

На правах рукописи

Гашева Наталья Александровна

**СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ЕЛИ СИБИРСКОЙ,
ОПРЕДЕЛЯЕМАЯ ПО РАДИКАЛЬНЫМ ПРИЗНАКАМ В РАЗНЫХ
ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ СРЕДНЕГО УРАЛА**

Специальность 03.00.16 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Тюмень-2004

Работа выполнена в Институте проблем освоения Севера СО РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук

Попов Петр Петрович

Официальные оппоненты: доктор сельскохозяйственных наук,
профессор

Боме Нина Анатольевна

кандидат биологических наук

Валеева Эльза Ивановна

Ведущая организация: Тюменская лесная опытная станция

Всероссийского научно-исследовательского

института лесоводства и механизации

лесного хозяйства

Защита диссертации состоится «19» марта 2004 г. в 10⁰⁰ на заседании
диссертационного совета Д 212.274.08 при Тюменском Государственном
университете по адресу: 625043, г.Тюмень, ул.Пирогова, 3

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ТюмГУ

Автореферат разослан «12» февраля 2004 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук

С.Н.Гашев

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Средний Урал и прилегающие территории входят в зону гибридизации ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) Продолжающееся потепление климата, начавшееся 200 лет назад, после окончания очередной фазы похолодания (Турков, 1981), создает предпосылки для дальнейшего распространения процесса интрогрессивной гибридизации в восточном направлении. Необходима разработка и внедрение в практику объективных методов мониторинга этого процесса, в частности, по радикальным признакам. Радикальные признаки – это видовые диагностические характеристики, по которым наибольшим образом отличаются близкородственные виды (Вавилов, 1968). В соответствии с традиционным морфологическим критерием считается, что два соседних вида должны отличаться по крайней мере по одному признаку, не дающему трансгрессии (Любищев, 1979). Видовыми диагностическими характеристиками ели европейской и сибирской считаются форма семенной чешуи, длина шишки, длина хвои, масса и размер семян, количество семядолей. Наиболее радикальный признак для различения ели европейской и сибирской - форма наружной части семенной чешуи, по остальным диагностическим признакам наблюдается трансгрессия вариационных рядов популяционных выборок этих двух видов. Радикальные признаки, как правило, не используются для изучения популяционной структуры, т.к. эти характеристики устойчивы и по сути своей должны быть одинаковыми у всех представителей вида в разных условиях (Романовский, 1988). Однако в гибридных зонах (Mayr, 1968; Johansen, 1955; Rand, 1948; Short, 1969; Selander, 1965) изучение особенностей изменчивости радикальных признаков может привести к выяснению эколого-генетической специфики гибридных популяций.

Большинство гибридных зон в умеренной области возникло после отступления ледников и в результате слияния популяций, бывших до этого в изоляции. Е.Г.Бобров (1971) указывает на существование пяти таких гибридных зон для рода *Picea*. Ели европейская (*Picea abies* (L.) Karst.) и сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) образуют в Евразии непрерывный ареал распространения. В

пределах этого ареала имеется ряд переходных популяций, происхождение которых связывают с интрогрессивной гибридизацией двух указанных выше видов елей. Специфика этих популяций выражается в соотношении деревьев с разной формой семенной чешуи. Считается, что ели с «круглой» формой семенной чешуи произрастают в более суровых условиях (в горах Европы, в Сибири); «острочешуйчатые» ели - в более мягком климате западной Европы. Однако на территории, простирающейся от западных границ Восточно-Европейской (Русской) равнины до восточных границ Уральской лесорастительной провинции, распространены популяции с различным соотношением елей с разной формой семенной чешуи, причем кроме особей с «типичной» формой семенной чешуи, наблюдается масса переходных (гибридных) форм (Панин, 1957; Данилов, 1943; Мамаев, 1972; Правдин, 1975; Морозов, 1976). С генэкологической точки зрения важно выяснить, - имеет ли закономерный характер, связанный с адаптацией к тем или иным условиям, соотношение в популяциях особей с разной формой семенной чешуи, или оно случайно (Гашева, 2002 б).

В соответствии с современными представлениями, популяция может иметь определенную иерархию территориальных группировок видового населения. Поэтому мы сочли возможным использовать в работе условное понятие «микрораспространение», которое обозначает достаточно большую группу особей одного вида, обитающую на общей территории, отличающуюся большой степенью взаимодействия и характеризующуюся теми же параметрами признаков, что и исследуемая популяционная выборка.

Цель и задачи исследования. Цель данной работы - определение по основным радикальным признакам в разнообразных эколого-географических условиях Среднего Урала и прилегающих территорий соотношения разных форм елей, выявление дифференциации микрораспространений по этому признаку и установление фенетической дистанции между группами микрораспространений ели, а также выяснение связи этой дифференциации с некоторыми экологическими факторами комплексной природы. Для достижения цели необходимо было решить следующие задачи:

1. Выявить радикальные признаки-полифены среди тринадцати морфометрических параметров женской шишки ели, используя результаты изучения разных форм изменчивости, определения доли генотипической изменчивости в общей фенотипической, исследования склонности этих показателей к модификационной изменчивости, вычисления коэффициента трансгрессии вариационных рядов ели европейской и ели сибирской по каждому из всех используемых признаков;
2. Определить морфогенетическую структуру микропопуляций ели по проценту гибридных особей, применяя метод дискриминантного анализа по комплексу радикальных признаков-полифенов;
3. Выявить уровень сходства разных микропопуляций ели и их дифференциацию, используя фенетическую дистанцию, выраженную расстоянием Махаланобиса.
4. Используя «экспериментальные» популяционные выборки, сопоставить дифференциацию микропопуляций по радикальным признакам с особенностями изменчивости адаптивных диагностических признаков (длиной шишки, массой 1000 семян, отношению ширины семени к его длине, количеством семядолей, длиной хвои) и другими характеристиками (особенностями кариотипа и изменчивостью «параллельных» признаков).
5. Выяснить зависимость морфогенетической структуры микропопуляций от экологических факторов комплексной природы: принадлежности их к определенному лесорастительному округу и разным геоморфологическим зонам (районам), от лесорастительных условий разных типов леса и расположения микропопуляций на разной высоте над уровнем моря.

Новизна исследований. Впервые для исследованного района использован дискриминантный анализ по радикальным признакам-полифенам для описания морфогенетической структуры ели сибирской через процент гибридных особей, а также для определения фенетической дистанции внутри групп микропопуляций, между ними и от географически удаленных «модельных» популяций (Беловежской Пущи, Нижегородской и Иркутской областей). Впервые для обнаружения радикальных признаков-полифенов произведен расчет значения коэффициентов трансгрессии вариационных рядов

«модельных» и исследуемых популяционных выборок в сочетании с изучением склонности к модификационной изменчивости тринадцати показателей женской шишки ели.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования могут быть использованы для проведения биомониторинга; в решении вопросов популяционной структуры ели сибирской в условиях постепенно затухающего генетического влияния ели европейской; реализации Программы генетического улучшения лесов России путем выделения генетических резерватов и использования их для улучшения селекционной основы выращивания еловых насаждений; при разработке теории и фенетики количественных признаков древесных растений.

Положения, выносимые на защиту:

1. Ель сибирская на Среднем Урале и прилегающих территориях представлена популяционной системой, нижний уровень которой составляют микропопуляции, отличающиеся по соотношению гибридных и типичных форм елей. Эти микропопуляции по сходству радикальных признаков и проценту гибридных особей дифференцируются в две основные группы: ели сибирской гибридной и ели сибирской уральской. Группа микропопуляций ели сибирской гибридной состоит из двух близких, но достоверно отличающихся подгрупп. Обобщенное фенотипическое расстояние между подгруппами меньше, чем между основными группами, но больше, чем внутригрупповые расстояния.
2. Группа микропопуляций ели сибирской уральской расположена восточнее западной границы западного склона Уральского хребта; две подгруппы микропопуляций ели сибирской гибридной - западнее указанной линии.
3. Граница между основными группами микропопуляций находится восточнее линии, разделяющей две лесорастительные провинции, и западнее границы смены темнохвойной тайги на светлохвойную, что объясняется неполной зависимостью морфогенетической структуры микропопуляций ели на исследованной территории от лесоклиматических условий и влиянием других факторов: принадлежностью микропопуляций к определенной

геоморфологической зоне и удаленностью от зоны интенсивной интрогрессивной гибридизации.

Публикация результатов исследований и апробация работы. По теме диссертации опубликовано 12 работ (10 статей и 2 тезисов). Результаты исследований были представлены на Международной конференции «Леса Евразии в третьем тысячелетии» (Москва, 2001 г.), на II Международной конференции «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий» (Оренбург, 2002 г.), на научных сессиях Ученого совета ИПОС СО РАН (декабрь 2001, 2002 гг).

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 153 страницах текста; состоит из введения, семи глав, выводов, списка литературы из 218 наименований (в т.ч. 27 на иностранных языках); содержит 15 рисунков и 32 таблицы. Общий объем диссертации 163 страницы.

ГЛАВА 1. ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ЕЛИ СИБИРСКОЙ

Рассматриваются и анализируются отечественные и зарубежные литературные источники по проблемам изучения евразийских елей, истории происхождения рода *Picea* и ареала распространения ели сибирской, условий её произрастания. Особое внимание уделено вопросу отличий ели сибирской и ели европейской. Обозначены видовые диагностические признаки и представлены результаты основных исследований изменчивости этих признаков ели на Урале. Анализируется возможность использования индексов формы семенной чешуи ели в качестве фена.

ГЛАВА 2. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.

В этой главе подробно описываются природные условия исследованной территории, указываются географические координаты и характеристика пунктов сбора проб. Изменчивость шишек ели на этой территории может зависеть от факторов, изменяющихся с изменением географической долготы и широты местности. К факторам, изменяющимся в зависимости от долготы, можно отнести, зависящие от меридионального расположения Уральского хребта, факторы принадлежности к определенной геоморфологической зоне и

определенному лесорастительному округу, а также отдаленность исследованных микропопуляций от зоны интенсивной интрогрессивной гибридизации. В соответствии с общепринятой классификацией (Культиасов, 1982), такие факторы, как высота над уровнем моря и принадлежность к геоморфологической зоне можно считать орографическими комплексными экологическими факторами, тип леса и гибридизация – биотическими. Поскольку среди критериев понятия «тип леса» большое значение имеет характер почв, то этот фактор можно считать и эдафическим. Расчленение территории на лесорастительные округа производится в соответствии с лесоклиматическими условиями, поэтому этот фактор можно считать климатическим комплексным экологическим фактором.

Исследованная территория относится к 6 геоморфологическим зонам и 11 районам (Урал и Приуралье, 1968), 2 лесорастительным провинциям и 7 лесорастительным округам (Курнаев, 1973). В качестве объектов исследования взяты шишки ели из 30 естественных насаждений в разных эколого-географических условиях Среднего Урала и прилегающих территорий: в двух округах на границе лесорастительной провинции востока Русской равнины и Уральской лесорастительной провинции, в пяти округах Уральской лесорастительной провинции (Курнаев, 1973). Для изучения индивидуальной изменчивости елей в микропопуляциях, отбиралось по 1 «типичной» шишке с каждого дерева. Каждая популяционная выборка содержала 100 шишек, часть выборок - по 50-80 штук. Общее количество шишек, использованных для изучения индивидуальной изменчивости составило 2747 штук. Для изучения склонности к модификационной изменчивости и определения силы влияния разных факторов на изменчивость параметров шишки с применением дисперсионного анализа было собрано 2019 шишек из микропопуляций ели в окрестных лесах г.Ныроба, г.Чусового, г.Шали, г.Талица. Данные по модельным популяционным выборкам (Беловежская Пуща, Иркутская область, Нижегородская область) и по Тюменской области, а также высокогорные сборы с Косьвинского Камня предоставлены научным руководителем д.б.н. П.П.Поповым в виде исходных промеров проекций чешуй. Сбор и обработку материала проводили по методике П.П.Попова (1999 г). Результаты измерений

занося в базу данных электронной таблицы компьютерной программы EXCELL, возможности которой использовали для автоматизированного пересчета индексов. В этом же пакете составлена программа для расчета коэффициента трансгрессии (Лакин, 1990). Дискриминантный и кластерный анализы выполнены с помощью программы STATISTICA-5.0 для IBM PC; расчет основных статистических характеристик, корреляционный и дисперсионный анализ - с использованием пакета STADIA (Кулаичев, 1999).

Адаптивные диагностические признаки (длина шишки и хвои, масса и размер семян, количество семядолей) были изучены по 188 деревьям микропопуляций Добрянки (N=41), Нязепетровска (N=47), Ревды (N=41), Карпинска (N=60). Исследования кариотипа ели сибирской из семи микропопуляций (Добрянка, Арти, Гари, Туринск, Талица, Шаля, Кузино) проводили по стандартной методике (Правдин, Будорагин, Круклис, Шершукова, 1972) в клетках кончиков корешков проростков семян.

ГЛАВА 3. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАМЕТРОВ ЖЕНСКОЙ ШИШКИ ЕЛИ СИБИРСКОЙ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЯХ

В этой главе представлены средние значения, средние квадратические отклонения, коэффициенты вариации и коэффициенты корреляции 13 параметров женской шишки ели из 30 географических пунктов Среднего Урала и прилегающих территорий: длины шишки (L), высоты семенной чешуи (H), размеры семенной чешуи в самой широкой части (D), расстояние от конца наружной части семенной чешуи до линии расположения самой широкой части чешуи (h), размеры чешуи на расстоянии 0,1 D от конца наружной части семенной чешуи (d), индексов D/L , H/L , $C_n=d/D$, $C_p=h/D$, $C_f=d/h$, d/H , D/H , h/H (Гашева, Попов, 2001). Эти данные сопоставлены с характеристиками шишек типичной ели сибирской из Иркутской области - даны значения критерия достоверности различий между средними значениями 13 исследованных параметров типичной ели сибирской и изучаемыми образцами. В пределах исследованной территории межпопуляционная изменчивость средних значений индекса C_f низкая, а всех остальных показателей - очень низкая (по шкале

Мамаева, 1972) и характеризуется следующими значениями межпопуляционного коэффициента вариации по каждому из признаков: Cf – 9,0%; d – 7,3%; h – 7,0%; d/H – 6,3%; L – 6,0%; Cn – 5,4%; D – 4,7%; D/L – 4,7%; H/L – 4,6%; H – 4,5%; Cp – 4,3%; h/H – 4,1%; D/H – 2,6%. Такие значения подтверждают незначительность различий микропопуляций по этим признакам. В виде дендрограммы, по результатам кластерного анализа представлена дифференциация микропопуляций по комплексу всех исследованных фенотипических признаков женской шишки ели на исследованной территории.

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ИЗМЕНЧИВОСТИ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЖЕНСКОЙ ШИШКИ ЕЛИ СИБИРСКОЙ

В этой главе, состоящей из пяти подглав, приводятся результаты анализа изменчивости 13 морфометрических параметров женской шишки ели.

Таблица 1

Результаты непараметрического дисперсионного анализа влияния условий года на изменчивость радикальных признаков ели (Таблица 1999, 2000, 2001 гг)

| | Значения критерия Крускал – Уоллиса и значимость p | | | | | | | | | |
|-----|----------------------------------------------------|--------------|----------------|---------------|----------------|----------------|----------------|----------------|---------------|----------------|
| | Дер. 1 | Дер. 2 | Дер. 3 | Дер. 4 | Дер. 5 | Дер. 6 | Дер. 7 | Дер. 8 | Дер. 9 | Дер. 10 |
| L | 6,6* 0,040 | 0,5 0,800 | 8,3* 0,020 | 4,03 0,130 | 6,9* 0,030 | 1,9 0,390 | 1,2 0,540 | 9,9* 0,010 | 0,5 0,490 | 8,4* 0,020 |
| H | 9,0* 0,011 | 0,5 0,800 | 12,5* 0,002 | 7,4* 0,030 | 4,0 0,140 | 2,0 0,360 | 12,6* 0,002 | 9,5* 0,009 | 1,5 0,220 | 10,9* 0,004 |
| h | 21,1* 0,000 | 1,5 0,500 | 2,3 0,300 | 2,8 0,252 | 1,3 0,532 | 5,6 0,062 | 2,1 0,347 | 0,9 0,651 | 0,6 0,425 | 10,6* 0,005 |
| D | 17,7* 0,000 | 1,5 0,460 | 6,9* 0,030 | 6,3* 0,040 | 1,2 0,559 | 9,3* 0,009 | 5,4 0,066 | 2,4 0,309 | 2,1 0,148 | 9,2* 0,010 |
| d | 19,7* 0,000 | 4,9 0,090 | 3,3 0,200 | 2,0 0,370 | 0,2 0,889 | 11,4* 0,003 | 5,4 0,180 | 3,5 0,176 | 2,8 0,095 | 9,4* 0,009 |
| Cn | 1,6 0,500 | 1,1 0,600 | 2,4 0,300 | 2,9 0,229 | 0,5 0,787 | 3,5 0,176 | 1,1 0,566 | 3,1 0,211 | 0,03 0,853 | 3,4 0,180 |
| Cp | 3,7 0,100 | 2,0 0,370 | 0,4 0,820 | 0,8 0,684 | 1,6 0,457 | 0,4 0,809 | 2,4 0,301 | 0,1 0,944 | 0,01 0,926 | 1,1 0,582 |
| Cf | 1,7 0,400 | 3,0 0,200 | 0,1 0,930 | 1,2 0,542 | 2,2 0,327 | 2,5 0,291 | 2,7 0,255 | 0,8 0,675 | 0,4 0,532 | 3,2 0,198 |
| D/H | 2,6 0,260 | 1,2 0,500 | 1,6 0,400 | 7,4* 0,024 | 7,5* 0,023 | 5,7 0,058 | 3,4 0,185 | 12,4* 0,002 | 0,7 0,392 | 3,1 0,218 |
| h/H | 6,0* 0,050 | 0,2 0,900 | 5,8 0,06 | 6,1* 0,05 | 6,5* 0,038 | 4,6 0,103 | 1,9 0,378 | 6,8* 0,034 | 0,1 0,712 | 3,3 0,174 |
| d/H | 1,1 0,600 | 0,6 0,700 | 4,1 0,130 | 7,0* 0,031 | 4,5 0,107 | 6,8* 0,033 | 0,6 0,740 | 9,8* 0,008 | 0,7 0,393 | 1,5 0,483 |
| H/L | 5,4* 0,050 | 0,2 0,900 | 1,7 0,430 | 0,5 0,776 | 1,4 0,492 | 1,3 0,511 | 2,9 0,229 | 1,3 0,518 | 0,2 0,661 | 2,7 0,262 |
| D/L | 5,6 0,060 | 0,3 0,900 | 4,8 0,090 | 0,2 0,889 | 12,3* 0,002 | 5,0 0,081 | 4,3 0,117 | 10,3* 0,006 | 1,6 0,204 | 0,2 0,923 |

Примечание: звездочкой отмечены показатели, достоверные на 5% уровне значимости, число степеней свободы: $k_1=2$, $k_2=42$

Изучена межвидовая, внутривидовая, внутрипопуляционная, внутрикронная изменчивость этих показателей и ее особенности в разных экологических условиях, в разном возрасте, в угнетенном и нормальном состояниях, в разные годы (табл.1) формирования шишки (Гашева, 2002 а; Гашева, 2003 б; Гашева, Муканова, 2003). Рассчитан коэффициент трансгрессии вариационных рядов каждого из 13 исследованных показателей шишки ели европейской из Беловежской Пуши и ели сибирской из Витимского заповедника Иркутской области, а также гибридных форм ели. Проведен анализ взаимной корреляции всех показателей. Используя однофакторный дисперсионный анализ, данные по внутрикронной и внутрипопуляционной изменчивости, вычислили коэффициент наследуемости каждого из признаков. На основе проведенных исследований сделан вывод о возможности использования морфометрических параметров женской шишки ели в качестве радикальных признаков-полифенов. Вариационные ряды показателей C_n , C_p , C_f , d/H , h , H , L можно считать нетрансгрессирующими на межвидовом уровне (табл.2). Индексы C_n , C_p , C_f модификационно стабильны, т.к. их средние значения не изменяются в зависимости от условий года формирования шишки, возраста деревьев и в угнетенном состоянии; показатель наследуемости этих индексов высок и стабилен в разных эколого-географических условиях. Поэтому индексы C_n , C_p , C_f являются радикальными признаками и фенами (полифенами) межвидового масштаба. Эти показатели можно использовать для изучения морфогенетической структуры популяций ели в зоне интрогрессивной гибридизации.

Таблица 2

Коэффициенты трансгрессии (Т,%) (в числителе) и t-критерий Стьюдента достоверности различий (в знаменателе) вариационных рядов параметров шишек европейской и сибирской елей

| Показатели | Т / tф Беловеж. Пуца - Иркутск | Т / tф Беловеж. Пуца - Шаранга | Т / tф Беловеж. Пуца - Пермь | Т / tф Пермь- Иркутск | Т / tф Пермь- Шаранга |
|------------|--------------------------------------|--------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| L | 8 / 32 | 62 / 18 | 26 / 26 | 97 / 8 | 93 / 6 |
| C_n | 0 / 58 | 74 / 16 | 27 / 26 | 71 / 16 | 92 / 11 |
| C_p | 9 / 32 | 56 / 21 | 49 / 23 | 84 / 13 | 99 / 2 |
| C_f | 0 / 52 | 60 / 20 | 32 / 26 | 69 / 17 | 96 / 8 |

| | | | | | |
|-----|---------|---------|---------|----------|----------|
| D/H | 50 / 21 | 81 / 15 | 73 / 17 | 99 / 3 | 99 / 4 |
| h/H | 31 / 25 | 80 / 15 | 87 / 13 | 91 / 11 | 100 / 1* |
| D | 23 / 27 | 88 / 12 | 59 / 20 | 93 / 11 | 95 / 7 |
| H | 2 / 44 | 31 / 26 | 5 / 33 | 89 / 11 | 82 / 9 |
| D | 26 / 26 | 94 / 9 | 81 / 15 | 94 / 7 | 98 / 6 |
| H | 0 / 47 | 14 / 30 | 1 / 36 | 47 / 20 | 96 / 8 |
| H/L | 83 / 14 | 98 / 7 | 97 / 8 | 100 / 1* | 100 / 1* |
| D/L | 73 / 17 | 99 / 4 | 94 / 7 | 100 / 1* | 98 / 2 |
| D/H | 0 / 134 | 64 / 19 | 35 / 26 | 84 / 15 | 91 / 10 |

Примечание: звездочкой отмечены недостоверные отличия; при $k > 120$ значение $t = 1,96$ ($p = 0,05$)

Таблица 3

Наследуемость (h^2) параметров женской шишки ели сибирской

| Показатели | Ныроб | | Чембакчино | |
|------------|-----------|-------|------------|-------|
| | $H^2, \%$ | F_f | $h^2, \%$ | F_f |
| L | 71 | 49 | 44 | 15 |
| H | 76 | 62 | 42 | 14 |
| h | 53 | 22 | 61 | 30 |
| D | 75 | 61 | 57 | 26 |
| d | 68 | 42 | 60 | 29 |
| Cn | 57 | 26 | 63 | 34 |
| Cr | 50 | 20 | 50 | 14 |
| Cf | 61 | 31 | 57 | 26 |
| d/H | 70 | 46 | 67 | 37 |
| D/H | 71 | 49 | 60 | 23 |
| h/H | 42 | 14 | 35 | 11 |
| H/L | 65 | 37 | 28 | 7 |
| D/L | 79 | 75 | 47 | 17 |

Примечание: F_ϕ - критерий Фишера; $k_1=17, k_2=353$; $k_1=24, k_2=472$ - количество степеней свободы популяционных выборок из Ныроба и Чембакчино

Показатель наследуемости (h^2) (табл. 3) индексов D/H, h/H, D/L, H/L имеет значение от 30 до 70%, следовательно их условно можно считать параллельными. Между парами Cn-Cf и Cr-Cf существует высокий уровень внутривидовой корреляции, поэтому в дискриминантном анализе рекомендуется использовать только индексы Cn и Cr.

ГЛАВА 5. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МИКРОПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ ПО ПРОЦЕНТУ ГИБРИДНЫХ ОСОБЕЙ И УРОВНЮ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИСТАНЦИИ

5.1. Морфогенетическая структура микропопуляций ели на Среднем Урале, определяемая по проценту гибридных особей

Индексы формы семенной чешуи (Cn, Cr) являются фенами межвидового уровня, поэтому структура популяции по этим признакам практически соответствует морфогенетической структуре. Используя дискриминантный

анализ по радикальным признакам-полифенам и «модельные» популяционные выборки, представляющие «типичные» европейскую, сибирскую и гибридные популяции елей, можно каждую особь исследуемой популяционной выборки отнести к гибридной или «типичной» ели (Гашева, 2001 а; 2001 б). Определив с помощью дискриминантного анализа количество гибридных особей в микропопуляции, можно охарактеризовать её структуру через процент гибридных особей. Модельными объектами для проведения дискриминантного анализа были выбраны четыре популяционные выборки ели из: а) Беловежской Пущи - в качестве модели популяции «типичной» ели европейской; б) окрестностей п.Шаранга (Нижегородской обл.) – ели европейской гибридной; в) окрестностей г.Перми - ели сибирской гибридной; г) Витимского заповедника (Иркутской области) - «типичной» ели сибирской (Правдин, 1975; Морозов, 1976; Попов, 1999 б). Используя программу STATISTICA, мы получили данные, подтвердившие возможность использования индексов S_p и S_r для различения «гибридных» и типичных «сибирских» форм ели: значение лямбды Уилкса 0,09 свидетельствует о хорошей дискриминации; $p < 0,000$. Квадраты расстояния Махаланобиса (D^2) между популяционными выборками модельных популяций следующие: ель европейская - ель сибирская 48,2; ель европейская – ель сибирская гибридная 22,2; ель европейская гибридная – ель сибирская 17,2; ель европейская – ель европейская гибридная 13,9; ель сибирская гибридная – ель сибирская 5,7; ель европейская гибридная – ель сибирская гибридная 3,4.

Таблица 4

Количество и состав гибридов в микропопуляциях уральской ели

| Географические пункты | Процент гибридов ели (европейская гибридная + сибирская гибридная) | Географические пункты | Процент гибридов ели (европейская гибридная + сибирская гибридная) |
|-------------------------|--------------------------------------------------------------------|-------------------------|--------------------------------------------------------------------|
| Ель сибирская гибридная | | Ель сибирская уральская | |
| Усть-Кишерть | 87 (30+57) | Гремячинск | 45 (2+43) |
| Пермь | 84 (20+64) | Шалья | 44 (7+37) |
| Уинское | 81 (15+66) | Ревда | 43 (4+39) |
| Катав-Ивановск | 73 (23+50) | Карпинск | 43 (2+41) |
| Добрянка | 72 (25+47) | Дружинино | 42 (5+37) |
| Арибашево | 70 (17+53) | Висим | 40 (5+35) |
| Кузино | 70 (10+60) | Теплая Гора | 39 (6+33) |
| Березники | 67 (16+51) | Екатеринбург | 37 (7+30) |
| Комариха | 67 (14+53) | Красновишерск | 36 (2+34) |
| Аскино | 67 (10+57) | Талица | 36 (1+35) |
| Щучье Озеро | 65 (17+48) | Тугулым | 36 (2+34) |

| | | | |
|--------------|-------------|----------------|----|
| Красный Ключ | 64 (11+53) | Междуреченский | 31 |
| Чердынь | 59 (13 +46) | | |
| Аша | 62 (11+51) | | |
| Нязепетровск | 59 (16+43) | | |
| Чусовой | 56 (12+44) | | |
| Нырб | 55 (8+47) | | |
| Ключевая | 50 (14+36) | | |

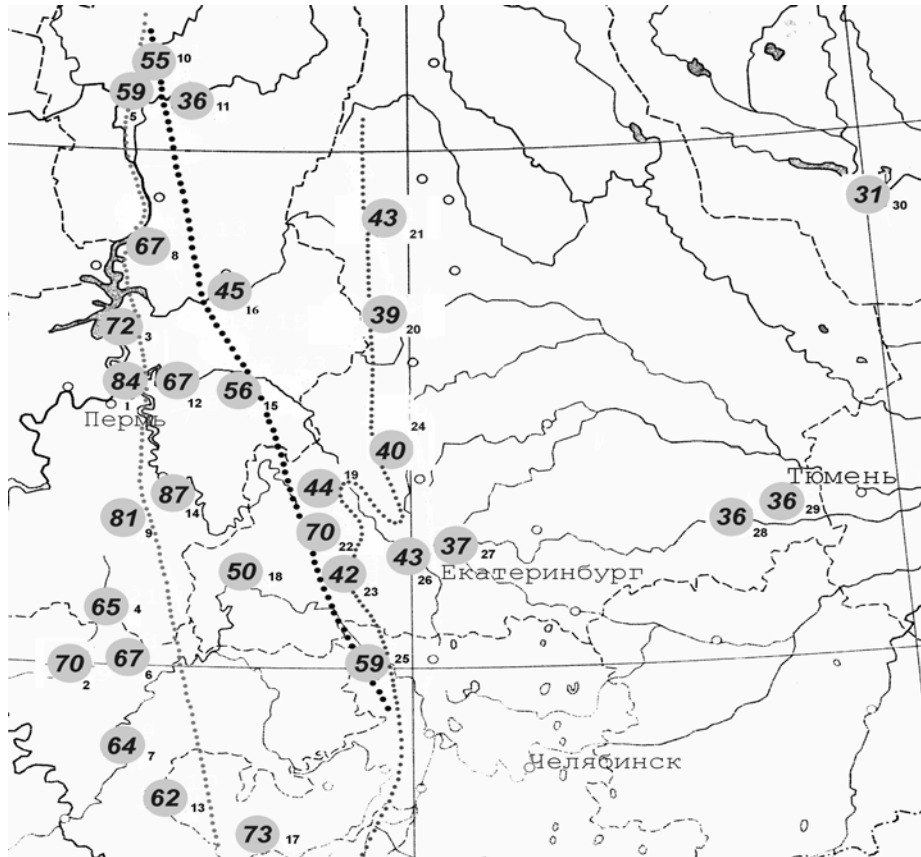


Рис.1. Процент гибридных особей в микропопуляциях (в кружках). Пунктирная линия в центре – граница основных групп микропопуляций; линия слева – граница двух лесорастительных провинций (по С.Ф.Курнаеву, 1973); линия справа – граница коренной смены темнохвойных лесов на светлохвойные (по К.Н.Игошиной, 1964).

Популяция ели Беловежской Пуши содержит 86% деревьев типичной ели европейской, остальные особи (14%) - гибридная ель с преобладанием признаков ели европейской (ель европейская гибридная). В районе п.Шаранги 80% елей – это ель европейская гибридная, 14% - гибридная ель с преобладанием признаков ели сибирской (е. сибирская гибридная), 4% - типичная ель европейская и 2% - типичной ели сибирской. В окрестностях г.Перми типичной ели европейской

нет, ели европейской гибридной – 20%, ели сибирской гибридной 64%, типичной ели сибирской – 16%.

Исследование с помощью дискриминантного анализа популяционных выборок ели изучаемого региона, показало, что определенная доля гибридов имеется во всех исследованных уральских микропопуляциях (табл. 4, рис.1). Микропопуляции ели сибирской, идентифицируемые в процессе дискриминантного анализа как ель сибирская (Красновишерск, Гремячинск, Карпинск, Теплая Гора, Висим, Шаля, Екатеринбург, Ревда, Дружинино, Тугулым, Талица, Междуреченский), имеют 30-40% гибридных особей; в этой группе доля гибридов с преобладанием признаков ели европейской не превышает 7%. Остальные микропопуляции в процессе дискриминантного анализа определены как ель сибирская гибридная и содержат более 50% гибридов, в том числе и более значительный процент особей с преобладанием признаков ели европейской (до 30%).

5.2. Дифференциация микропопуляций, определяемая по обобщенным фенотипическим расстояниям

Представленная дифференциация микропопуляций на две группы выявлена по расстоянию Махаланобиса в процессе дискриминантного анализа. Такая группировка соответствует результатам кластерного анализа с использованием Евклидова расстояния и средних значений индексов C_n и C_p (рис.2). Внутри каждого большого кластера наблюдаются подкластеры, которые соответствуют популяционным выборкам, имеющим определенное значение и расстояния Махаланобиса. Подгруппа Перми, Добрянки, Уинского, Усть-Кишерти, Березников, Комарихи, Арибашево, Щучьего Озера, Катав-Ивановска характеризуется расстоянием Махаланобиса (от популяционной выборки типичной ели сибирской из Иркутской области) в пределах $D^2=3,2-5,8$ (табл. 5). Процент гибридных особей в этой подгруппе 67-87%, а доля гибридных особей с преобладанием признаков ели европейской - от 14 до 30%. В другой подгруппе ели сибирской гибридной меньше общий процент гибридных особей или меньше доля гибридных елей с преобладанием признаков ели европейской. – Подгруппа елей из Аскино, Красного Ключа, Чусового, Аши, Кузино,

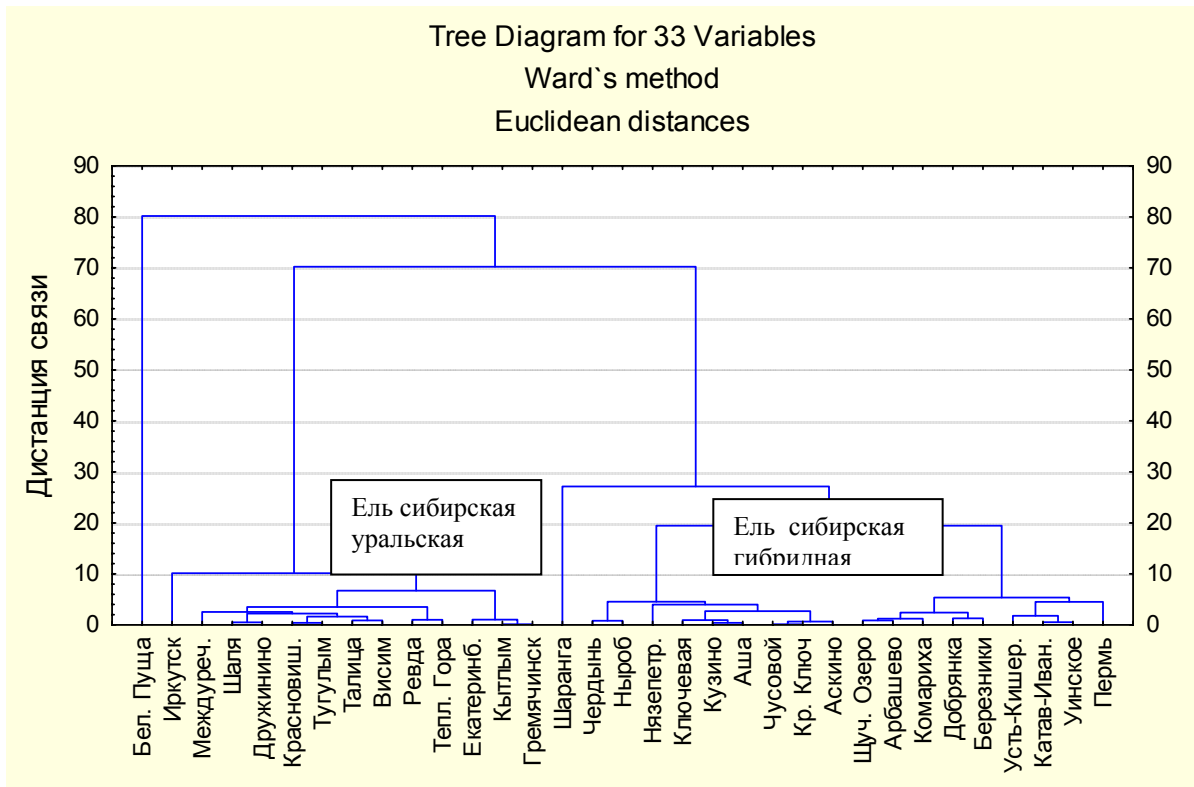
Ключевой, Ныроба, Чердыни, Нязепетровска характеризуется расстояниями Махаланобиса (также от типичной ели сибирской) в пределах $D^2=1,8-2,9$. Процент гибридных особей в микропопуляциях этой подгруппы 50-70%, из них от 8 до 13% - елей европейских гибридных. Некоторые различия можно наблюдать и внутри группы ели сибирской: расстояние Махаланобиса этих микропопуляций более 1 (Теплая Гора, Висим, Ревда, Дружинино, Шаля) и менее 1 (Гремячинск, Карпинск, Екатеринбург, Талица, Тугулым, Красновишерск, Междуреченский). Однако последние две подгруппы не соответствуют результатам кластерного анализа (рис.2).

Таблица 5

Расстояние Махаланобиса (D^2) между популяционными выборками и модельными популяциями по комплексу радикальных признаков

| Исследуемые Микропопуляции | Модельные популяции | | | |
|----------------------------|---------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------|
| | Иркутская обл. Ель сибирская | Окрестности г.Перми. Ель сибирская гибридная | Нижегородская обл. Ель европейская гибридная | Беловежская Пуца Ель европейская |
| Пермь | 5,17 | 0,02 | 3,90 | 22,39 |
| Арибашево | 3,74 | 0,24 | 4,86 | 26,74 |
| Добрянка | 4,38 | 0,10 | 3,89 | 24,93 |
| Щучье Озеро | 3,17 | 0,36 | 5,61 | 27,75 |
| Чердынь | 2,22 | 0,78 | 4,26 | 29,95 |
| Аскино | 2,67 | 0,54 | 6,41 | 28,82 |
| Красный Ключ | 2,63 | 0,60 | 6,30 | 29,67 |
| Березники | 4,00 | 0,23 | 5,14 | 25,11 |
| Уинское | 4,40 | 0,3 | 4,13 | 26,71 |
| Ныроб | 1,75 | 1,10 | 8,04 | 31,93 |
| Красновишерск | 0,73 | 2,42 | 10,73 | 38,27 |
| Комариха | 3,77 | 0,18 | 4,97 | 25,90 |
| Аша | 2,88 | 0,58 | 6,78 | 27,28 |
| Усть-Кишерть | 5,79 | 0,22 | 2,97 | 24,07 |
| Чусовой | 2,63 | 0,60 | 6,30 | 29,67 |
| Гремячинск | 0,76 | 2,27 | 10,92 | 36,55 |
| Катав-Ивановск | 5,05 | 0,17 | 3,54 | 24,90 |
| Ключевая | 2,66 | 0,71 | 6,25 | 30,56 |
| Шаля | 1,10 | 2,03 | 9,72 | 37,00 |
| Теплая Гора | 1,40 | 1,71 | 8,78 | 35,79 |
| Карпинск | 0,76 | 2,27 | 10,92 | 36,55 |
| Кузино | 2,85 | 1,10 | 6,29 | 32,52 |
| Дружинино | 1,12 | 2,21 | 9,73 | 37,09 |
| Висим | 1,10 | 1,91 | 9,77 | 37,96 |
| Нязепетровск | 2,85 | 1,10 | 6,29 | 32,52 |
| Ревда | 1,35 | 1,57 | 8,8 | 34,86 |
| Екатеринбург | 0,86 | 2,28 | 11,09 | 35,77 |
| Талица | 0,72 | 2,32 | 10,80 | 37,38 |
| Тугулым | 0,79 | 2,57 | 10,71 | 39,21 |
| Междуреченский | 0,90 | 2,77 | 10,75 | 40,20 |

Каждой из выделенных подгрупп дано условное название: 1) гибридная переходная - ель сибирская гибридная, переходная от ели европейской



гибридной, более близка к типичной ели европейской гибридной из Шаранги, Нижегородской обл.); 2) гибридная - вторая подгруппа ели сибирской гибридной; 3) уральская переходная – ель сибирская уральская, переходная от ели сибирской гибридной; 4) уральская – вторая подгруппа ели сибирской уральской.

Рис. 2. Дендрограмма, построенная по результатам кластерного анализа средних значений радикальных признаков-полифенов (C_n , C_p) уральских микропопуляций и модельных популяционных выборок.

Однако, кластерный анализ по методу К-средних (Боровиков, 1998) показывает, что в случае группировки в четыре кластера, один из них не отличается от других по значениям C_p . При разделении на три кластера, все группы хорошо различаются по средним значениям C_n и C_p . Результаты классификации на три группы по методу К-средних совпадают с кластеризацией по дендрограмме и с результатами дискриминантного анализа.

Дискриминантный анализ, проведенный по индексам C_n и C_p между парами популяционных выборок внутри каждой из четырех групп, выявил, что

внутригрупповое расстояние Махаланобиса (D^2) варьирует в пределах от 0 ($p > 0,05$) до 0,16 ($p < 0,05$). Межгрупповой попарный дискриминантный анализ показал, что расстояние Махаланобиса между «восточными» подгруппами микропопуляций (ели уральской переходной и ели уральской) соответствует внутригрупповому уровню: $D^2=0,1$ ($p=0,04$). Наибольшее расстояние Махаланобиса, как и следовало ожидать, оказалось между группами ели гибридной переходной и ели уральской: $D^2=1,3$ ($p=0$); такое же примерно значение $D^2=1,2$ ($p=0$) обнаружено между группами ели гибридной переходной и ели уральской переходной. Небольшие значения $D^2=0,3$ ($p=0$) наблюдались между подгруппами ели гибридной переходной и ели гибридной, однако эта фенетическая дистанция больше, чем между подгруппами ели уральской переходной и ели уральской и превышает внутригрупповой уровень. Расстояние Махаланобиса между елью уральской и елью гибридной составляет $D^2=0,6$ ($p=0$), а между последней и елью уральской переходной $D^2 = 0,5$ ($p=0$). Исходя из этих значений фенетической дистанции, можно предположить, что различия между выделенными группами микропопуляций носят внутривидовый характер, а микропопуляции Красновишерска, Гремячинска, Карпинска, Екатеринбургa, Талицы, Тугулыма, Междуреченского, Теплой Горы, Шали, Дружинино, Висима и Ревды следует объединить в единую группу елей сибирских уральских, которые, практически, не отличаются по радикальным признакам.

Таблица 6

Расстояние Махаланобиса (D^2), полученное при попарном дискриминантном анализе радикальных признаков «модельных» популяционных выборок ели и дифференцированных групп микропопуляций

| Группы микропопуляций | Ель гибридная переходная | Ель гибридная | Ель уральская переходная | Ель уральская |
|-----------------------------------------------------------|--------------------------|---------------|--------------------------|---------------|
| Ель европейская гибридная (Нижегородская обл., п.Шаранга) | 2,74 | 4,60 | 6,87 | 8,60 |
| Типичная ель сибирская, Иркутская обл. | 3,50 | 2,90 | 0,97 | 0,71 |

Примечание: во всех случаях $p=0$, значение расстояния Махаланобиса достоверно

Попарный дискриминантный анализ дифференцированных групп микропопуляций и «модельных» популяционных выборок (табл. 6) показал, что расстояние Махаланобиса между каждой из четырех подгрупп и популяционной выборкой ели европейской гибридной из п.Шаранга во всех случаях больше, чем фенетическая дистанция между подгруппами и группами. От «типичной» ели сибирской обе «восточные» подгруппы имеют меньшее расстояние Махаланобиса, чем от группы микропопуляций, представляющих ель сибирскую гибридную. Последнее подтверждает большую близость по радикальным признакам ели сибирской уральской к отдаленной популяции типичной ели сибирской из Иркутской области, чем к соседней ели сибирской гибридной.

ГЛАВА 6. ХАРАКТЕРИСТИКА ДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫХ ГРУПП МИКРОПОПУЛЯЦИЙ

6.1. Кариотип

Исследованы особенности кариотипа обнаруженных групп микропопуляций (Гашева, 2003 а). Популяционная выборка ели сибирской из окрестностей г.Добрянки представляла группу микропопуляций условно названную гибридной переходной. Популяционная выборка из Кузино и Арти представляла ель гибридную. Ель сибирская из Шали – уральскую переходную. Популяционная выборка из Талицы, Гарей, Туринска – ель уральскую.

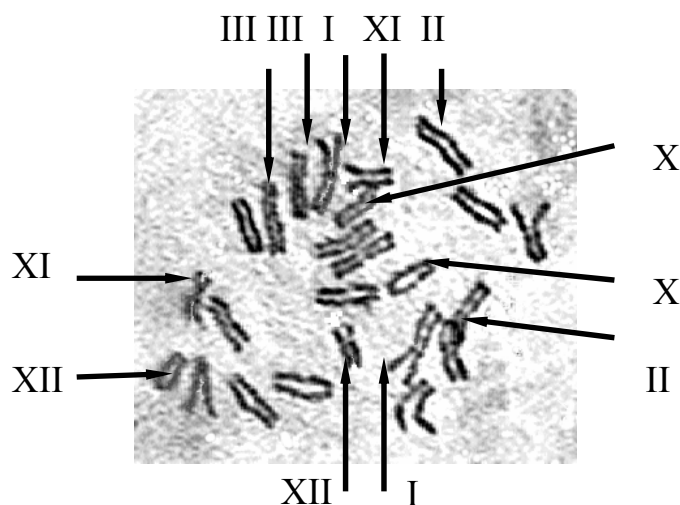


Рис.3. Кариотип ели сибирской (Талица). Римскими цифрами указан номер пары хромосом

Исследованные семь микропопуляций ели не отличаются по числу и форме хромосом. Кариотип содержит 24 хромосомы, имеет 8-9 пар метацентриков и 3-4 пары субметацентриков. У ели сибирской на Среднем Урале хорошо идентифицируются первые две и последние две пары хромосом. Ели с разной формой семенной чешуи имеют одинаковый кариотип. В отличие от типичной ели сибирской, среднеуральская популяция ели не имеет добавочных В-хромосом (рис.3).

6.2. Длина шишки

По разнице в длине шишки обнаружены только две группы микропопуляций со средними значениями около 66 мм и 74 мм. Состав этих групп практически совпадает с дифференциацией микропопуляций по комплексу 13 морфометрических признаков (глава 3), отличаясь только по некоторым микропопуляциям (Гашева, 2003 г). Дисперсионный и корреляционный анализы показали, что такая дифференциация объясняется влиянием множества факторов: генетическими особенностями елей, типом леса, высотой над уровнем моря, принадлежностью к разным геоморфологическим зонам и лесорастительным округам и другими факторами, изменяющимися с изменением долготы и широты местности. Во всех этих случаях значение силы влияния фактора достоверно и колеблется от 19 до 47% (Гашева, 2003 г).

6.3. Комплекс адаптивных диагностических признаков. Сравнительный анализ особенностей изменчивости радикальных, параллельных и адаптивных диагностических признаков экспериментальных микропопуляций

Адаптивные диагностические признаки («длина хвои», «количество семядолей», «масса 1000 семян», «размер семян») имеют меньшее значение для различения двух видов ели, чем форма семенной чешуи, т.к. эти показатели модификационно изменчивы.

Для характеристики выделенных групп микропопуляций по адаптивным диагностическим признакам обработан материал, характеризующий по комплексу этих признаков каждое дерево из популяционных выборок, представляющих группы микропопуляций: 1) гибридной переходной -

Добрянка, (N=41); 2) гибридной - Нязепетровск, (N=47); 3) уральской переходной - Ревда, (N=40); 4) уральской - Карпинск, (N=60) (Гашева, 2003 в).

Экспериментальные популяционные выборки (Добрянка, Нязепетровск, Ревда, Карпинск) отличаются друг от друга по одним признакам и не отличаются по другим. Однако пары популяционных выборок Нязепетровск-Добрянка, Нязепетровск-Карпинск, Добрянка-Карпинск (представляющие различия между подгруппами елей гибридной переходной, гибридной и группой ели сибирской уральской) отличаются по большинству исследованных параметров. Адаптивные диагностические признаки: длина шишки, масса 1000 семян, длина хвои и индекс h/H имеют сходный с радикальными признаками уровень внутривнутрипопуляционной изменчивости ($CV=13-20\%$). Экспериментальные микропопуляции, представляющие «крайние» подгруппы микропопуляций (ель уральскую и ель гибридную переходную), достоверно отличаются только по количеству семядолей, отношению ширины семени к его длине, а также индексам C_n , C_p , D/H , D/L . В целом экспериментальные популяционные выборки показывают различные особенности изменчивости по разным признакам, поэтому для оценки сходства и различий этих микропопуляций по множеству признаков следует применять интегральные методы. В качестве таковых были использованы дисперсионный и дискриминантный методы анализа (все адаптивные признаки можно применять в дискриминантном анализе, поскольку корреляция между ними не превышает среднего уровня).

Дисперсионный анализ показал, что сила влияния фактора принадлежности к различным группам микропопуляций имеет примерно одинаковое значение по следующим признакам: количество семядолей, масса 1000 семян, длина шишки ($\eta^2 = 8-15\%$). По остальным адаптивным признакам показатель силы влияния имеет очень низкое значение.

Дискриминантный анализ по комплексу адаптивных диагностических, параллельных и радикальных признаков, когда «модельными» микропопуляциями являются популяционные выборки Добрянки, Нязепетровска, Ревды, Карпинска, показал, что в этом случае дискриминация по признакам D/H , h/H , C_p , L_h не достигает необходимого уровня значимости ($p>0,05$), поэтому анализ идет по C_n ($p=0$), количеству семядолей ($p=0$), массе

1000 семян ($p=0,0001$), отношению ширины семени к его длине ($0,0001$), длине хвои ($p=0,03$). При этом значение лямбды Уилкса равно $0,369$ approx. $F(27, 514)=7,757$ $p=0$. В результате дискриминантного анализа по комплексу адаптивных, радикальных и параллельных признаков выяснилось, что расстояния Махаланобиса между популяционными выборками, представляющими 4 группы микропопуляций, достоверны во всех случаях ($p \ll 0,05$). Максимальные значения расстояния Махаланобиса между экспериментальными популяционными выборками характерны для микропопуляций Нязепетровск-Карпинск ($D^2=5,0$), Добрянка-Карпинск ($D^2=3,5$), Добрянка-Нязепетровск ($D^2= 3,7$) как в случае совместного использования в дискриминантном анализе всех признаков, так и отдельно только радикальных. Наименьшие значения расстояния Махаланобиса между экспериментальными микропопуляциями наблюдаются при использовании параллельных признаков, наибольшие – при дискриминации по адаптивным диагностическим признакам.

ГЛАВА 7. ВЛИЯНИЕ КОМПЛЕКСНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА МОРФОГЕНЕТИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ МИКРОПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ

Разнообразие структуры популяций ели сибирской, определяемое по радикальным признакам-полифенам межвидового масштаба, на исследованной территории может зависеть от факторов, перечисленных в главе 2. На Среднем Урале и прилегающих территориях не обнаружено зависимости морфогенетической структуры микропопуляций от типа леса; незначительную силу влияния (10-20%) имеют факторы, изменяющиеся с изменением высоты над уровнем моря и географической широты местности. Долготные факторы, наоборот, оказывают значительное влияние на структуру микропопуляций ели сибирской, определяемую по проценту гибридных особей ($\eta^2=50,0$; $F=6$; $p=0,002$; $k_1=4$ $k_2=25$). Фактор принадлежности к разным геоморфологическим зонам имеет наибольшую силу влияния ($\eta^2=73,0$; $F=11$; $p=0$; $k_1=6$ $k_2=20$). Однако, не наблюдается полного совпадения принадлежности определенной группы микропопуляций к одной геоморфологической зоне. Значительную силу влияния показывает фактор принадлежности к разным лесорастительным

округам ($\eta^2=55$; $F=4,5$; $p=0,004$; $K_1=6$ $K_2=22$), но лесорастительные условия соседних микропопуляций, относящихся к разным лесорастительным провинциям, лишь на 24 % ($F=5,6$; $p=0$; $K_1=2$ $K_2=22$) определяют морфогенетическую структуру популяции.

Лесорастительный округ южной тайги восточного склона Среднего Урала, его седловины и западного склона высокогорной части Южного Урала имеет значительную протяженность с запада на восток, что было использовано для выявления роли меридиональных факторов, связанных с различием лесоклиматических условий разных округов, и меридиональных факторов, связанных с удаленностью от зоны интенсивной интрогрессивной гибридизации. Был проведен корреляционный анализ по определению зависимости доли гибридных особей в популяционных выборках от географического положения микропопуляций по долготе на фоне сходных лесорастительных условий. Всего было исследовано двенадцать популяционных выборок: Теплая Гора, Кузино, Дружинино, Висим, Нязепетровск, Успенка, Велижаны, Янтык, Уват, Вагай, Дубровное, Осиновская. Оказалось, что процент гибридных особей в микропопуляциях одного лесорастительного округа зависит от удаленности их в восточном направлении от зоны интенсивной интрогрессивной гибридизации: непараметрический коэффициент корреляции Спирмена $r=0,82$ ($p=0,001$). Такой результат вполне объясним, если мы принимаем гипотезу интрогрессивной гибридизации.

Главные различия в лесоклиматических условиях исследованной территории выражаются в принадлежности микропопуляций к одной из двух лесорастительных провинций (рис.1) и с расположением микропопуляций западнее или восточнее водораздела (рис.1). Различия двух лесорастительных провинций связаны с уровнем взаимодействия атлантических и континентальных воздушных масс. Различия в лесорастительных условиях в зависимости от расположения от водораздела (осевой зоны) связаны с тем, что восточный склон Урала и его подножие испытывают сильное влияние эффекта барьерной тени, который проявляется в коренной смене растительного покрова: темнохвойная тайга меняется на светлохвойную. Однако граница главных различий в морфогенетической структуре популяций (рис.1) не совпадает ни с

одной из границ коренной смены растительного покрова на Среднем Урале, т.к. нет полной зависимости морфогенетической структуры микропопуляций от лесоклиматических условий, при этом, как уже было сказано ранее, значительный вклад в морфогенетическую структуру микропопуляций ели сибирской на исследованной территории оказывает фактор принадлежности к определенной геоморфологической зоне и фактор удаленности от зоны интенсивной интрогрессивной гибридизации. По-видимому, имеют значение также случайные и неучтенные факторы, к которым можно отнести особенности расселения двух видов елей в послеледниковую эпоху и возможность внедрения генетического материала от искусственных лесопосадок, которые на Урале в качестве географических культур начали производить еще в XIX веке.

ВЫВОДЫ

1. Индексы формы семенной чешуи ели S_n , S_p , S_f являются радикальными признаками-полифенами, т.к. модификационно стабильны, имеют высокий коэффициент наследуемости ($h^2=50-60\%$); вариационные ряды этих признаков не трансгрессируют у ели европейской и сибирской. Индексы S_n , S_p , S_f можно использовать для изучения морфогенетической структуры популяций ели в гибридной зоне.
2. Ель на Среднем Урале и прилегающих территориях представлена популяционной системой, нижний уровень которой составляют микропопуляции, отличающиеся по соотношению гибридных и типичных форм елей. Эти микропопуляции по сходству радикальных признаков и проценту гибридных особей дифференцируются в две основные группы: ели сибирской гибридной (от 50 до 90% гибридных особей) и ели сибирской уральской (30-40% гибридов). Обобщенное фенотипическое расстояние Махаланобиса между этими группами $D^2=1,3$.
3. Группа микропопуляций ели сибирской гибридной состоит из двух близких, но достоверно отличающихся подгрупп, расстояние Махаланобиса между которыми ($D^2=0,3$) меньше, чем между двумя основными группами, но больше внутригруппового расстояния ($D^2=0,05-0,16$).

4. Группа микропопуляций ели сибирской уральской расположена восточнее западной границы западного склона Уральского хребта; две группы микропопуляций ели сибирской гибридной – к западу от указанной линии.
5. Граница между основными группами микропопуляций ели находится восточнее линии, разделяющей две лесорастительные провинции, и западнее границы смены темнохвойной тайги на светлохвойную, что объясняется неполной зависимостью морфогенетической структуры микропопуляций ели на исследованной территории от лесоклиматических условий ($\eta^2=55\%$) и влиянием других факторов: 1) принадлежностью микропопуляций к определенной геоморфологической зоне ($\eta^2=73\%$) и 2) расстоянием от зоны интенсивной интрогрессивной гибридизации (коэффициент корреляции Спирмена 82%).
6. Выявленные группы микропопуляций ели не отличаются по кариотипу, но обнаруживают в два раза большую фенетическую дистанцию при дискриминантном анализе по комплексу адаптивных диагностических признаков (длине шишки, массе 1000 семян, отношению ширины семени к его длине, количеству семядолей, длине хвои).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Гашева Н.А. Применение дискриминантной функции для определения структуры популяций ели по форме семенной чешуи // Материалы Междун. конференции молодых ученых «Леса Евразии в третьем тысячелетии». – М., 2001 а. – Т.1. – С.131-133.
2. Гашева Н.А. Опыт применения кластерного и дискриминантного анализа при описании структуры популяции ели по форме семенной чешуи // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – ИПОС СО РАН, 2001 б. – Вып. 2. - С. 113-116.
3. Гашева Н.А. Критерии применимости радикальных признаков елей в качестве фенов // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – ИПОС СО РАН, 2002 а. - Выпуск 3. - С.107-112.
4. Гашева Н.А. Закон гомологических рядов Н.И.Вавилова в приложении к форме семенной чешуи евразийских елей // Мат. II Междунар. конфер.

- «Биоразнообразии и биоресурсы Урала и сопредельных территорий». – Оренбург: ОГПУ, 2002 б. – С.52-53.
5. Гашева Н.А. Особенности влияния комплекса природных факторов на структуру популяции ели сибирской // Вестник Тюменского Государственного университета. – 2002 в. - №4. – С.59-64.
 6. Гашева Н.А. Особенности кариотипа ели сибирской на Среднем Урале // Проблемы взаимодействия человека и природной среды. – ИПОС СО РАН, 2003 а. – Вып.4. – С.138-141.
 7. Гашева Н.А. Анализ форм изменчивости радикальных признаков ели сибирской // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – ИПОС СО РАН, 2003 б. - №4. – 58-65.
 8. Гашева Н.А. Изменчивость адаптивных признаков ели сибирской в связи с генетической структурой ее популяций на Среднем Урале // Вестник Тюменского Государственного университета. – 2003 в. - №2. – С. 8-14.
 9. Гашева Н.А. Влияние различных факторов на длину шишки уральской ели. – Успехи современного естествознания. – 2003 г. - №8. – С.18-20.
 10. Гашева Н.А., Муканова А.А. Структура изменчивости радикальных признаков ели сибирской // Сборник научных трудов. Естественные науки. – Сургутский Государственный университет ХМАО, 2003. – Вып.12. – С.31-40
 11. Гашева Н.А., Попов П.П. Изменчивость и структура популяции ели сибирской на Среднем Урале // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. - ИПОС СО РАН. 2001. – Вып.2. - С.105-113.
 12. Гашева Н.А., Попов П.П. Роль Уральского хребта в системе факторов, влияющих на изменчивость радикальных признаков ели сибирской. // Проблемы взаимодействия человека и природной среды. – ИПОС СО РАН, 2002. – Вып.3. – С.107-111