

УДК 575.174.015.3:630*17:582.475.4

ВЛИЯНИЕ РУБОК РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ НА ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОДРОСТА СОСНЫ В СЕВЕРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ¹

© 2021 г. И. В. Тихонова^а, *, А. К. Экарт^б, А. Н. Кравченко^б, Н. А. Тихонова^б, Д. А. Семенякин^б

^аЗападно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН,
ул. Жуковского, 100/1, Новосибирск, 663082 Россия

^бИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН,
Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия

*E-mail: selection@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 19.04.2019 г.

После доработки 19.05.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

Представлены результаты анализа аллозимной изменчивости в популяциях сосны обыкновенной, произрастающих в Красноярской, Ачинской и Канской лесостепи Средней Сибири. Сравняются основные показатели генетического разнообразия у подростка сосны обыкновенной, появившегося на вырубках разной интенсивности, и в контроле. Установлено сокращение числа редких и низкочастотных аллелей в полиморфных локусах изоферментных маркеров, среднего числа аллелей на locus у подростка, появившегося после сплошной рубки и выборочных рубок высокой интенсивности. Не выявлено существенных отклонений в генетическом разнообразии у подростка предварительной и последующих генераций после выборочной рубки интенсивностью 35%, проведенной через 10 лет после низового пожара. Из остальных вариантов рубок наименьшее сокращение числа редких аллелей наблюдалось у подростка после узколесосечной рубки. В наиболее нарушенных рубками популяциях отмечен самый низкий уровень гетерозиготности, высокие значения индекса фиксации Райта (F), наименьшее число аллелей изоферментных локусов, что в дальнейшем может привести к снижению продуктивности и устойчивости новых поколений деревьев в небольших популяциях сосны обыкновенной, произрастающих в лесостепной зоне, где ареал вида характеризуется высокой фрагментированностью. Рассматриваются методические аспекты организации генетического мониторинга хвойных лесов как необходимого дополнения в комплексе с лесохозяйственным мониторингом их нарушенности. Отмечена необходимость организации генетических резерватов во всех крупных лесостепных борах, а также в других местах ограниченного распространения вида по всему его ареалу.

Ключевые слова: генетическое разнообразие, подрост сосны, рубки, лесостепные боры Сибири.

DOI: 10.31857/S0024114821040094

Как известно, Красноярская, Ачинская и Канская лесостепь Средней Сибири является “островной” и расположена в окружении тайги (Берг, 1947). Ведущая роль в составе ее растительного покрова также отводится лесным фитоценозам (Антипова, 2012), лесистость варьирует от 20 до 50% – наименьшая в Канской лесостепи. Вместе с тем лесные массивы тяготеют к берегам крупных рек, занимаемая ими площадь обратно пропорциональна обилию населенных пунктов, и по мере удаления от городов и основных транспорт-

ных магистралей заметно сокращается доля распаханых земель, повышается лесистость территории, а лесостепь постепенно переходит в подтайгу и далее – в тайгу. Все это указывает на антропогенное происхождение северной (как, вероятно, и южной, с более длительной историей антропогенеза) лесостепи Средней Сибири, появившейся в результате рубки южной тайги (Леса СССР, 1969; Побединский, 1973; Сочава, 1980), в отдельные эпохи голоцена территория была покрыта темнохвойными лесами, периодически сменяемыми светлохвойной подтайгой (Савина, 1986). Необходимо отметить, что в составе лесов здесь преобладают березняки и сосново-березовые леса, доля чистых сосняков невелика, они приурочены ближе к окраинам лесостепи.

¹ Работа выполнена в рамках бюджетного проекта ФГБНУ ЗСО ИЛ СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН (00356-2019-0024) и при финансовой поддержке РФФИ, Правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда науки (18-44-240002-р_а).

Поэтому их можно рассматривать в качестве резервного генофонда для восстановления светлых лесов при смене экономической и лесохозяйственной политики России на более рациональную (национальную) ресурсосберегающую.

От интенсивных рубок пострадали как пригодные леса лесостепной зоны, так и значительная часть таежных лесов Сибири в целом (Сочава, 1980; Калашников, 1998; Бузыкин, Пшеничкова, 2008; Степанов, 2014). Это вызывает тревогу не только у экологов, но и лесопромышленников, учитывая, что большая часть вырубленной древесины (до 70–80%) отправляется на экспорт (Синицких, 2015), вырубается лучшие леса, они часто сменяются вторичными мелколиственными сообществами. При этом многие фундаментальные научные проблемы лесопользования мало изучены. Например, недостаточно исследовано влияние рубок на показатели генетического разнообразия популяций видов. Не разработаны общие методические подходы к мониторингу состояния генофондов лесных древесных видов (Ирошников и др., 1989; Fussi et al., 2016). Не исследованы пределы допустимого сокращения генетического разнообразия популяций для их полноценного воспроизводства и устойчивости. Эта проблема активно изучается за рубежом, начиная с 90-х годов XX века (Ratnam et al., 2014). В России и в странах бывшего СССР такие работы пока единичны (Динамика ..., 2004; Падутов и др., 2008; Ильинов и др., 2010).

Цель данного исследования заключалась в изучении генетического разнообразия аллозимов (изоферментов) в сосняках северной лесостепи Средней Сибири и оценке влияния вариантов рубок на показатели генетического разнообразия у подраста.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в популяциях сосны обыкновенной, произрастающих вблизи населенных пунктов Красноярск, Сухая, Ачинск, Погорелка, Большая Мурта. Всего проанализировано 445 деревьев в 15 выборках, по 25–30 деревьев в каждой. В их числе 6 выборок подроста и 2 выборки взрослых деревьев из оставшихся на лесосеке на месте сплошных и выборочных рубок разной интенсивности: сплошной широколесосечной рубки 28-летней давности площадью 352 га – “Малый Кемчуг” и 8 га – “Ачинск” (проведена 5 лет назад), 35-летние культуры на месте сплошной широколесосечной рубки площадью 37 га “Погорелка”; сплошной узколесосечной рубки 22-летней давности площадью 1 га – “Сухая”; выборочной рубки интенсивности 70% площадью 32 га (проведена 8 лет назад) – “Большая Мурта”, 35% и 50%, проведенной 9 лет назад методом узких лент шириной 25 м (пасеки) и техно-

логическим коридором (волоком) 5 м, общей площадью 50 га – “Погорелка” (табл. 1). В определении типа рубки мы учитывали его кратковременность, как одного из этапов процесса восстановления исходного типа леса после его нарушения (Солодухин, 1961). Следует отметить, что на большей части сплошной рубки “Малый Кемчуг” были полностью удалены верхние горизонты почвы вместе с живым напочвенным покровом (и весь подрост), а подстилающие почву глинистые отложения спустя 28 лет после рубки сильно эродированы и травяной покров на них отсутствует. На участке выборочной рубки интенсивностью 35% за 10 лет до рубки прошел (или был проведен) низовой пожар, вызвавший активное возобновление сосны (28 тыс. шт. га⁻¹). Так как все популяции расположены недалеко от населенных пунктов и подвержены длительному антропогенному влиянию (от рекреации и пожаров до рубок), для сравнительного анализа использовали 2 контрольных участка: ненарушенные недавней рубкой части популяций; и один общий региональный контроль – наименее нарушенная популяция (часть популяции) с наиболее высокими показателями генетического разнообразия. Предварительно оценивали генетическую изменчивость популяций вида в этой части ареала на контрольных, нетронутых рубками участках (9 популяций), и для ранее полученных нами данных (4 популяции) (Экарт и др., 2014). С этой целью всего проанализировано 676 деревьев, по 30–60 в каждой популяции. В дополнение к выше перечисленным, это пункты Тарутино, Назарово, Юкеево, Березовка, Есаулово, Кускун, Рыбное, Гмирянка, Канск.

С каждого дерева для электрофоретического анализа изоферментов осенью отбирали вегетативные почки. Проанализировано 20 локусов, 17 из них полиморфны при 99%, а 16 – при 95%-ном уровне значимости – это локусы ферментных систем малатдегидрогеназы (Mdh–2, Mdh–3, Mdh–4), глутаматоксалоацетаттрансаминазы (Got–1, Got–2, Got–3), шикиматдегидрогеназы (Skdh–1, Skdh–2), 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (6-Pgd–2), форматдегидрогеназы (Fdh), фосфоглюкомутаза (Pgm–1), глутаматдегидрогеназы (Gdh), флуоресцентной эстеразы (Fe–2), алкогольдегидрогеназы (Adh–1, Adh–2), лейцинаминопептидазы (Lap–1, Lap–2). Используемые в работе методы электрофоретического анализа изоферментов и гистохимического окрашивания были описаны нами ранее (Экарт и др., 2014).

Для каждой популяции с помощью программы GenAlex 6 (Peakall, Smouse, 2006) вычисляли следующие показатели генетической изменчивости: процент полиморфных локусов (P), среднее (N_A) и эффективное число аллелей на локус (N_E), наблюдаемая (H_O) и ожидаемая гетерозиготность (H_E), не-

Таблица 1. Краткая характеристика популяций

Популяция, давность рубки	Воз- растная группа	Выборка	Состав древостоя/ Тип вырубки	Возраст, лет	Полнота (густота у подроста, тыс. шт.га ⁻¹)	Географические координаты	
						с. ш.	в. д.
Красноярск, контроль Сухая, СУР, 20 лет	В	35	7С2Б1Л С. ос.разн.зелм.	70–120	1.0	56°00′	92°45′
	П	30	6Б4Сед.Е С-Б. мох.ос.разн.	10–20	48.0	56°13′	92°58′
М. Кемчуг, СШР, 10 лет	П	25	6Ос3Б1СедЕП Б-Ос. разн.вейн.	5–8	0 0.1	56°12′	92°27′
	В	29	10С	80–150	0.7	56°18′	90°30′
Ачинск, контроль	П	30	7С2Б1Е С.разн.зелм.	7–14	2.0	56°14′	90°33′
	В	30	6С4Б	50–60	0.1	56°16′	90°33′
Ачинск, СШР, 5 лет	П	30	6Б3С1Ос С-Б. ос.вейн.разн.	5–10	0.5		
	В	28	10С	50–120	1.0	56°22′	92°58′
Погорелка, контроль	П	30	10С С. бр.разн.зелм.	5–18	5.6		
	В	29	10С С. зелм.разн.	35	1.3	56°23′	92°59′
Погорелка СШР, 40 лет, культуры Погорелка ВР35, 5 лет	П	30	10С С. кипр.бр.разн.зелм.	5–10	28.0	56°22′	92°59′
	В	29	10С С. бр.зелм.вейн.разн.	5–8	7.2		
ВР50, 5 лет	П	29	10С С. разн.вейн.кипр.	5–7	1.0	56°53′	93°05′
	В	30	8С2Е С. разн.вейн.кипр.	40–100	0.8	56°53′	93°12′
Б. Мурга ВР70, 5 лет	П	30	10С С. мох.ос.разн.	6–15	3.0		
	В	30	8С2Б	40–100	0.8	56°53′	93°12′
Б. Мурга, контроль	П	30	10С С. мох.ос.разн.	6–15	3.0		

Примечание: СШР – сплошная широколесосечная вырубка, СУР – сплошная узколесосечная вырубка, ВР35 и ВР70 – выборочная рубка интенсивностью 35 и 70%. Возрастная группа: В – взрослые деревья, П – подрост. Состав древостоя и тип вырубки (тип леса в контроле): С – сосна, Л – лиственница, Е – ель, П – пихта, Б – береза, Ос – осина, бр. – брусничник, разн. – разноразный, зелм. – зеленомошный, ос. – осочковый, вейн. – вейниковый, кипр. – кипрейный.

смещенная оценка гетерозиготности (UHe), индекс разнообразия Шенона (I), индекс фиксации Райта (F), число иммигрантов на поколение (Nm). Соответствие распределения генотипов уравнению Харди–Вайнберга также оценивали с помощью программы GenAlex 6, используя критерий χ^2 , по каждому локусу в каждой выборке, по всем локусам в каждой выборке и в целом по всем локусам, объединив все выборки. Степень генетической подразделенности между популяциями и внутри популяций определяли с помощью F -статистик Райта F_{IS} (уровень инбридинга особи относительно популяции), F_{IT} (уровень инбридинга особи относительно вида), F_{ST} (уровень инбридинга популяции относительно вида – подразделенность популяций) (Wright, 1978; Хедрик, 2003), их значимость оценивали также с помощью χ^2 . Степень различий между выборками определяли по генетическому расстоянию Неи (Nei, 1972), достоверность различий по частотам

аллелей вычисляли с помощью точного критерия Фишера с использованием метода Марковских цепей для всего набора локусов и полокусно в программе Genepop (Raymond, Rousset, 1995). Также с помощью точного критерия Фишера вычисляли достоверность различий с контролем по частотам редких аллелей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные показатели генетической изменчивости 13 популяций, без учета подроста с вырубкой варьировали в пределах: $P = 70–85\%$, $N_A = 2.46$ (2.25–2.65), $N_E = 1.392$ (1.357–1.432), $H_O = 0.225$ (0.202–0.248); $H_E = 0.224$ (0.214–0.243), $F = -0.002$ (–0.069...0.072). Межпопуляционные различия, оцененные с помощью F_{ST} , составили 1.7%. На различия между группами популяций трех лесостепей приходится только 0.2%, внутри популяций остается 98.3% генетической изменчивости.

Такая низкая дифференциация, в общем, характерна для изучаемого вида (Гончаренко и др., 1996; Санников и др., 2002; Семериков и др., 2014). В более широких географических пределах всей сибирской части ареала и Монголии различия между популяциями по аналогичному набору локусов достигают 4.5% (Экарт и др., 2014), наибольшие — по локусам *Skdh-2* (15.8%), *Adh-2* (7.1%), *Pgm-1* (7.1%), *Mdh-4* (6.2%).

В суммарной выборке деревьев всех популяций северной лесостепи Средней Сибири установлены достоверные отклонения в распределении генотипов 6 локусов относительно равновесия Харди–Вайнберга, в 5 из них (*Mdh-3*, *Got-2*, *Skdh-1*, *Adh-2*, *Pgm-1*) наблюдается превышение доли гомозиготных генотипов над гетерозиготными. По-видимому, это объясняется в большей степени эффектом Валунда — влиянием различий между популяциями по частоте встречаемости аллелей (Хедрик, 2003), а также инбридингом, связанным с их изолированностью друг от друга, значительно большей в лесостепной зоне, чем в таежной (Санников и др., 2002). Генетические дистанции Неи (Nei, 1972) между популяциями в границах исследуемой части ареала вида, рассчитываемые по частотам аллелей, составили 0.002–0.010, наибольшие — между популяциями, удаленными на расстояние ≥ 200 км. Более низкие значения N_m и более высокие F_{IS} и F_{IT} (0.040–0.153) получены по 5 перечисленным выше локусам и локусам *Gdh* и *Lap-2*.

В связи с тем, что данное исследование не было запланированным экспериментом с предваряющим рубку детальным обследованием насаждений и анализом генетического разнообразия древостоев до рубки, не все особенности возобновления удалось учесть: исходную полноту, точный состав и строение древостоев, численное соотношение предварительного и последующего возобновления, длительность периода после рубки. На данном этапе перед нами стояла задача выяснить, могут ли сплошные и выборочные рубки оказать влияние на генетическую структуру одного из ветроопыляемых хвойных видов, приуроченных к первому этапу восстановительно-возрастных сукцессий. В дальнейшем, при условии полноценного бюджетного финансирования тематики исследования (размера регионального гранта, на который оно было проведено, для решения такой задачи недостаточно) можно было бы собрать необходимые данные, координируя работы с лесопользователями и детальнее проработав методическую сторону вопроса.

В 4 исследуемых популяциях сосны обыкновенной, где проводились рубки, показатели генетического разнообразия выборки подроста и взрослых деревьев в местном контроле и на вырубках варьировали в следующих пределах: $P =$

$= 70\text{--}80\%$, $N_A = 2.303$ (2.100–2.500), $N_E = 1.376$ (1.288–1.433), $H_O = 0.217$ (0.195–0.235); $H_E = 0.219$ (0.191–0.243), $F = 0.002$ (–0.075–0.064) (табл. 2). В целом данные популяции сосны обыкновенной находятся в состоянии относительного генетического равновесия (по числу гомо- и гетерозиготных генотипов). Достоверные отклонения от равновесия Харди–Вайнберга при полокусном анализе отмечены в 8 выборках из 15 по 1–2 локусам. В обобщенном многолокусном анализе достоверное превышение гомозиготных генотипов над ожидаемым их числом обнаружено только в локусах *Adh-2* ($\chi^2 = 17.4$, d. f. = 6, $p < 0.008$) и *Lap-2* ($\chi^2 = 29.2$, d. f. = 10, $p < 0.0012$). Согласно результатам анализа AMOVA, 0.8% генотипической изменчивости приходится на межпопуляционные различия, 1.1% — на различия между выборками внутри популяций, подразделенность всех выборок по F_{ST} составляет 2.3%. Большой вклад в межпопуляционные различия вносит локус *Adh-1* ($F_{ST} = 3.0\%$, $N_m = 8.0$). Внутри популяций дифференциация между выборками наблюдалась по локусам: *Mdh-3* (3.5%) и *Skdh-1* (4.1%) в популяции “Красноярск”; *Lap-1* (2.7%) в популяции “Погорелка”; *Got-2* (4.2%), *6-Pgd-2* (6.5%), *Pgm-1* (6.3%), *Fe-2* (3.5%) в популяции “Ачинск”.

Как видно из табл. 2, наибольшие различия между участками, пройденными рубками, и контролем наблюдаются по среднему числу аллелей на локус (N_A) и индексу разнообразия Шеннона (H). Оба этих показателя уменьшаются на вырубках интенсивностью выше 35%. Почти не отличался от контроля подрост после выборочной рубки умеренно-высокой интенсивности (35%) “Погорелка” и, в меньшей степени, после сплошной узкоколесосечной рубки “Сухая”. Необходимо отметить, что между взрослыми деревьями и подростом на всех сплошных ширококолесосечных вырубках по сравнению с контролем в 1.5–3 раза увеличилось генетические дистанции Неи (Nei, 1972): между 4 популяциями они варьировали в пределах 0.002–0.007, внутри популяций между контролем и вырубкой, между взрослыми деревьями и подростом на вырубке — от 0.004 до 0.017 (рис. 1). При этом различия между вырубками и контролем в популяциях “Красноярск”, “Большая Мурта”, “Погорелка” были сопоставимы с различиями между популяциями внутри региона, а в популяции “Ачинск” соответствовали межрегиональному уровню: близкие по значениям генетические дистанции Неи были получены нами при сравнении выборок сосны обыкновенной из европейской части ареала с сибирскими популяциями (Тихонова и др., 2011), а также популяций из Средней Сибири с популяциями из Восточной Сибири и Монголии (Экарт и др., 2014). Отметим, что по мнению Ю.П. Алтухова (2004) видоспецифичное соотношение внутри- и межпопу-

Таблица 2. Основные характеристики генетической изменчивости внутри 4 популяций сосны обыкновенной

Популяция:	Выборка	Возрастная группа	P	N_A	N_E	I	H_O	H_E	UH_E	F
Красноярск										
Общая выборка	90		80	2.650	1.365	0.389	0.214	0.220	0.222	0.015
				± 0.284	± 0.081	± 0.070	± 0.041	± 0.042	± 0.042	± 0.017
МК	35	В	80	2.400	1.364	0.384	0.229	0.22	0.226	-0.035
СУР	30	П	75	2.350	1.376	0.384	0.204	0.220	0.224	0.027
СШР	25	П	75	2.250	1.352	0.364	0.203	0.208	0.211	0.041
Погорелка										
Общая выборка	146		85	3.000	1.388	0.406	0.219	0.228	0.228	0.021
				± 0.363	± 0.086	± 0.075	± 0.042	± 0.044	± 0.045	± 0.013
МК	28	В	80	2.500	1.418	0.416	0.231	0.239	0.243	0.028
МК	30	П	75	2.300	1.359	0.381	0.205	0.212	0.215	0.011
СШР Ку	29	В	80	2.350	1.361	0.383	0.216	0.217	0.221	-0.020
ВР50	29	П	70	2.200	1.406	0.385	0.231	0.228	0.232	-0.024
ВР35	30	П	80	2.450	1.378	0.396	0.215	0.226	0.230	0.031
Б. Мурта										
Общая выборка	90		70	2.400	1.398	0.391	0.233	0.225	0.226	-0.029
				± 0.320	± 0.095	± 0.080	± 0.050	± 0.047	± 0.047	± 0.018
МК	30	В	70	2.300	1.382	0.408	0.233	0.214	0.217	-0.075
	30	П	70	2.350	1.434	0.419	0.235	0.243	0.247	0.030
ВР70	30	П	70	2.100	1.373	0.365	0.229	0.213	0.217	-0.064
Ачинск										
Общая выборка	119		80	2.750	1.363	0.393	0.205	0.219	0.220	0.035
				± 0.354	± 0.081	± 0.070	± 0.038	± 0.042	± 0.042	± 0.020
МК	29	В	75	2.450	1.390	0.391	0.215	0.223	0.226	0.012
	30	П	70	2.300	1.396	0.390	0.217	0.223	0.227	0.017
СШР	30	В	75	2.200	1.288	0.334	0.197	0.191	0.194	-0.020
	30	П	75	2.250	1.357	0.370	0.195	0.216	0.220	0.064

Примечание: Возрастная группа: В – взрослые деревья, П – подрост. Показатели генетического разнообразия: P – процент полиморфных локусов, N_A и N_E – среднее и эффективное число аллелей на локус, I – индекс разнообразия Шенона, H_O и H_E – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность, UH_E – несмещенная оценка гетерозиготности, F – индекс фиксации Райта. Обозначения выборок: МК – местный контроль, РК – региональный контроль, СШР – сплошная широколесосечная выруб-ка, СУР – сплошная узколесосечная выруб-ка, СШР Ку – культуры на сплошной широколесосечной вырубке, ВР35, ВР50 и ВР70 – выборочная рубка интенсивностью 35, 50 и 70%.

ляционной компонент генетической изменчивости должно быть одним из основных показателей в мониторинге популяционных систем, испытывающих антропогенные воздействия. По другим генетическим характеристикам заметное снижение уровня наблюдаемой гетерозиготности (H_O) и повышение индекса фиксации Райта (F) отмечено только после сплошной широколесосечной выруб-ки в популяции “Ачинск” у оставшихся на вырубке взрослых деревьев и подроста.

Число аллелей в 20 локусах в популяционных выборках варьировало от 48 до 60, число редких – от 8 до 19. У каждого дерева суммарное число аллелей было 21–28, редких – 0–2. Напомним, что исследуемые ферменты задействованы в адаптивных биохимических реакциях деревьев, а их аллели внутри локусов различаются по физико-химическим условиям функционирования ферментов, и следовательно, приспособительными особен-

ностями (Животовский, 1984). Поэтому сокращение их разнообразия вполне определенно может привести к снижению устойчивости и продуктивности будущих поколений деревьев в меняющихся условиях внешней и внутренней среды лесных биогеоценозов.

Всего в исследуемых выборках было определено 62 аллеля, из них 21 редкий (рис. 2). За все время исследований, включая данную работу, в Сибири для аналогичного набора локусов было обнаружено 74 аллеля, из них 31 общий, 32 редких (в их числе 11 встречались только в отдельных популяциях). При выборе регионального контроля учитывали как степень нарушенности популяции, так и аллельное разнообразие всех выборок, включая выборки, отобранные на вырубках. Наибольшее разнообразие аллозимов и меньшая нарушенность части популяции были отмечены в Погорельском бору (доля полиморфных локусов

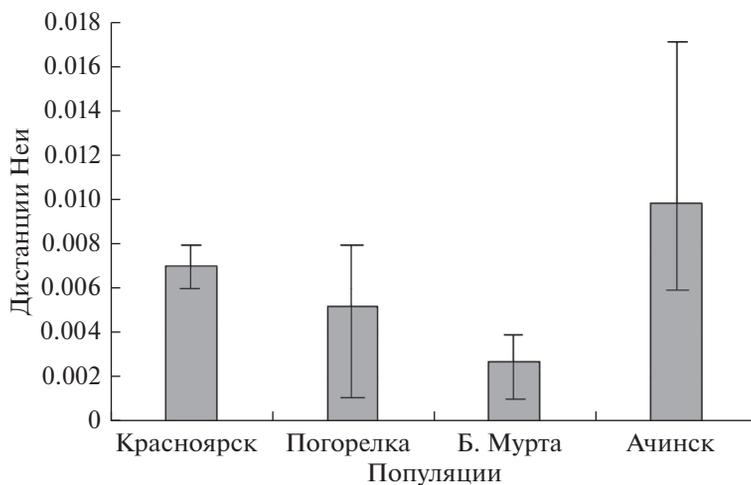


Рис. 1. Дистанции Неи (Nei, 1972) между выборками деревьев на вырубках и в контроле внутри популяций (столбцы – средние значения, линии – максимальные и минимальные значения).

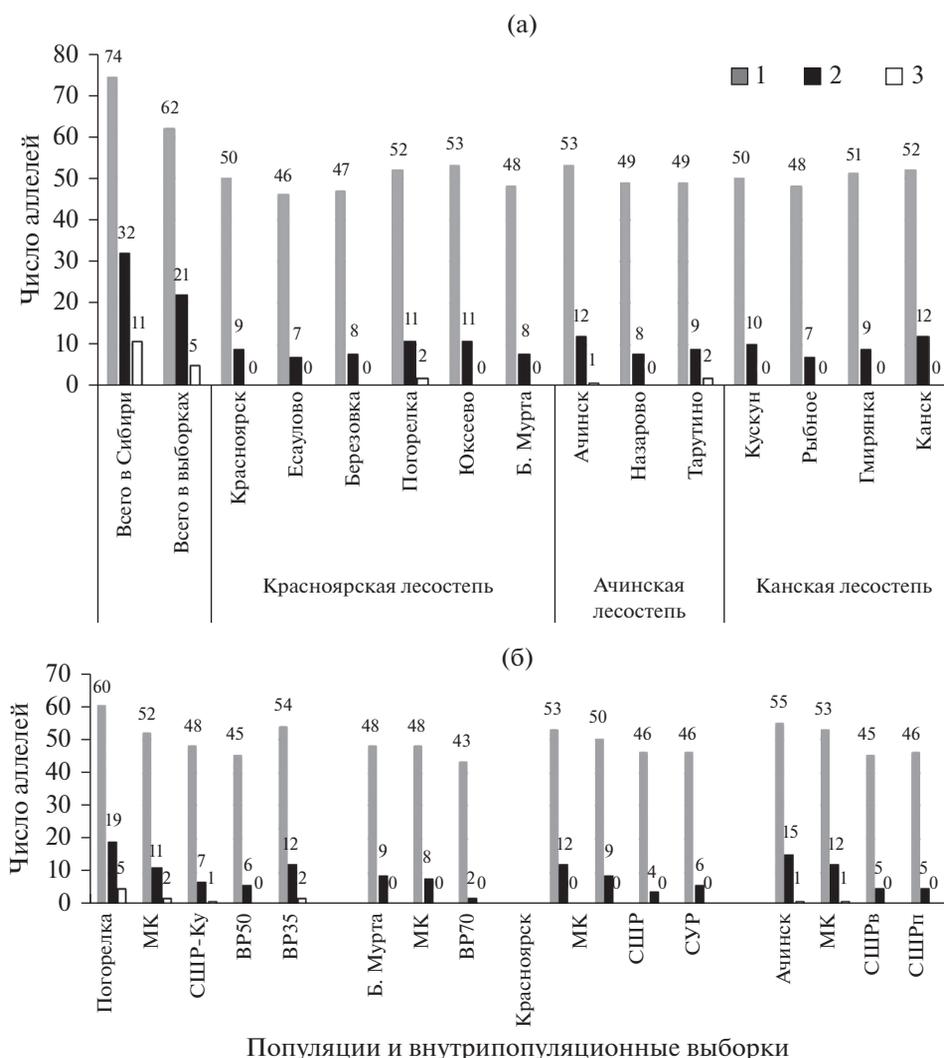


Рис. 2. Число аллелей, обнаруженных на ненарушенных рубками участках (а) популяций сосны обыкновенной; всего в популяции (первый столбец) и у подроста с вырубок (б) на исследуемой территории, 1 – всего, 2 – редких, 3 – очень редких. Обозначения выборок см. в табл. 2.

Таблица 3. Частота встречаемости редких аллелей (%) у подростка на вырубках и в контроле исследуемых популяций сосны обыкновенной

Локус Аллель	Погорелка				Б. Мурта		Красноярск			Ачинск		
	СШРКу	BP50	BP35	МК	BP70	МК	СУР	СШР	МК	СШРП	СШРВ	МК
Mdh-2 ⁸³	—	—	3.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Mdh-4 ⁹⁰	—	1.7	3.3	—	—	0.8	—	—	1.4	1.7	—	1.7
Got-1 ¹⁰⁷	1.7	—	1.7	1.8	—	—	—	—	1.4	—	—	1.7
Got-3 ³²	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.4
Got-3 ³¹⁰	1.7	1.7	3.3	1.8	3,3	3.3	1.7	2.0	1.4	5.0	1.7	2.5
Skdh-1 ⁸⁵	1.7	3.4	1.7	1.8	—	1.7	—	—	—	—	—	1.7
Skdh-1 ⁹⁰	—	—	1.7	—	—	—	—	—	1.4	—	1.7	—
Skdh-1 ¹⁰³	—	1.7	—	2.6	—	3.3	1.7	—	2.9	—	—	1.7
Skdh-1 ¹⁰⁷	5.2	1.7	2.6	—	—	0.9	—	—	—	—	—	5.1
Skdh-2 ⁸⁶	—	—	—	—	—	—	1.7	—	1.4	—	—	—
Lap-1 ¹⁰³	—	—	—	1.7	—	—	—	—	—	—	—	—
Lap-2 ⁹⁸	—	1.7	1.7	1.8	—	—	3.3	2.0	—	4.7	3.3	1.7
Lap-2 ¹⁰²	—	—	—	1.7	—	—	—	—	—	—	—	0.9
Lap-2 ¹⁰⁵	1.7	—	1.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Fdh ⁴⁵	1.7	—	1.7	—	3.3	3.4	—	—	1.4	3.3	1.7	—
Fdh ²⁰⁶	—	—	—	1.8	—	1.7	1.7	—	1.4	1.7	3.3	1.7
Pgm-1 ⁹³	—	—	—	1.7	—	—	—	—	—	—	—	—
Pgm-1 ⁹⁵	—	—	—	—	—	—	—	4.0	—	—	—	—
Adh-2 ⁵⁹	3.4	—	4.2	2.6	—	2.0	3.3	—	1.4	—	—	1.7
Fe-2 ⁸⁵	—	—	1.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Fe-2 ¹¹³	—	—	—	2.7	—	—	—	2.0	—	—	—	0.9
<i>p</i>	0.121	0.033	0.202	—	0.034	—	0.160	0.047	—	0.032	0.032	—
Всего	7	6	12	11	2	8	6	4	9	5	5	12

Примечание. *p* – уровень достоверности различий с местным контролем. Обозначения выборок см. в табл. 2.

$P = 0.85$, суммарное число выявленных аллелей 60, включая 19 редких – это один из самых высоких показателей с учетом всех, исследованных нами ранее популяций вида в Сибири (Тихонова и др., 2011, 2014; Экарт и др., 2014). В других популяциях общее число аллелей было меньше (“Б. Мурта” – 48, “Красноярск” – 53, “Ачинск” – 55). Поэтому данная популяция была выбрана основным (региональным) контролем и ее можно предварительно рассматривать в качестве кандидата на генетический резерват. Отметим, что несмотря на ограниченную площадь, значительное генетическое разнообразие сосны сохраняется в городских парках г. Ачинск (парк “Железнодорожников” площадью около 8 га) и Канск (с 1985 г. памятник природы “Сосновый бор в г. Канск” площадью 130 га), в припоселковых борах (сс. Юкеево, Гмирянка).

Так как наибольший негативный эффект от рубок проявился в сокращении аллельного разнообразия аллозимов, основное внимание было уделено сравнительному анализу частот распределения редких аллелей исследуемых полиморф-

ных локусов, присутствующих с частотой менее 5%: Mdh-2⁸³, Mdh-4⁹⁰, Got-1¹⁰⁷, Got-3^{32, 310}, Skdh-1^{85, 90, 103, 107}, Skdh-2⁸⁶, Lap-1¹⁰³, Lap-2^{98, 102, 105}, Fdh^{45, 206}, Pgm-1^{93, 95}, Adh-2⁵⁹, Fe-2^{85, 113} (табл. 3). В данных популяциях не обнаружено следующих 10 аллелей, редко встречаемых в сибирской части ареала: Got-1⁸⁸, Got-2¹⁴⁸, Got-3⁵⁰⁵, Skdh-1^{93, 98}, 6-Pgd-2^{67, 91}, Adh-1^{112, 116}, Idh⁷⁴.

Предварительный сравнительный анализ всех 15 выборок по частотам аллелей всех локусов показал высоко достоверные различия между ними по точному критерию Фишера ($p < 0.0000$), а при половом анализе – по 8 локусам: Mdh-3, Got-2, Skdh-1, Lap-2, 6Pgd-2, Pgm-1, Adh-1, Adh-2. В ограниченном наборе 12 локусов, которые содержали редкие аллели, наиболее дифференцированы по частотам аллелей выборки с вырубок и контрольных участков в популяциях “Ачинск” ($\chi^2 = 57.26$, d. f. 22, $p < 0.00006$) и “Красноярск” ($\chi^2 = 98.45$, d. f. 22, $p < 0.00000$), в меньшей степени популяциях “Погорелка” ($\chi^2 = 34.91$, d. f. 24, $p < 0.069$) и “Б. Мурта” ($\chi^2 = 17.25$, d. f. 22,

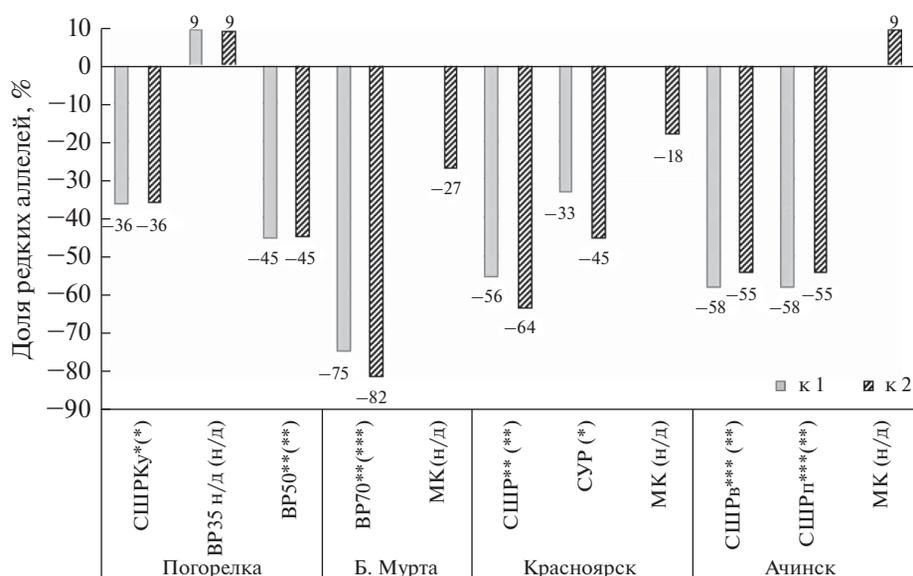


Рис. 3. Сокращение числа редких аллелей (в %) на вырубках по сравнению с местным (1) и региональным (2) контролем, *...*** уровни достоверности различий по критерию Фишера $p < 0.05, 0.01, 0.001$ относительно 1 (в скобках – относительно 2), н/д – недостоверно.

$p < 0.750$). Достоверные различия по частоте встречаемости редких аллелей у подростка на вырубках по сравнению с местным контролем выявлены на вырубках интенсивностью выше, чем “умеренно-высокая” 30–40% в популяциях “Погорелка”, “Б. Мурта”, “Красноярск” и “Ачинск”. Достоверно различались между собой также 2 варианта выборочной рубки интенсивностью 35 и 50% (“Погорелка”). Дополнительно сравнивали выборки по общему числу редких аллелей. В результате этого анализа подтвердилось достоверное сокращение генетического разнообразия в тех же вариантах рубок, а также в культурах после сплошной широколесосеочной рубки в Погорельском бору по сравнению с контролем (рис. 3). Наряду с этим наиболее обедненная по разнообразию аллелей ферментов популяция “Б. Мурта” существенно отличалась от всех популяций при попарном сравнении по 3–8 (в общем наборе локусов) и по ограниченному набору 12 локусов ($\chi^2 = 58.71–112.34$, d. f. 32–34, $p < 0.0027–0.00000$). Несмотря на достоверные наибольшие различия между вырубкой и контролем по числу и частотам редких аллелей в этой популяции (табл. 3, рис. 3), между выборками внутри популяции получены самые низкие генетические дистанции Неи (рис. 1). Это свидетельствует о том, что отмеченное нами выше общее увеличение дистанции Неи на вырубках по сравнению с контролем не может служить самостоятельным критерием в оценке влияния лесопользования на генетическую изменчивость популяций и должно рассматриваться только вместе с данными о динамике и пространственной структуре аллельного и генотипическо-

го разнообразия популяций. Добавим также, что такие показатели генетической изменчивости, как снижение уровня гетерозиготности (H_0) и повышение индекса фиксации Райта (F), по-видимому, недостаточно чувствительны к данному фактору, и поэтому тоже могут служить только в качестве дополнительных критериев наиболее сильных повреждающих воздействий на сосновые леса. В результате исследования насаждений сосны веймутовой также сделан вывод о непригодности величины H_0 для целей генетического мониторинга (Buchert et al., 1997; Rajora, 2000). В большей части работ, посвященных изучению данной проблемы, установлено сокращение числа аллелей, изменение генетической структуры популяций у разных древесных видов, в основном, после сплошных рубок (Savolainen, Kärkkäinen, 1992; Ledig, 1992; Buchert et al., 1997; Macdonald et al., 2001; Marquard et al., 2007; Ratnam et al., 2014), реже – в результате выборочных и постепенных (с большим воздействием) рубок (Buchert et al., 1997; Adams et al., 1998; Marquard et al., 2007). В отдельных работах аналогичные изменения зафиксированы при использовании искусственного лесовосстановления сосняков (Raja et al., 1998; Rajora, 1999). Вместе с тем, в ряде работ каких-либо существенных изменений в генофонде популяций после рубок и в лесных культурах выявлено не было (Nale, 1985; Ильинов и др., 2010; Ratnam et al., 2014) либо получены более высокие показатели в культурах по числу аллелей у потомства представительной выборки деревьев, так как уровень генетического разнообразия является функцией от числа деревьев, с которых были собраны семена (Adams et al., 1998).

Таким образом проведенное нами исследование на вырубках в лесостепных борах Средней Сибири в целом подтверждает существенное влияние лесохозяйственной деятельности человека на генетическое разнообразие популяций сосны обыкновенной, даже после однократного приема рубок, не рассматривая проблему лесопользования и обеднения генофонда древесных видов в историческом аспекте. Оно согласуется с выводами других исследователей, установивших неполное воспроизводство генетического разнообразия в лесах после рубок вследствие фрагментации ареалов, сокращения численности популяций, искусственного восстановления и селекции (Ledig, 1992; Buchert et al., 1997; Adams et al., 1998; Тараканов и др., 2004; Видякин, 2007; Lise et al., 2007; Marquard et al., 2007; Падутов и др., 2008; Ortego et al., 2010 и др.). Разногласия в оценке влияния лесохозяйственной практики на генетическое разнообразие древесных растений, на наш взгляд, объясняется различиями между объектами исследования (биоэкологическими особенностями видов, уровнем обеднения/богатства и истории генофондов разных видов и их популяций); различиями в размерах популяций, площади рубок, геометрической форме этой площади (квадрат – узкий прямоугольник), размеров окружающей рубку малонарушенной территории; возможное воздействие пожаров до и после рубки, наличие факторов, препятствующих восстановлению лесов либо способствующих ему – проведение рубки в годы с высоким урожаем семян, удаление напочвенного покрова и верхнего горизонта почвы. Большое значение имеют также различия между используемыми генетическими маркерами.

Следует отметить, что на вырубках могут сохраняться носители очень редких для популяции аллелей, поэтому после включения в анализ подраста с вырубкой их число в популяционных выборках увеличилось в популяциях “Погорелка” с 11 до 19, “Красноярск” – с 9 до 12, “Ачинск” – с 12 до 15, в том числе за счет увеличения выборки (Тихонова и др., 2014). При этом на вырубках увеличиваются различия между поколениями взрослых деревьев и подроста, а также между ценопопуляциями (или субпопуляциями) в пространстве по частоте встречаемости одноименных редких аллелей, об этом свидетельствуют данные табл. 3, рис. 1 и результаты корреляционного анализа. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена (R) по частоте встречаемости одних и тех же редких аллелей в выборках взрослых деревьев и подроста существенно снижаются после сплошной широколесосеменной рубки. Так, в Погорельском бору между парами выборки подроста с выборочной рубки интенсивностью 35%, выборочной рубки интенсивностью 50% и в культурах после сплошной широколесосеменной рубки с контрольным участком R , соответственно, составил 0.73,

0.62, и 0.56; в популяции “Красноярск” в парах выборки со сплошной узколесосеменной и широколесосеменной рубки с контролем, соответственно, $R = 0.70$ и 0.59 ; в популяции “Ачинск”, соответственно, $R = 0.66$ и 0.48 в парах подроста и взрослых деревьев со сплошной широколесосеменной рубки и контроля (все значения R достоверны при $p < 0.05–0.01$).

Лучшая сохранность и даже более высокие показатели генетического разнообразия по сравнению с контролем и низкие дистанции Неи с местным контролем наблюдались на участке с выборочной рубкой интенсивностью 35% в Погорельском бору (рис. 2б, рис. 3, табл. 3). Поскольку эта рубка была проведена через 10 лет после низового пожара, который вызвал вспышку возобновления на участке, на наш взгляд, целесообразно рассмотреть возможность внедрения в практику лесного хозяйства предварительного контролируемого выжигания участков сосняков, планируемых к выборочной или узколесосеменной рубке, в пожаробезопасный период в некоторых типах леса и лесорастительных условиях лесостепи. Их стимулирующее влияние на возобновление сосны неоднократно отмечалось исследователями (Колесников и др., 1973; Фурьев, 1996), в том числе с использованием контролируемых неинтенсивных выжиганий (Ковалева и др., 2018). В одной из работ, посвященных исследованию старовозрастных смешанных хвойных древостоев с участием сосен Жеффрея и Ламберта в Калифорнии также отмечается отсутствие признаков негативного влияния рубок в древостоях послепожарного происхождения (Macdonald et al., 2001). Однако в целом лесостепные боры относятся к группе лесов с высокой пожарной опасностью: после рубки и пожаров леса здесь не всегда хорошо восстанавливаются, особенно в засушливые годы (Полукековой ..., 1966; Фурьев, 1996; Ильичев и др., 2003; Буряк и др., 2011; Куулар и др., 2015; Иванова и др., 2015). Высока опасность перехода низового пожара в верховой, после которого значительно сокращаются все показатели генетической изменчивости аллозимов, что наблюдалось нами в послепожарном сосняке на Куртушибинском хр. Западного Саяна (Экарт и др., 2014). Поэтому для лесостепных боров, учитывая их ценность и связанные с пожарами риски, возможно, больше подойдет не выжигание (или даже не сплошное выжигание, – мозаичное), а предварительная небольшая минерализация поверхности почвы. Вторым вариантом, характеризующимся меньшим обедняющим эффектом на генофонд популяций сосны обыкновенной в условиях лесостепи, является чересполосная узколесосеменная рубка, которую рекомендуют для лесостепных боров Западной Сибири (Ильичев и др., 2003).

В данной работе ввиду ограниченного набора популяций и небольшой территории мы не затро-

нули такое важное условие рационального лесопользования, как необходимость сохранения пространственной популяционной структуры древесных видов, на что обращают внимание многие отечественные исследователи (Мамаев и др., 1988; Ирошников и др., 1989; Гончаренко и др., 1996; Милютин, 2003; Динамика ..., 2004; Видякин, 2007; Тараканов, 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования было установлено, что генетическая структура и разнообразие аллозимов в лесостепных популяциях сосны обыкновенной в Средней Сибири сохраняются на участке после первого приема выборочной рубки невысокой интенсивности, проведенной методом узких лент после низового пожара, что в совокупности стимулировало процесс возобновления и появления большого количества подроста. На втором месте, с меньшим сокращением числа редких аллелей по сравнению с остальными вариантами, была узколесосечная рубка. В сравнении с ними при рубках более высокой интенсивности (50%, 70% и сплошной массивной рубке) число редких аллелей у подроста сокращалось на 45–82% относительно контроля, что равносильно сокращению общего числа аллелей у подроста на 8–15% относительно местного и на 13–28% – относительно регионального контроля за один прием рубки. Для популяций с большой площадью при небольшой площади рубок это разнообразие может быстро восстановиться, однако в условиях лесостепи возможен постепенно накапливаемый эффект обеднения генофонда популяций в связи с их изолированным положением и сокращением притока генов извне, незаметный для одного поколения исследователей. Наблюдаемое нами в наиболее нарушенных рубками небольших популяциях сокращение аллельного разнообразия, низкий уровень гетерозиготности особей и высокие значения коэффициента инбридинга (F) могут привести к снижению продуктивности и устойчивости новых поколений деревьев.

Ввиду того, что в Погорельском бору было выявлено наибольшее среди всех исследованных нами ранее популяций сосны обыкновенной число редких аллелей, на части его территории необходимо выделить генетический резерват (надежнее 2–3 в разных участках бора). Подобные генетические резерваты желательны выделять во всех лесостепных борах, оставленных в окрестностях крупных населенных пунктов лесостепей на расстоянии не более 100–150 км друг от друга на основе существующих естественных изолированных популяций сосны обыкновенной и, возможно, включая искусственно созданные микро-культуры (или одиночные деревья) для восстановления утрачен-

ной генетической изменчивости наиболее нарушенных из них.

Исследования показали, что наряду с такими составляющими лесохозяйственного мониторинга, как лесопожарный и лесопатологический, необходимо организовать дополняющий генетический мониторинг популяций основных лесобразующих древесных видов. В качестве некоторых методических рекомендаций можно отметить, что для этих целей желательно увеличение числа особей в популяционных выборках (до ≥ 120 –150). Для целей мониторинга наиболее информативными являются показатели N_A , I , число и частота встречаемости редких и низкочастотных аллелей, в качестве дополнительных характеристик могут быть использованы дистанции Nei (Nei, 1972), H_o , F и N_m . Необходимо учесть, что на результаты оценок генетической изменчивости у подроста после рубок определенное влияние оказывают различия между исходными популяциями, поэтому желательно использовать не менее 2-х контролей и разработать поправочные коэффициенты к показателям степени обеднения генофонда популяций, учитывающие степень их изолированности, эффективную численность, уровень генетического разнообразия и нарушенность. Отметим также, что преобладание в лесостепях Средней Сибири вторичных березняков является объективным критерием нерационального лесопользования и необходимости не только развития плантационного лесоводства на землях сельскохозяйственного назначения (в настоящее время крестьян повсеместно заставляют вырубать подрост на заросших лесом участках), но и увеличения доли хвойных пород в естественных лесах этой зоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // Вестник ВОГиС. 2004. Т. 8. № 2. С. 40–59.
- Антипова Е.М. Флора внутриконтинентальных островных лесостепей Средней Сибири. Красноярск: Красноярский гос. пед. университет им. В.П. Астафьева, 2012. 662 с.
- Берг Л.С. Географические зоны Советского Союза. М.: Изд-во ОГИЗ, 1947. 397 с.
- Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С. Ресурсно-экологический потенциал лесов Красноярского края // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25. № 3–4. С. 327–332.
- Буряк Л.В., Сухинин А.И., Каленская О.П., Пономарев Е.И. Последствия пожаров в ленточных борах юга Сибири // Сибирский экологический журн. 2011. № 3. С. 135–140.
- Видякин А.И. Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Хвойные бореальной зоны. 2007. № 2–3. С. 159–166.
- Гончаренко Г.Г., Дробышевская В.В., Силин А.Е., Падутов В.Е. Генетические ресурсы сосен России и сопред-

- дельных государств // Доклады РАН. 1996. Т. 346. № 3. С. 419–423.
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Алтухова Ю.П. М.: Наука, 2004. 618 с.
- Животовский Л.А.* Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 183 с.
- Иванова Г.А., Иванов В.А., Кукавская Е.А.* Периодичность пожаров в лесах республики Тыва // Хвойные бореальной зоны. 2015. Т. 33. № 5–6. С. 204–209.
- Ильинов А.А., Политов Д.В., Раевский Б.В.* Влияние способов лесовозобновления на генетическую структуру популяций ели финской *Picea x fennica* (Regel) Kom // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2010. Т. 109. № 4. С. 50–55.
- Ильичев Ю.Н., Бушков Н.Т., Тараканов В.В.* Естественное лесовосстановление на гарях Среднеобских боров. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 195 с.
- Ирошников А.И., Мамаев С.А., Некрасов В.И.* Генетический фонд лесных древесных пород в СССР (дифференциация, использование, охрана, мониторинг). В кн.: Материалы между. Симпозиума “Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений” (25–29 сентября 1989 г., Воронеж). М.: ЦНИИЛГиС РАН, 1989. С. 9–16.
- Калашников Е.Н.* Мониторинг нарушенности лесов Сибири // Сибирский экологический журн. 1998. № 1. С. 49–57.
- Ковалева Н.М., Собачкин Р.С., Екимова Е.Ю.* Динамика нижних ярусов растительности после экспериментальных пожаров в сосновых древостоях // Сибирский лесной журн. 2018. № 2. С. 61–70.
- Колесников Б.П., Санникова Н.С., Санников С.Н.* Влияние низового пожара на структуру древостоя и возобновление древесных пород в сосняках черничном и бруснично-черничном // Горение и пожары в лесу. Красноярск: Изд-во Института леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН ССР, 1973. С. 301–321.
- Куулар Х.Б., Намзын Ш.А., Хертек С.Б.* Мониторинг Балгазынского бора по данным дистанционного зондирования // Известия высших учебных заведений. Геодезия и аэрофотосъемка. 2015. № 3. С. 67–72.
- Леса СССР: Леса Урала, Сибири и Дальнего Востока / Под ред. Жуков А.Б. М.: Наука, 1969. Т. 4. С. 318.
- Мамаев С.А., Семериков Л.Ф., Махнёв А.К.* О популяционном подходе в лесоводстве // Лесоведение. 1988. № 1. С. 3–9.
- Милютин Л.И.* Генетико-эволюционные основы устойчивости лесных экосистем // Лесоведение. 2003. № 1. С. 16–20.
- Падутов В.Е., Хотылева Л.В., Баранов О.Ю., Ивановская С.И.* Генетические эффекты трансформации лесных экосистем // Экологическая генетика. 2008. Т. VI. № 1. С. 3–11.
- Побединский А.В.* Рубки и возобновление в таёжных лесах СССР. М.: Лесная пром-ть, 1973. 200 с.
- Полувековой опыт лесовосстановления в ленточных борах Казахстана и Алтая / Под общ. ред. Грибанова Л.Н. Алма-Ата: Кайнар, 1966. 131 с.
- Савина Л.Н.* Таежные леса Северной Азии в голоцене. Новосибирск: Наука, 1986. 190 с.
- Санников С.Н., Петрова И.В., Семериков В.Л.* Генофеногеографический анализ популяций *Pinus sylvestris* L. на трансекте от северной до южной границы ареала // Экология. 2002. № 2. С. 97–102.
- Семериков В.Л., Семерикова С.А., Дышякова О.С., Зацепина К.Г., Тараканов В.В., Тихонова И.В., Экарт А.К., Видякин А.И., Жамьянсурен С., Роговцев Р.В., Кальченко Л.И.* Полиморфизм микросателлитных локусов хлоропластной ДНК сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Азии и Восточной Европе // Генетика. 2014. Т. 50. № 6. С. 660–669.
- Синицких П.* Краткий обзор состояния рынков продаж хвойных пиломатериалов // Леспроминформ. 2015. № 2. С. 90–91.
- Солодунин Е.Д.* К типологии дальневосточных вырубков // Лесной журн. (Известия высших учебных заведений). 1961. № 4. С. 22–23.
- Сочава В.Б.* Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с.
- Степанов Н.В.* Сосудистые растения Приенисейских Саян: флористический и биоресурсный анализ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук (спец. 03.02.14). Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2014. 40 с.
- Тараканов В.В.* Достижения и ошибки в области сохранения и рационального использования лесных генетических ресурсов Сибири // Лесное хоз-во. 2009. № 5. С. 10–12.
- Тараканов В.В., Самсонова А.Е., Ильичев Ю.Н.* Влияние естественных и антропогенных факторов на генетическую изменчивость сосны в Приобье: состав терпентинных масел хвои // Лесоведение. 2004. № 5. С. 50–57.
- Тихонова И.В., Семериков В.Л., Семерикова С.А., Дышякова О.В., Полежаева М.А., Экарт А.К.* О выборках в исследованиях внутривидового генетического разнообразия хвойных // Сибирский лесной журн. 2014. № 4. С. 99–109.
- Тихонова И.В., Семериков В.Л., Шишикин А.С., Тараканов В.В.* О необходимости особого режима хозяйствования и охраны в рефугиумных (реликтовых) популяциях видов хвойных в Сибири // Лесное хозяйство. 2011. № 3. С. 41–42.
- Фуряев В.В.* Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Наука, 1996. 253 с.
- Хедрик Ф.* Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.
- Экарт А.К., Ларионова А.Я., Зацепина К.Г., Кравченко А.Н., Жамьянсурэн С., Тихонова И.В., Тараканов В.В.* Генетическое разнообразие и дифференциация сосны обыкновенной в Южной Сибири и Монголии // Сибирский экологический журн. 2014. № 1. С. 69–78.
- Adams W.T., Zuo J., Shimizu J.Y., Tappeiner J.C.* Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal Douglas-fir // Forest Science. 1998. V. 44. P. 390–396.
- Buchert G.P., Rajora O.P., Hood J.V., Dancik B.P.* Effects of harvesting on genetic diversity in old-growth eastern white pine (*Pinus strobes* L.) in Ontario, Canada // Conservation Biology. 1997. № 11. P. 747–758.
- Fussi B., Westergren M., Aravanopoulos F., Baier R., Kavaliuskas D., Finzgar D., Alizoti P., Bozic G., Avramidou E., Konnerth M., Kraigher H.* Forest genetic monitoring: an overview of concepts and definitions // Environmental Moni-

- toring & Assessment. 2016. V. 188. № 493. 12 pp. <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5489-7>
- Ledig F. Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems // *Oikos*. 1992. V. 63. P. 87–108.
- Lise Y., Kaya Z., Isik F., Sabuncu R., Kandemir I., Onde S. The impact of overexploitation on the genetic structure of Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.) populations determined by RAPD markers // *Silva Fennica*. 2007. V. 41. P. 211–220.
- Macdonald S.E., Thomas B.R., Cherniawsky D.M., Purdy B.G. Managing genetic resources of lodgepole pine in west-central Alberta: patterns of isozyme variation in natural populations and effects of forest management // *Forest Ecology & Management*. 2001. V. 152. P. 45–58.
- Marquard P.E., Echt C.S., Epperson B.K., Pubanz D.M. Genetic structure, diversity, and inbreeding of eastern white pine under different management conditions // *Canadian J. Forest Research*. 2007. V. 37. P. 2652–2662.
- Nei M. Genetic distance between populations // *American Naturalist*. 1972. V. 106. P. 283–292.
- Nale D.B. Genetic implications of shelterwood regeneration of Douglas-fir in southwest Oregon // *Forest Science*. 1985. V. 31. № 4. P. 995–1005.
- Ortego J., Bonal R.L., Munoz A. Genetic consequences of habitat fragmentation in long-lived tree species: the case of the Mediterranean Holm Oak (*Quercus ilex* L.) // *Heredity*. 2010. V. 101. P. 717–726.
- Peakall R., Smouse P.E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Molecular Ecology Notes*. 2006. № 6. P. 288–295.
- Raja R.G., Tauer C.G., Wittwer R.F., Huang Y. Regeneration methods affect genetic variation and structure in shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.) // *Forest Genetics*. 1998. № 5. P. 171–178.
- Rajora O.P. Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce // *Theoretical and Applied Genetics*. Genet. 1999. V. 99. P. 954–961.
- Ratnam W., Rajora Om P., Finkeldey R., Aravanopoulos F., Bouvet J.-M., Vaillancourt R. E., Kanashiro M., Fady B., Tomita M., Vinson Ch. Genetic effects of forest management practices: Global synthesis and perspectives // *Forest Ecology & Management*. 2014. 14 p. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.008>
- Raymond M., Rousset F. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism // *Heredity*. 1995. V. 86. P. 248–249.
- Savolainen O., Kärkkäinen K. Effect of forest management on gene pools // *New Forests*. 1992. V. 6. P. 372–383.
- Wright S. Evolution and the genetics of populations. V. 4. Variability within and among natural populations. Chicago: University of Chicago, 1978. 590 p.

Impact of Different Intensity Fellings on the Genetic Diversity of Pine Undergrowth in the Northern Forest-Steppes of Central Siberia

I. V. Tikhonova¹*, A. K. Ekart², A. N. Kravchenko², N. A. Tikhonova², and D. A. Semenyakin²

¹West-Siberian Division, Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Zhukovskogo st., 100/1, Novosibirsk, 630082 Russia

²Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Academgorodok 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

*E-mail: selection@ksc.krasn.ru

The results of the allozyme variability analysis of Scots pine populations growing in the Krasnoyarsk, Achinsk and Kansk forest-steppes of Central Siberia are presented. The main indicators of genetic diversity in Scots pine undergrowth in clearings of different intensity and on control plots have been compared. It was found that a decrease in the number of rare and low-frequency alleles in the polymorphic loci of isozyme markers, as well as a decrease in the average number of alleles per locus both occur in the undergrowth that has grown after clear felling and selective felling of high intensity. No significant deviations in the genetic diversity were found in the undergrowth of the preliminary and subsequent generations after selective felling with an intensity of 35%, carried out 10 years after the ground fire. Of the other felling options, the smallest reduction in the number of rare alleles was observed in undergrowth after a strip felling. In the populations most disturbed by felling, the lowest level of heterozygosity was found, as well as high values of the Wright fixation index (F) and the lowest number of alleles of isozyme loci, which can lead to a decrease in the productivity and resistance of new generations in small populations of Scots pine growing in the forest-steppe zone, where the species' areal is characterized by a high fragmentation. The methodological aspects of organizing genetic monitoring of coniferous forests as a necessary supplement in combination with forestry monitoring of their disturbance were considered. The results indicate the necessity of organizing genetic reserves in all large forest-steppe pine forests, as well as in other places of limited distribution of the species throughout its range.

Keywords: genetic variety, pine undergrowth, fellings, forest-steppe pine forests of Siberia.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the budgetary project of the West-Siberian Division, Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences and the Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (00356-2019-0024) as well as with a financial support from the RFBR, Krasnoyarsk Territory government and Krasnoyarsk regional scientific foundation (18-44-240002-p_a).

REFERENCES

- Adams W.T., Zuo J., Shimizu J.Y., Tappeiner J.C., Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal Douglas-fir, *Forest Science*, 1998, Vol. 44, pp. 390–396.
- Altukhov Y.P., Dinamika genofondov pri antropogennykh vozdeistviyakh (Dynamics of gene pools under anthropogenic impact), *Vestnik VOGiS*, 2004, Vol. 8, No. 2, pp. 40–59.
- Antipova E.M., *Flora vnutrikontinental'nykh ostrovnykh lesostepei Srednei Sibiri* (Flora of the intracontinental insular forest-steppes of Central Siberia), Krasnoyarsk: Krasnoyarskii gos. ped. universitet im. V.P. Astaf'eva, 2012, 662 p.
- Berg L.S., *Geograficheskie zony Sovetskogo Soyuz* (Geographical zones of the Soviet Union), Moscow: Ogiz – Geografiz, 1947, 397 p.
- Buchert G.P., Rajora O.P., Hood J.V., Dancik B.P., Effects of harvesting on genetic diversity in old-growth eastern white pine (*Pinus strobes* L.) in Ontario, Canada, *Conservation Biology*, 1997, No 11, pp. 747–758.
- Buryak L.V., Kalenskaya O.P., Sukhinin A.I., E.I. P., Effects of fires in ribbon-like pine forests of Southern Siberia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 3, pp. 248–253.
- Buzykin A.I., Pshenichnikova L.S., Resursno-ekologicheskii potentsial lesov Krasnoyarskogo kraia (Resource and ecological potential of the forests of the Krasnoyarsk Territory), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2008, Vol. 25, No. 3–4, pp. 327–332.
- Dinamika populyatsionnykh genofondov pri antropogennykh vozdeistviyakh*, (Dynamics of population gene pools under anthropogenic influences), Moscow: Nauka, 2004, 618 p.
- Ekart A.K., Larionova A.Y., Kravchenko A.N., Tikhonova I.V., Zatsepina K.G., Tarakanov V.V., Zhamyansuren S., Genetic diversity and differentiation of populations of Scots pine in Southern Siberia and Mongolia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2014, Vol. 7, No. 1, pp. 52–59.
- Furyaev V.V., *Rol' pozharov v protsesse lesoobrazovaniya*, Novosibirsk: Nauka, 1996, 253 p.
- Fussi B., Westergren M., Aravanopoulos F., Baier R., Kavaliuskas D., Finzgar D., Alizoti P., Bozic G., Avramidou E., Konnert M., Kraigher H., Forest genetic monitoring: an overview of concepts and definitions, *Environmental Monitoring & Assessment*, 2016, Vol. 188, No. 493, 12 p, <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5489-7>
- Goncharenko G.G., Drobyshevskaya V.V., Silin A.E., Padutov V.E., Geneticheskie resursy sosen Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (Genetic resources of pines of Russia and neighboring countries), *Doklady RAN*, 1996, Vol. 346, No. 3, pp. 419–423.
- Il'ichev Y.N., Bushkov N.T., Tarakanov V.V., *Estestvennoe lesovosstanovlenie na garyakh Sredneobskikh borov* (Natural reforestation in the burnt-out areas of the Sredneobskie pine forests), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2003, 195 p.
- Il'inov A.A., Politov D.V., Raevskii B.V., Vliyanie sposobov lesovozobnovleniya na geneticheskuyu strukturu populyatsii eli finskoi *Picea x fennica* (Regel) Kom (Influence of reforestation methods on the genetic structure of Finnish spruce populations *Picea x fennica* (Regel) Kom), *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2010, Vol. 109, No. 4, pp. 50–55.
- Iroshnikov A.I., Mamaev S.A., Nekrasov V.I., Geneticheskii fond lesnykh drevesnykh porod v SSSR (differentiat-siya, ispol'zovanie, okhrana, monitoring) (The genetical fund of forest tree species in the USSR (differentiation, use, protection, monitoring)), *Lesnaya genetika, selektsiya i fiziologiya drevesnykh rastenii* (*Forest genetic, breeding and physiology of woody plants*), International Workshop Proceeding, Voronezh, September 25–29, 1989, Moscow: TsNIILGIS RAN, pp. 9–16.
- Ivanova G.A., Ivanov V.A., Kukavskaya E.A., Periodichnost' pozharov v lesakh respubliky Tyva (Fire periodicity in the forests of the Tyva Republic), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2015, Vol. 33, No. 5–6, pp. 204–209.
- Kalashnikov E.N., Monitoring narushennosti lesov Sibiri (Monitoring of forest disturbance in Siberia), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 1998, No. 1, pp. 49–57.
- Khedrik F., *Genetika populyatsii* (Genetics of Populations), Moscow: Tekhnosfera, 2003, 592 p.
- Kolesnikov B.P., Sannikova N.S., Sannikov S.N., Vliyanie nizovogo pozhara na strukturu drevostoya i vozobnovlenie drevesnykh porod v sosnyakh chernichnom i brusnichno–chernichnom (Influence of ground fire on the structure of the stand and the regeneration of tree species in blueberry and lingonberry-blueberry pine forests), In: *Gorenje i pozhary v lesu* (Burning and fires in the forest), Krasnoyarsk: Izd-vo Instituta lesa i drevesiny im. V.N. Sukacheva SO AN SSR, 1973, pp. 301–321.
- Kovaleva N.M., Sobachkin R.S., Ekimova E.Y., Dinamika nizhnikh yarusov rastitel'nosti posle eksperimental'nykh pozharov v sosnovykh drevostoyakh (Dynamics of lower vegetation layers after experimental fires in pine forest), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2018, No. 2, pp. 61–70.
- Kuular K.B., Namzyn S.A., Khertek S.B., Monitoring Balgazynskogo bora po dannym distantsionnogo zondirovaniya (Monitoring of Balgazyn pinery according to remote sensing data), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Geodeziya i aerofotos'emka*, 2015, No. 3, pp. 67–72.
- Ledig F., Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems, *Oikos*, 1992, Vol. 63, pp. 87–108.
- Lesy SSSR: Lesy Urala, Sibiri i Dal'nego Vostoka*, (Forests of the USSR: Forests of the Urals, Siberia and the Far East), Moscow: Nauka, 1969, Vol. 4, 318 p.
- Lise Y., Kaya Z., Isik F., Sabuncu R., Kandemir I., Onde S., The impact of overexploitation on the genetic structure of Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.) populations determined by RAPD markers, *Silva Fennica*, 2007, Vol. 41, pp. 211–220.
- Macdonald S.E., Thomas B.R., Cherniawsky D.M., Purdy B.G., Managing genetic resources of lodgepole pine in west-central Alberta: patterns of isozyme variation in natural populations and effects of forest management, *Forest Ecology & Management*, 2001, Vol. 152, pp. 45–58.
- Mamaev S.A., Semerikov L.F., Makhnev A.K., O populyatsionnom podkhode v lesovodstve (Population approach in silviculture), *Lesovedenie*, 1988, No. 1, pp. 3–9.
- Marquard P.E., Echt C.S., Epperson B.K., Pubanz D.M., Genetic structure, diversity, and inbreeding of eastern white pine under different management conditions, *Canadian Journal of Forest Research*, 2007, Vol. 37, pp. 2652–2662.
- Milyutin L.I., Genetiko-evolyutsionnye osnovy ustoichivosti lesnykh ekosistem (Genetic and evolutionary bases of forest system stability), *Lesovedenie*, 2003, No. 1, pp. 16–20.

- Nale D.B. Genetic implications of shelterwood regeneration of Douglas-fir in southwest Oregon, *Forest Science*, 1985, Vol. 31, No. 4, pp. 995–1005.
- Nei M., Genetic distance between populations, *American Naturalist*, 1972, Vol. 106, pp. 283–292.
- Ortego J., Bonal R.L., Munoz A., Genetic consequences of habitat fragmentation in long-lived tree species: the case of the Mediterranean Holm Oak (*Quercus ilex* L.), *Heredity*, 2010, Vol. 101, pp. 717–726.
- Padutov V.E., Khotyleva L.V., Baranov O.Y., Ivanovskaya S.I., Geneticheskie efekty transformatsii lesnykh ekosistem (Genetic effects of transformation of forest ecosystems), *Ekologicheskaya genetika*, 2008, Vol. VI, No. 1, pp. 3–11.
- Peakall R., Smouse P.E., GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research, *Molecular Ecology Notes*, 2006, No. 6, pp. 288–295.
- Pobedinskii A.V., *Rubki i vosstanovlenie v taezhnykh lesakh SSSR* (Cutting and restoration in the taiga forests of the USSR), Moscow: Lesnaya prom-nost', 1973, 199 p.
- Poluvekovoi opyt lesovosstanovleniya v lentochnykh borakh Kazakhstana i Altaya*, (Half a century of reforestation experience in the belt forests of Kazakhstan and Altay), Alma-Ata: Kainar, 1966, 131 p.
- Raja R.G., Tauer C.G., Wittwer R.F., Huang Y., Regeneration methods affect genetic variation and structure in shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.), *Forest Genetics*, 1998, No. 5, pp. 171–178.
- Rajora O.P., Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce, *Theoretical and Applied Genetics. Genet*, 1999, Vol. 99, pp. 954–961.
- Ratnam W., Rajora Om P., Finkeldey R., Aravanopoulos F., Bouvet J.-M., Vaillancourt R. E., Kanashiro M., Fady B., Tomita M., Vinson Ch., Genetic effects of forest management practices: Global synthesis and perspectives, *Forest Ecology & Management*, 2014, 14 p.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.008>
- Raymond M., Rousset F. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism, *Heredity*, 1995, Vol. 86, pp. 248–249.
- Sannikov S.N., Petrova I.V., Semerikov V.L., Genofenogeograficheskii analiz populyatsii *Pinus sylvestris* L. na transekte ot severnoi do yuzhnoi granitsy areala (Genophenogeographic analysis of *Pinus sylvestris* L. populations on the transect from the northern to the southern border of the area), *Ekologiya*, 2002, No. 2, pp. 97–102.
- Savina L.N., *Taezhnye lesa Severnoi Azii v golotsene* (Taiga forests of North Asia in the Holocene), Novosibirsk: Nauka, 1986, 190 p.
- Savolainen O., Kärkkäinen K., Effect of forest management on gene pools, *New Forests*, 1992, Vol. 6, pp. 372–383.
- Sinitiskikh P., *Kratkii obzor sostoyaniya rynkov prodazh khvoinykh pilomaterialov* (A brief review of coniferous lumber sales markets), *Lesprominform*, 2015, No. 2, pp. 90–91.
- Sochava V.B., *Geograficheskie aspekty sibirskoi taigi* (Geographic aspects of the Siberian taiga), Novosibirsk: Nauka, 1980, 256 p.
- Solodukhin E.D., K tipologii dal'nevostochnykh vyrubok (On the typology of the Far Eastern fellings), *Lesnoi zhurnal, Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii*, 1961, No. 4, pp. 22–23.
- Stepanov N.V., *Sosudistye rasteniya Prieniseiskikh Sayan: floristicheskii i bioresursnyi analiz. Avtoref. diss. d-ra biol. nauk* (Vascular Plants of the Yenisei Sayan Mountains: Floristic and Bioresource Analysis. Extended abstract. of Doctor's Biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: Sibirskii federal'nyi universitet, 2014, 40 p.
- Tarakanov V.V., Dostizheniya i oshibki v oblasti sokhraneniya i ratsional'nogo ispol'zovaniya lesnykh geneticheskikh resursov Sibiri (Achievements and mistakes in the field of conservation and rational use of forest genetic resources of Siberia), *Lesnoe khozyaistvo*, 2009, No. 5, pp. 10–12.
- Tarakanov V.V., Samsonova A.E., Il'ichev Y.N., Vliyanie estestvennykh i antropogennykh faktorov na geneticheskuyu izmenchivost' sosny v Priob'e: sostav terpentinykh masel khvoi (The influence of natural and anthropogenic factors on genetic variability of pine in the Ob river basin: turpentine composition of oils in needles), *Lesovedenie*, 2004, No. 5, pp. 50–57.
- Tikhonova I.V., Semerikov V.L., Semerikova S.A., Dymshakova O.V., Polezhaeva M.A., Ekart A.K., O vyborkakh v issledovaniyakh vnutrividovogo geneticheskogo raznoobraziya khvoinykh (About samples in the research of intraspecific genetic diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2014, No. 4, pp. 99–109.
- Tikhonova I.V., Semerikov V.L., Shishikin A.S., Tarakanov V.V., O neobkhodimosti osobogo rezhima khozyaistvovaniya i okhrany v refugiumnykh (reliktovykh) populyatsiyakh vidov khvoinykh v Sibiri (On the need for a special regime of management and protection in refugium (relict) populations of coniferous species in Siberia), *Lesnoe khozyaistvo*, 2011, No. 3, pp. 41–42.
- Vidyakin A.I., Fenetika, populyatsionnaya struktura i sokhranenie geneticheskogo fonda sosny obyknovЕННОI (*Pinus sylvestris* L.) (Phenetics, population structure and conservation of the gene pool of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2007, No. 2-3, pp. 159–167.
- Wright S., *Evolution and the genetics of populations*, Vol. 4, Variability within and among natural populations, Chicago: University of Chicago, 1978. 590 p.
- Zhivotovskii L.A., *Integratsiya poligennykh sistem v populyatsiyakh* (Integration of polygene systems in populations), Moscow: Nauka, 1984, 183 p.