

УДК 630.182 – Биогеоценология. Экология сообществ

**РЕПРОДУКТИВНАЯ ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ
РАЗНОВЫСОТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ КОХА НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ
(В УСЛОВИЯХ БАКСАНСКОГО УЩЕЛЬЯ)**

© 2015 М.З. Моллаева

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова
Кабардино-Балкарского научного центра Российской академии наук, г.Нальчик

Статья поступила в редакцию 28.09.2015

Впервые на Центральном Кавказе на примере Баксанского ущелья выявлена репродуктивная фенологическая изоляция локальных популяций *Pinus sylvestris L.*, обусловленная эколого-географическими особенностями исследуемой территории. В работе дана количественная оценка степени фенологической изоляции разновысотных популяций сосны обыкновенной. Работа выполнена в том числе в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Ключевые слова: *Pinussylvestris L.*, ксеногамия, репродуктивная изоляция, Центральный Кавказ.

Сосна Коха (*Pinuskochiana* Klotzsch ex C. Koch) является одной из основных лесообразующих пород в субальпийском поясе Центрального Кавказа, чаще выступая эдификатором лесных ценозов [1]. Сосна образует чистые древостоя, реже с примесью *Betulapendula* Roth, *B. Litvinowii* Doluch., *Acertrautvetteri* Medw., *Quercuspetaea* Liebl., *Populustremula* L., *Alnusincana* (L.) Moench. Основные массивы сосредоточены в пределах Бокового и Главного Кавказского хребта в ущельях рек Баксан и Чегем на высоте 1500-2800 м над уровнем моря, небольшими участками встречается в ущельях рек Черек-Балкарский и Черек – Безенгийский [2, 3]. Сведения о таксономическом статусе *Pinuskochiana* на исследуемой территории неоднозначны. По одним данным [1, 2, 3, 15] рассматривается как отдельный вид. По мнению других [8, 9, 15] популяции сосны, произрастающие на Кавказе, принадлежат к системе вида *Pinussylvestris* L.

Анализ изученной литературы показывает, что на фоне значительного числа работ по флоре Северного Кавказа, в том числе и центральной его части, отсутствуют исследования, посвященные изучению структуры популяции сосны, произрастающей на Центральном Кавказе. Нет публикаций, посвященных факторам детерминирующим эту структуру, в частности, неясна роль изоляции локальных популяций на территории Баксанского ущелья. Подобные исследования весьма актуальны, нарушая панмиксию, изоляция создает условия, для формирования новой популяции, при этом являясь важным фактором, способствующим дифференциации вида [4].

Цель настоящей работы – изучение популяционной структуры сосны на Центральном Кавказе. Моллаева Малика Зулкарныевна, аспирант, стажер-исследователь лаборатории по мониторингу лесных экосистем. E-mail: monika.011@yandex.ru

Кавказе в пределах Баксанского ущелья на основании фенологических исследований.

Для достижения поставленной цели, на данном этапе работы решались следующие задачи: 1) заложение стационарных пробных площадей для мониторинговых исследований; 2) проведение фенологических наблюдений на стационарных пробных площадях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для решения поставленных задач, в исследуемом районе заложены стационарные пробные площади (рис. 1).

Четыре выборки расположены вдоль самого Баксанского ущелья – Верхний Баксан (1500 м), Юсенги (окр. Тегенекли, 1900 м), Чегет (2400 м) – по правобережью р. Баксан, Терскол (2500 м) – левобережью; по его боковым отрогам – Сылтран (1900 м), Адыр-Су1 (2000 м), Адыр-Су2 (2300 м), Джантуган (2350 м).

На лесных участках исследуемого района проводились геоботанические описания и определялись таксационные характеристики древостоя [10, 11, 13]. Сбор образцов древесины, для определения возраста древостоя проводили по методическим рекомендациям С.Г. Шиятова [12].

Для изучения динамики пыления – «цветения» на каждой пробной площади отобрали по 36-50 модельных деревьев, ежедневно регистрировали фенофазы пыления, температуру и влажность воздуха. Измерения температуры и влажности воздуха проводили при помощи датчиков CEMDT-171.

Фенологические наблюдения на исследуемой территории проводились нами в период с 12 мая по 4 июля 2015 г. Начало пыления микростробилов, массовый вылет пыльцы, конец пыления определяли встряхиванием мужских колосков [5].

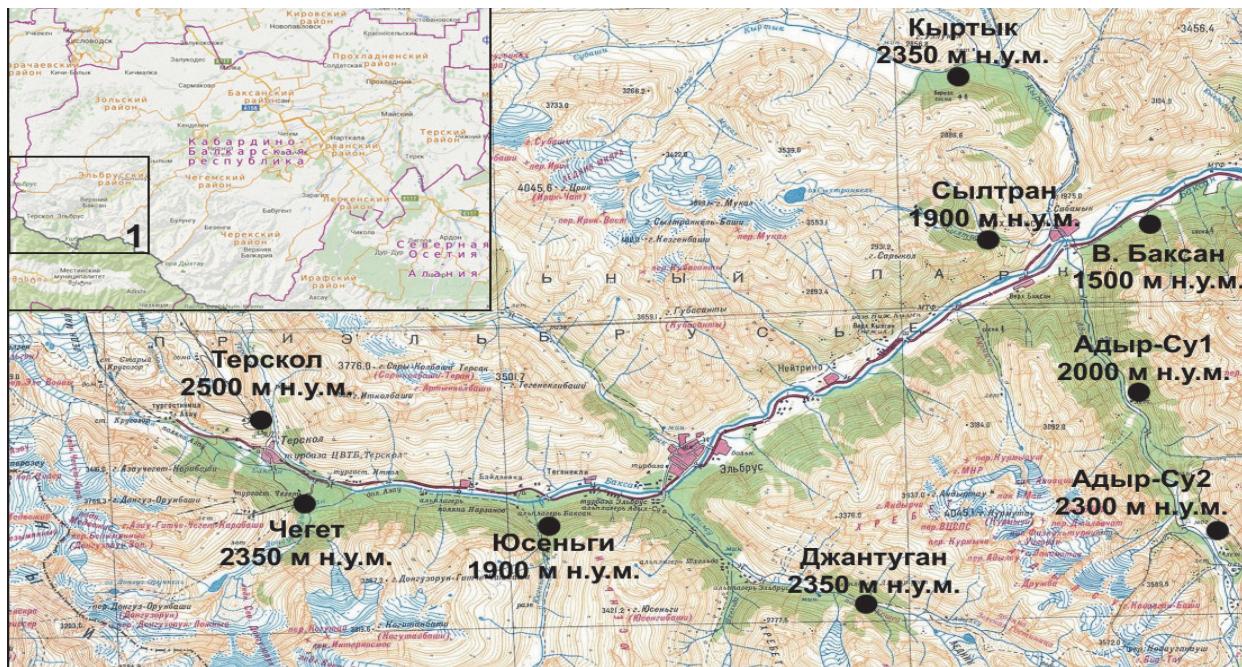


Рис. 1. Расположение стационарных пробных площадей на исследуемой территории

Фазы развития макростробилов определяли по степени отогнутости семенных чешуй женской шишечки, по Т.П. Некрасовой [6].

Для количественной оценки степени репродуктивной фенологической изоляции изучаемых популяций использовали впервые предложенный С.Н. Санниковым и И.В. Петровой [5] графический метод определения относительной площади перекрытия полигонов пыления в одной популяции с полигоном цветения в другой, и наоборот. Вычисления площади полигонов пыления – «цветения» и их перекрытия проводили на основе программы Corel X6[7]. Степень фенологической изоляции определяли как вероятность ксеногамии, равную отношению удвоенной площади перекрытия полигонов фенофаз изучаемых популяций [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате рекогнисцировочного обследования территории было заложено 8 стационарных пробных площадей в пределах высот 1500–2500 м над ур. м., описание которых приводится в таблице 1.

По нашим наблюдениям сроки фенофаз пыления – «цветения» деревьев в популяциях сосны в условиях Баксанского ущелья в 2015 году, составили в среднем от 10 до 15 дней. (рис. 2-4). Различия в сроках прохождения фенофаз в популяциях с поднятием в горы составляет от 7-10 до 20 дней. Динамика фенофаз пыления – «цветения» деревьев сосны обыкновенной в разновысотных выборках представлена на рис. 2-4.

Асинхронность прохождения фенофаз в значительной степени обусловила высокие значения репродуктивной фенологической изоляции (I_{ph})

разновысотных популяций сосны на исследуемой территории (табл. 2.) По предварительным данным, наибольшее перекрытие фенофаз пыления – «цветения» отмечено между Адыр-Су (2300 м) – Джантуган (2350 м), Тегенекли (1900 м) – Адыр-Су (2000), где вероятность ксеногамии (P_{ks}) равна 57-66 %, а наименьшие значения P_{ks} (19-22%) наблюдались между Сылтран (1900 м) – Адыр-Су (2000 м), Верхний Баксан (1500 м) – Тегенекли (1900 м).

Максимальное значение I_{ph} (99-100% – полная изоляция) выявлено между выборками сосны по главному ущелью р. Баксан, при разности их альтитуд 500 м и более: Верхний Баксан (1500 м) – Чегет (2400 м), Верхний Баксан (1500) – Терскол (2500 м), Тегенекли (1900 м) – Чегет (2400 м), Тегенекли (1900 м) – Терскол (2500 м). Локальные популяции сосны Адыр-Су (2000 м), Сылтран (1900 м) географически изолированы ($I_{ph} = 99-100\%$) как друг от друга, так и от остальных локальных популяций, произрастающих вдоль Баксанского ущелья, но при разности их альтитуд 350 м и более. При этом 99-100% изоляция установлена между следующими выборками сосны: Сылтран (2000 м) – Адыр-Су (2300 м); Сылтран (2000 м) – Джантуган (2350 м).

ВЫВОДЫ

Предварительные результаты позволяют заключить, что на северном макросклоне Центрального Кавказа, в пределах Баксанского ущелья эколого-географические условия предопределяют репродуктивную фенологическую изоляцию локальных популяций сосны Коха. Основными факторами при этом выступают климатические характеристики, связанные в

Таб. 1. Таксационная характеристика и геоботаническое описание пробных площадей исследуемого района

Выборки	Тип леса	Таксационная характеристика и геоботаническое описание
Верхний Баксан	Сосняк барбарисово-можжевеловый	Древостой разновозрастный, средний возраст – 80 лет. Средняя высота древостоя-17 м. Сомкнутость насаждения -0,5. Древостой III класса бонитета. Подрост из сосны, средней густоты. В подлеске отмечены барбарис обыкновенный, можжевельник продолговатый, можжевельник казацкий, жимолость Стевена, смородина. ОПП напочвенного покрова – 20% тмин рассеченолистный, земляника лесная, купена гладкая, кислица обыкновенная, мятылик узколистный, герань холмовая, валериана липолистная и т.д.;
Сылтран	Сосняк злаково-разнотравный	Древостой разновозрастный, II класса бонитета. Средний возраст-56 лет. Средняя высота древостоя – 19 м. Сомкнутость крон – 0,5. В подлеске отмечены можжевельник казацкий, можжевельник продолговатый, барбарис обыкновенный, крыжовник и др. ОПП напочвенного покрова – 50%. Овсяница пестрая, земляника лесная, лютик, незабудка приятная, чина луговая, бутень, лисохвост, мятылик однолетний, мышиный горошек, очиток белый и др.
Юсенги (Тегенекли)	Сосняк редкопокровный	Древостой разновозрастный, II класса бонитета, средний возраст деревьев – 119 лет, средняя высота – 25 м. Сомкнутость крон – 0,5. Подлесок не развит, единично встречаются кусты барбариса обыкновенного. Подрост из сосны, средней густоты. ОПП напочвенного покрова – 15 %, где отмечены ястребинка красноплодная, кислица обыкновенная, грушанка малая, волчник скученный, фиалка собачья.
Адыр-Су 1	Сосняк злаково-разнотравный	В состав древостоя примешивается береза повислая (<i>Betula pendula</i>). Древостой разновозрастный, I-II класса бонитета. Средний возраст – 67 лет. Средняя высота насаждения – 29 м. В подлеске отмечены барбарис продолговатый, ива козья, смородина, рябина обыкновенная, жимолость Стевена, шиповник, крыжовник. Подрост отсутствует. Напочвенный покров хорошо развит ОПП – 70%, где преобладают чина луговая, герань лесная, мышиный горошек, овсяница пестрая, валериана липолистная, первоцвет крупноцашечный и др.
Адыр-Су 2	Сосняк разнотравно-злаковый	Древостой одновозрастный, I класса бонитета. Средний возраст – 31 год, средняя высота древостоя – 11 м. Подрост отсутствует, в подлеске отмечены кусты можжевельника казацкого. Напочвенный покров хорошо развит, ОПП – 60%. В его составе отмечены: шафран сетчатый, горечавка угловатая, земляника лесная, крапива двудомная, манжетка, мятылик боровой, мятылик узколистный и др.
Джантуган	Сосняк редкопокровный,	Древостой разновозрастный, средний возраст составляет 85 лет, Насаждение II-III класса бонитета. Средняя высота древостоя – 19 м. В подлеске отмечены мирикариялисохвостниковая, ива козья, ива кузнецова. Лесовозобновление удовлетворительное. В напочвенном покрове отмечены: грушанка малая, бруслица, кислица обыкновенная, земляника лесная, ортилия однобокая, лютик, камнеломка и др.
Чегет	Сосняк разнотравный	Древостой образован сосновой обыкновенной с примесью березы Радде, березы повислой. Подлесок редкий, отмечены единичные экземпляры можжевельника продолговатого, шиповника, рябины обыкновенной. Древостой разновозрастный, IV-V класса бонитета. Средний возраст древостоя – 97 лет. Средняя высота – 13 м. Сомкнутость 0,3-0,4. Напочвенный покров хорошо развит. В его составе отмечены: герань лесная, водосбор олимпийский, горец мясо-красный, лилия однобратственная, головчатка, хуинхия красивая и др.
Терскол	Сосняк разнотравный	Древостой разновозрастный, II класса бонитета. Средняя высота древостоя – 16 м. Средний возраст – 78 лет. Подлесок не развит, подрост из сосны встречается единично. ОПП напочвенного покрова – 55%. В его составе отмечены горец мясо-красный, вейник тростниковый, смолевка обыкновенная, борщевик, головчатка, тмин обыкновенный, овсяница пестрая, пупавка и др.

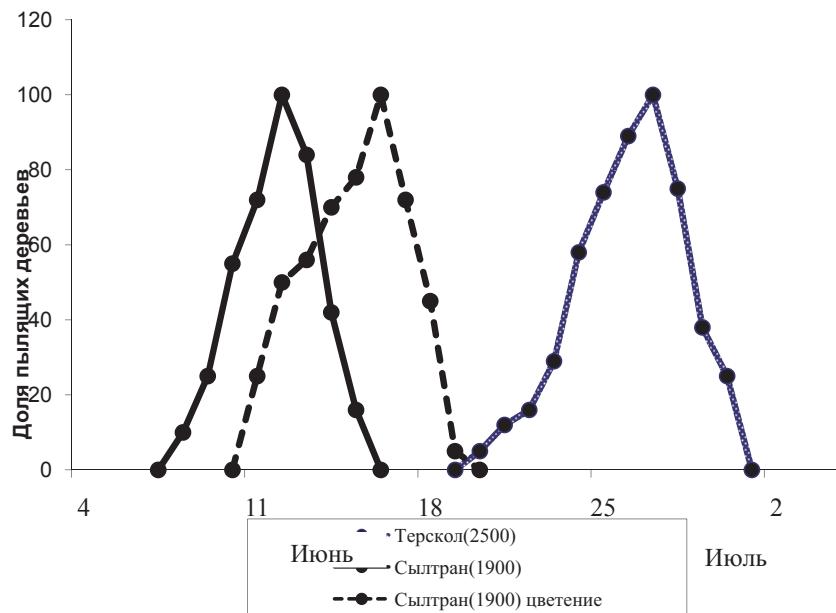


Рис. 2. Динамика пыления – «цветения» деревьев сосны обыкновенной в разновысотных выборках Терскол и Сылтран, произрастающих в Баксанском ущелье

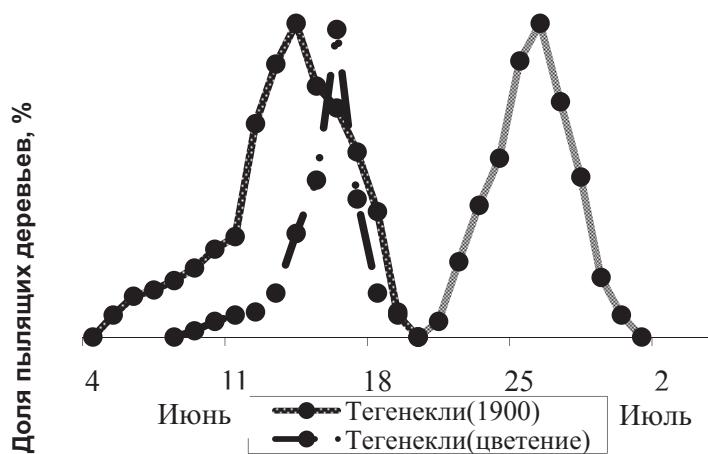


Рис. 3. Динамика пыления – «цветения» деревьев сосны обыкновенной в разновысотных выборках Тегенекли и Чегет, произрастающих в Баксанском ущелье

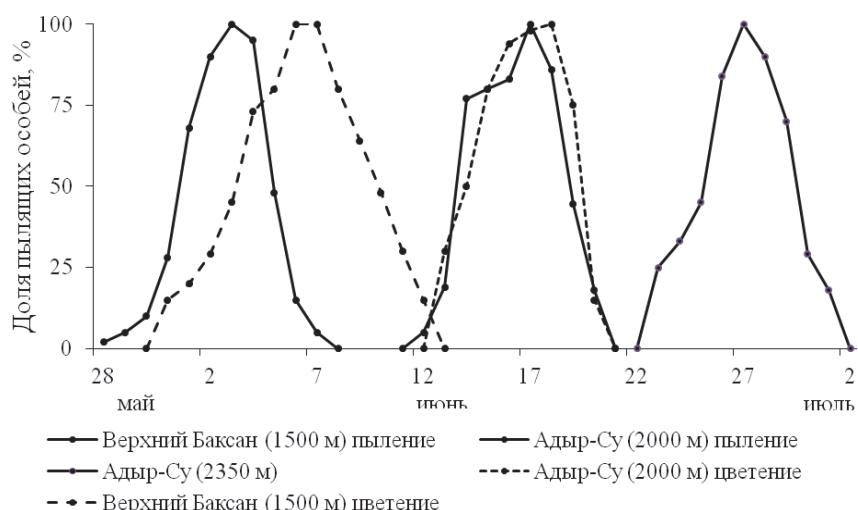


Рис. 4. Динамика пыления-«цветения» деревьев сосны обыкновенной в разновысотных выборках В. Баксан, Адыр-Су1 и Адыр-Су2, произрастающих в Баксанском ущелье

Таб. 2. Вероятность ксеногамии (внизу слева) и репродуктивной изоляции (вверху справа) популяций *Pinus sylvestris L.* на Центральном Кавказе (в условиях Баксанского ущелья)

	В. Баксан (1500)	Сылтран (1900)	Тегенекли (1900)	Адыр-Су1 (2000)	Адыр-Су2 (2300)	Джантуган (2350)	Чегет (2400)	Терскол (2500)
В. Баксан (1500)	—	77%	78%	99%	100%	100%	100%	100%
Сылтран (1900)	0.23	—	75%	81%	100%	100%	100%	100%
Тегенекли (1900)	0.22	0.25	—	43%	100%	100%	100%	100%
Адыр-Су1 (2000)	0.01	0.19	0.57	—	100%	100%	100%	99%
Адыр-Су2 (2300)	0	0	0	0	—	34%	64%	55%
Джантуган (2350)	0	0	0	0	0.66	—	37%	26%
Чегет (2400)	0	0	0	0	0.36	0.63	—	28%
Терскол (2500)	0	0	0	0.01	0.45	0.74	0.72	—

первую очередь с перепадом высот в 500 и более м над уровнем моря.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность научным руководителям чл.-корр. РАН Темботовой Ф.А., д.б.н. Петровой И.В., сотрудникам лаборатории по мониторингу лесных экосистем за организацию и помочь в выполнении данной работы, а также сотрудникам лаборатории популяционной биологии древесных растений и динамики леса Ботанического сада УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Шхагапсоев, С.Х., Курашева, Л.Б. / Ценофлора лесов Кабардино-Балкарии / С.Х. Шхагапсоев, Л.Б. Курашева. – Нальчик: Нальчикский филиал Краснодарского университета МВД России, 2011. – 242 с.
- Шхагапсоев, С.Х., Старикова, Н.В. Анализ естественной дендрофлоры Кабардино-Балкарии // Нальчик: КБГУ, 2002. 112 с
- Темботова, Ф.А., Пшигусов Р.Х., Тлупова Ю.М. Леса северного макросклона Центрального Кавказа (эльбрусский и терский варианты поясности // В кн.: Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М.: КМК, 2012. - Т. 1. - С. 249-259
- Абатурова, М.П., Хромова, Л.В. Факторы, обеспечивающие формирование популяции сосны на болоте / Особенности формирования популяции сосны обыкновенной. - М.: Наука, 1984. - С. 56-65.
- Петрова, И.В., Санников, С.Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной / Екатеринбург, 1996. - 157 с.
- Некрасова, Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. - 169 с.
- Петрова, И.В., Черепанова, О.Е. Изоляция и дифференциация некоторых западносибирских популяций *Pinus sylvestris L.* / Петрова И.В., Черепанова О.Е. / Материалы Четвертого Международного симпозиума, под редакцией А.А. Титляновой и М.И. Дергаевой. - Томск, 2014. – С. 93-95.
- Петрова, И.В., Санников, С.Н., Санникова, Н.С. / Репродуктивная изоляция и генетическая дифференциация горных популяций *Pinus sylvestris L.* и *Pinus pallasiana D.* / И.В. Петрова, С.Н. Санников, Н.С. Санникова / Материалы V Междунар. конф., посвященной 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхазского университета. Нальчик, 2012. С. 223-224.
- Санников, С.Н., Петрова, И.В., Фарзалиев, В.С., Абдуллина, Д.С., Егоров, Е.В. / Феногенетическая дифференциация популяций *Pinus sylvestris L.* на Кавказе и в смежных регионах / С.Н. Санников, И.В. Петрова, В.С. Фарзалиев, Д.С. Абдуллина, Е.В. Егоров / Материалы V Междунар. конф., посвященной 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхазского университета. - Нальчик, 2012. - С. 225-226.
- Сукачев, В.Н., Зонн, С.В. Методические указания к изучению типов леса. М., 1961. 144 с.
- Неронов, В.Б. Полевая практика по геоботанике в средней полосе Европейской России / Методическое пособие. М: Изд-во центра охраны дикой природы. - 2002. – 139 с.
- Шиятов, С.Г. Методы дендрохронологии. Ч 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: - Учебно-методическое пособие. Красноярск: КрасГУ. - 2000. – 80 с.
- Загреев, В.В. Общесоюзные нормативы для таксации лесов. Справочник. / В.В. Загреев. – М: Колос, 1992, – 495 с.

14. Зернов, А.С. Растения Российской Западного Кавказа (полевой атлас) / М.: КМК. - 2010. - 438 с.
15. Литвинская, С.А., Муртазалиев, Р.А. Флора Северного Кавказа / М.: Изд-во «Фитон ХХI», 2013. - 687 с.

REPRODUCTIVE PHENOLOGICAL ISOLATION KOCH PINE POPULATIONS AT DIFFERENT ALTITUDES HABITAT IN THE CENTRAL CAUCASUS (IN TERMS OF BAKSAN CANYON)

© 2015 M.Z. Mollaeva

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories
of Kabardino-Balkarian Scientific Centre of Russian Academy of Sciences, Nalchik

For the first time in the Central Caucasus as an example of the Baksan Gorge identified reproductive phenological isolation of local populations of *Pinussylvestris* L., due to ecological and geographical features of the study area. In this paper a quantitative assessment of phenological isolation raznovysotnyh populations of Scots pine.

Key words: *Pinussylvestris* L., xenogamy, reproductive isolation, the Central Caucasus