследованного района (Тазовский п-ов и, возможно, на Ямале)

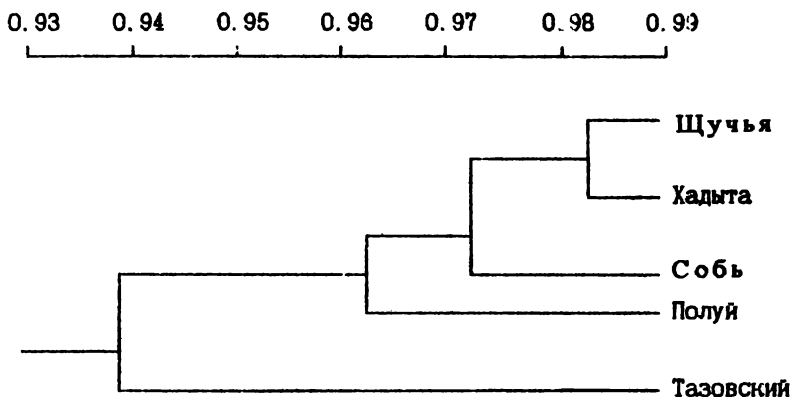


Рис. 2 UPGMA дендрограмма, построенная на основе средних показателей сходства популяций.

Причины повышенной эколого-географической дифференциации популяций лиственницы, вероятно, связаны с относительно недавним проникновением современных видов древесных на крайний север Западной Сибири (Нейштадт, 1957; Архипов, 1971). Можно предположить, что расселение лиственницы на север Урала и Сибири в конце голоцена происходило, по меньшей мере, из двух районов (Среднего Урала и Центральной Сибири), где первоначально в условиях определенной изоляции сформировались расы лиственницы сибирской, в последующем расселившиеся на север, где произошел их контакт и в настоящее время распространены "гибридные" популяции.

Заключение

Результаты проведенных исследований показывают, что лиственница, распространенная на Урале, заметно отличается от лиственницы, произрастающей в Западной Сибири. Степень различий этих таксонов, однако, не позволяет рассматривать их как самостоятельные виды (Семерилов, Матвеев, 1995), как полагал Н. В. Дылис (1947). В таксономическом отношении мы рассматриваем их как лиственницу сибирскую (*Larix sibirica* Ldb.) с двумя подвидами: *Larix sibirica* Ldb. spp. *sukaczewii* Dyl. и *Larix sibirica* spp. *sibirica* Bob.

В районе, где проводились исследования, выделяются две

группы популяций: популяции переходного типа, занимающие юго-западную часть обследованного района, и популяции лиственницы, близкие по изоферментным спектрам и морфологически к типу лиственницы сибирской, произрастающие в северо-восточной части района (Тазовский п-ов, и, возможно, Ямал).

Исследования выявили значительную внутривидовую изменчивость лиственницы сибирской в северо-восточной части ареала, которая, в определенной степени, является результатом длительной адаптации к условиям Крайнего Севера. Это свидетельствует о уникальности популяций, существующих в этих условиях.

Оценка динамики лесовозобновления и семенной продуктивности лиственницы в популяциях близ полярной границы лесов показала, что лиственничные редколесья и редкостойные леса в настоящее время занимают устойчивые позиции в системе растительного покрова.

Для сохранения генофонда основных лесобразующих пород и лиственницы, в том числе, необходимо, прежде всего, проведение лесоустройства, при котором бы учитывались не только крупные лесные массивы, но и площади, занятые тундровыми редколесьями. Это позволит провести полный учет лесного фонда северных территорий, определить степень его сохранности, выявить территории, нуждающиеся в особой охране, и определить комплекс лесохозяйственных мероприятий. К таким территориям должны быть отнесены районы, где располагаются наиболее крупные северные лесные массивы, а также участки наиболее северных приречных тундровых редколесий. Необходимо также создание сети лесных генетических резерватов ("Положение...", 1983), с учетом внутривидовой дифференциации лиственницы в данном регионе. Это тем более актуально, что ряде районов Западной Сибири и Полярного Урала в настоящее время резко возрос уровень техногенных нагрузок на естественные сообщества, что сопровождается неконтролируемой эксплуатацией и уничтожением значительных площадей редколесий и редкостойных лесов.

Выводы

1. В результате исследований выявлен значительный уровень межпопуляционной (географической) дифференцированности *Larix sibirica* Ldb. в северо-восточной части ареала. Географическая компонента изменчивости, анализировавшаяся по комплексу морфологических признаков, составляет до 20 % в общей дисперсии признаков. Анализ изоферментных спектров также показал высокий уровень генетической подразделенности популяций (F_{st}), который составляет 8,2 %.

2. Значительные межпопуляционные различия объясняются, во-первых, тем, что район, где проводились исследования, является зоной контакта двух таксонов лиственницы - "европейского" (*L. sukaczewii* Dyl.) и "сибирского" (*L. sibirica* Ldb.), - которые сформировались, вероятно, в условиях изоляции и относительно недавно (в голоцене) расселились по северу Западной Сибири и Полярному Уралу. В зоне их контакта, по линии Хадьта - Полуя сформировались "гибридные" популяции. Различия между этими таксонами, однако, не достигают видового ранга, поэтому целесообразно рассматривать *L. sukaczewii* Dyl. как подвид *L. sibirica* Ldb. ssp. *sukaczewii* Dyl.

3. Межвыборочные отличия, главным образом, определяются характером экологических условий местообитаний как за счет проявления эффекта модифицирующего действия условий среды, так и путем накопления в пессимальных условиях адаптированных к комплексу неблагоприятных условий генотипов с широкой нормой реакции, выявленных в лабораторных экспериментах во взаимодействиях типа "генотип-среда".

4. Популяции лиственницы сибирской характеризуются высоким уровнем индивидуальной изменчивости, даже при наличии относительной изоляции. Доля изменчивости, обусловленной индивидуальными различиями, по всем анализировавшимся признакам превышает вклад межгрупповой и географической компонент и составляет от 14 до 74 % в общей дисперсии признаков.

5. По уровню генетического полиморфизма популяции лиственницы сибирской на полярной границе леса не показывают значи-

тельных отличий от расположенных южнее, однако данные аллозимного анализа свидетельствуют о наличии в популяциях дефицита гетерозигот, что указывает на процессы обеднения генотипического разнообразия в периферических популяциях.

6. Установлено, что частота самоопыления в изученных популяциях лиственницы может достигать 24 %. Это объясняется фрагментарным характером распространения лесных массивов и разреженностью насаждений.

7. Анализ семенной продуктивности и качества производимых семян лиственницы сибирской показывает, что всхожесть их составляет порядка 13 %, полнозернистость - около 30 %. Однако, относительно стабильное плодоношение лиственницы в условиях Севера, в определенной степени, компенсирует низкое качество семян.

Список работ, опубликованных по материалам диссертации.

1. Воронин В. А., Матвеев А. В., Прямоносова С. А., Семериков Л. Ф. Об эколого-генетических механизмах адаптации древесных растений на полярной границе леса // Механизмы адаптации животных и растений к экстремальным условиям среды. - Ростов-на-Дону, 1990. С. 21 - 22.;
2. Матвеев А. В., Семериков Л. Ф. Экологические особенности лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) на полярной границе леса // Материалы VI совещ. " Вид и его продуктивность в ареале". - Санкт-Петербург, 1993. С. 319 - 320;
3. Семериков В. Л., Матвеев А. В. Оценка генетической изменчивости лиственницы сибирской // Биота Урала: (Информационные материалы). - Екатеринбург, 1994. - С. 44 - 45.
4. Матвеев А. В., Семериков Л. Ф. Структура эколого-генетической изменчивости *Larix sibirica* Ldb. на северном пределе ареала // Экология, 1994. № 3. С. 15 - 21.
5. Матвеев А. В., Семериков Л. Ф. Изменчивость качества семян лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) на полярной границе леса. - Экология, 1995, № 1. С. 11 - 16.
6. Семериков Л. Ф., Матвеев А. В., Семериков В. Л. Лесная растительность // Природа Ямала. - Екатеринбург. Наука, 1995. - С. 203 - 218.