

МОЛЛАЕВА МАЛИКА ЗУЛКАРНЫЕВНА

**РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ И ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКАЯ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* L. НА
ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ (В ПРЕДЕЛАХ КАБАРДИНО-БАЛКАРИИ)**

4.1.6 – Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация,
озеленение, лесная пирология и таксация

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Институте экологии горных территорий им. А.К. Темботова
Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент
РАН Темботова Фатимат Асланбиевна

Официальные оппоненты: Бесчетнова Наталья Николаевна, доктор сельскохозяйственных наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Нижегородский государственный агротехнологический университет», факультет лесного хозяйства, декан;

Махнева Светлана Георгиевна, кандидат биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, лаборатория экологии техногенных растительных сообществ, старший научный сотрудник.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов
Российской академии наук

Защита состоится 3 октября 2023 г. в 12⁰⁰ на заседании диссертационного совета 24.2.424.02 на базе ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет» по адресу: 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37, УЛК-1, ауд. 401.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет» (www.usfeu.ru).

Автореферат разослан «___» _____ 2023 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
канд. с.-х. наук, доцент

Магасумова
Альфия Гаптрауфова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) – наиболее распространенный вид хвойных на Кавказе и, являясь эдификатором лесных ценозов субальпийского пояса Центрального Кавказа (в том числе в пределах Кабардино-Балкарской Республики (далее КБР), в большинстве своем образует чистые древостои. Основные массивы естественных сосновых насаждений сосредоточены в ущельях рек Баксан, Чегем, фрагментарно представлены в ущельях Черек и Малка. Высотные пределы распространения сосновых лесов в Кабардино-Балкарии, согласно имеющейся литературе, составляют от 1400-3000 м над ур. м. (Нечаев, 1960; Темботова и др., 2012; Саблирова и др., 2015).

Анализ изученной литературы показывает, что на фоне значительного числа работ (Правдин, 1964; Мамаев, 1970; Видякин, 1991, 1999, 2003; Гончаренко, Силин, Падутов, 1993; Санников, Петрова, 1996, 2012; и др.), посвященных изучению популяционной структуры сосны обыкновенной Европейской части России, Урала, Сибири и Крыма, сведения о структуре сосны на Кавказе носят фрагментарный характер (Моллаева, 2015; Петрова и др., 2017; Моллаева и др., 2018). В связи с чем, изучение фенологической изоляции, морфологического и генетического разнообразия *P. sylvestris* в горных условиях Центрального Кавказа, где сосновые леса изолированы высокими хребтами, представляет огромный научный интерес.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы – изучение морфологического и генетического разнообразия, степени репродуктивной изоляции ценопопуляций *P. sylvestris* в условиях гор Центрального Кавказа.

Для достижения поставленной цели нами решались следующие задачи:

- 1) изучение генетического полиморфизма ценопопуляций *P. sylvestris* в высотном градиенте Центрального Кавказа;
- 2) определение таксономического статуса сосны Центрального Кавказа на основании фенологической и генетической дифференциации;
- 3) оценка репродуктивной изоляции ценопопуляций *P. sylvestris* в высотном градиенте Центрального Кавказа и выявление факторов, их детерминирующих;
- 4) изучение изменчивости морфометрических показателей генеративной сферы *P. sylvestris* в высотном градиенте Центрального Кавказа;
- 5) изучение изменчивости ассимиляционного аппарата *P. sylvestris* в высотном градиенте Центрального Кавказа (далее ЦК).

Научная новизна. Впервые для ЦК (в пределах КБР) проведены комплексные популяционно-генетические исследования ценопопуляций сосны: дана количественная оценка генетического разнообразия разновысотных ценопопуляций, выявлены генетические дистанции между ними, соответствующие уровню локальных популяций. Показаны достоверно значимые различия морфологической изменчивости разновысотных ценопопуляций сосны на ЦК. Показана количественная оценка степени фенологической репродуктивной изоляции деревьев в разновысотных выборках *P. sylvestris* (в бассейне р. Баксан).

Теоретическая и практическая значимость работы. Изучение закономерностей генетической и морфологической изменчивости, а также процессов «цветения»-пыления и распределения в высотном градиенте сосны обыкновенной, будет иметь значение в исследованиях биоразнообразия с учетом сукцессионных процессов развития лесных экосистем в трехмерных условиях гор Кавказа. Результаты будут важны при изучении механизмов устойчивости функционирования

лесов, что крайне важно в контексте глобального изменения климата (на разном уровне) и возрастающего уровня антропогенного пресса в регионе. Результаты проведенных исследований могут быть использованы в качестве научной основы при разработке мер по лесосеменному устройству, охране лесообразующих видов Кавказа, с учетом выявленных факторов внешней среды, детерминирующих фенологическую изоляцию, а также выявленных морфологических и генетических различий горных популяций сосны обыкновенной.

Методология и методы исследования. Основные методы, применяемые при выполнении диссертационной работы – генетический (на основе аллозимного анализа хвои и почек); графический метод оценки степени репродуктивной изоляции, фенотипический (анализ морфометрических показателей пыльцы, хвои, шишек и семян). Анализ данных осуществляли методами математической статистики посредством программы STATISTICA–10.

Основные положения, выносимые на защиту:

1) Ценопопуляции *P. sylvestris* на Центральном Кавказе в пределах КБР генетически неоднородны на уровне локальных популяций.

2) Сроки фенофаз ценопопуляций *P. sylvestris* подвержены изменчивости в высотном градиенте на Центральном Кавказе.

3) Генеративные и вегетативные органы *P. sylvestris* на ЦК подвержены морфологической изменчивости в градиенте высоты над уровнем моря.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность данных исследования гарантирована и подтверждена необходимым объемом экспериментальных данных, собранных и проанализированных с соблюдением требований используемых методов.

Основные положения и результаты исследований были представлены и обсуждались на международных конференциях (Санкт-Петербург, 2015; Баку, 2016; Сухум, 2016; Минск, 2017); на всероссийских конференциях с международным участием (Нальчик, 2014, 2017, 2019, 2021; Екатеринбург, 2018, 2020).

Публикации. По материалам диссертации опубликованы 26 научных работ, в том числе 2 – в журналах, включенных в перечень периодических научных изданий ВАК Министерства образования и науки РФ и рекомендованных по научной специальности, и 5 – в изданиях, индексируемых в международных базах научного цитирования Web of Science и Scopus.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, списка литературы, содержащего 167 работ, из которых 19 иностранных источников, и приложения. Объем работы составил 132 страниц, в том числе 14 рисунков и 24 таблицы. Приложение включает 3 таблицы и 3 рисунка.

Благодарности. Выражаю искреннюю признательность научному руководителю, члену-корреспонденту РАН, проф. Фатимат Асланбиевне Темботовой. Особую благодарность выражаю д-ру биол. наук Ирине Владимировне Петровой и д-ру биол. наук, проф. Станиславу Николаевичу Санникову, за бесценные консультации, помощь в подборе методических подходов и методов исследований. Также автор глубоко признателен коллегам, принимавшим участие в первичной обработке материала – канд. биол. наук О.Е. Черепановой (Ботанический сад УрО РАН); за помощь в сборе материала и организацию экспедиционных выездов – канд. биол. наук Р.Х. Пшегусову, канд. техн. наук Ю.М. Саблировой, А.Ж. Жашуеву, канд.

биол. наук А.Б. Пхитикову, канд. биол. наук Е.П. Кононенко, канд. биол. наук З.М. Ханову (Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕННОСТИ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ НА КАВКАЗЕ

Приведен подробный обзор предшествующих исследований по проблемам систематики вида *Pinus sylvestris* L. на Кавказе, фенологических фенотипических и генетических различий в популяциях сосны.

2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Палеогеография и формирование современного ареала *Pinus sylvestris* L. на Кавказе

Основываясь на палеоботанических и палеогеографических данных (Мушкетов, 1896; Рейнгард, 1914; Гулисашвили, 1956; Правдин, 1964; Мирон, 1967; Лаур, Царев, 2012) в главе дана характеристика формирования лесной растительности и современного ареала сосны на Кавказе.

2.2. Современные природные условия Центрального Кавказа

В пункте 2.2. главы приводятся сведения о географическом положении, рельефе, климате, водных ресурсах, почвенном покрове, растительности северного макросклона Центрального Кавказа.

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования послужили природные ценопопуляции сосны обыкновенной, произрастающие на ЦК в бассейнах рек Баксан, Чегем, Черек, Малка. Всего было заложено 14 пробных площадей в пределах высот 1200-2500 м над ур. м., где вели мониторинг и сбор материала в период 2014-2020 гг.

Генетический анализ популяций. Материалом для исследования послужили вегетативные почки и хвоя, собранные с 30-48 деревьев сосны обыкновенной в каждой разновысотной выборке, соответственно. Аллозимный анализ вегетативных тканей сосны проводили с помощью общепринятых методов (Корочкин, 1977). Исследовали 10 ферментных систем: алкогольдегидрогеназы (ADH, 1.1.1.1), шикиматдегидрогеназы (SKDH, 1.1.1.25), 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (6-PGD, 1.1.1.44), глутаматдегидрогеназы (GDH, 1.4.1.3), диафоразы (DIA, 1.6.4.3), супероксиддисмутазы (SOD, 1.15.1.1), глутаматоксалоацетаттрансаминазы (GOT, 2.6.1.1), фосфоглюкомутаза (PGM, 2.7.5.1), формиатдегидрогеназы, (FDH, 1.2.1.2) и флюоресцентной эстеразы (EST, 3.1.1.1). Работу проводили совместно с сотрудниками Ботанического сада УрО РАН, на базе лаборатории популяционной биологии древесных растений и динамики леса.

Для определения уровня генетического разнообразия использовали такие показатели, как процент полиморфных локусов (P), среднее число аллелей на локус (A), средняя наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготности. Степень

подразделенности ценопопуляций определяли с помощью показателей F-статистик Райта (Wright, 1978). Количественную оценку степени генетической дифференциации оценивали по методу Неи (Nei, 1978). Вычисления генетических дистанций Неи осуществляли с помощью пакета программ BYOSIS и NTSYS. Статистический анализ полученных данных проведен посредством программы STATISTICA–10.0.

Фенологическая репродуктивная изоляция. Фенологические наблюдения проводились нами в условиях бассейна р. Баксан (восемь выборок), где расположены основные массивы сосновых лесов ЦК и представлен весь спектр распространения сосны в высотном градиенте (1500-2500 м). Для изучения динамики пыления – «цветения», ежедневно регистрировали фенофазы у 36-50 деревьев сосны на каждой пробной площади, соответственно. С целью количественной оценки степени репродуктивной фенологической изоляции использовали графический метод (Петрова и др., 1996), площадь перекрытия фенофаз вычисляли на основе программы Photoshop CS5 (Петрова и др., 2013; Петрова, Черепанова, 2014).

Фенотипический анализ природных популяций. В качестве фенотипических маркеров использовали количественные и качественные признаки вегетативных и генеративных органов, широко применяемые при изучении популяционной структуры хвойных видов (Дылис, 1948; Правдин, 1964, Мамаев, 1973; Милютин, 1982; Попов, 1991; Черnodубов, 1994; Видякин, 1999, 2004, 2007, 2014; Филиппова и др., 2006; Абдуллина, 2009; Санников и др., 2012; Лебедев, 2014; и др. Сбор материала с целью изучения морфологии мужской генеративной сферы (10-15 микростробиллов с 36-50 деревьев) краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной проводили на начальных этапах фенофаз. Микростробиллы фиксировали в спиртово-уксусном растворе Кларка (3:1). Морфометрию пыльцы (измерено 5715 пыльцевых зерен) осуществляли на микропрепаратах с использованием стандартных методик (Монзон-Смолина, 1949; Некрасова, 1983) с помощью микроскопа Axio Imager. A2 (Carl Zeiss) и системы формирования изображений AxioVision. Содержание крахмала оценивали гистохимическим методом (Третьякова, 1990; Ямбуров, 2008; Пименов и др., 2011).

С целью изучения морфологии женских шишек сосны на каждой из разновысотных ценопопуляций, с одного дерева анализировали по 5-10 зрелых шишек (морфометрические параметры измерены у 980 шишек). Длину, ширину семян и крылаток измеряли электронным штангенциркулем с точностью до $\pm 0,01$ мм. Морфологические признаки изучены у 3263 семян. Окраску семян определяли визуально по общепринятой методике (Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Черепнин, 1980; Видякин, 2004). Массу семян определяли взвешиванием образцов в трехкратной повторности, на электронных весах с погрешностью ± 1 мг (Луганская, 2002). Посевные качества семян определяли согласно ГОСТ 13056.6-97 (1997).

Хвою (5-10 пар с каждого дерева с 36-50 одновозрастных деревьев соответственно) брали с середины побега. Длину, ширину хвои, длину годичного прироста побега измеряли электронным штангенциркулем с точностью до $\pm 0,01$ мм. Продолжительность жизни хвои на осевых и боковых побегах деревьев оценивали по максимальному возрасту охвоенного побега. Густоту охвоения измеряли методом подсчета хвоинок на 1 см длины годичного побега. Массу сухой хвои определяли взвешиванием образцов в трехкратной повторности, на электронных весах с погрешностью ± 1 мг. Учитывая высокую изменчивость данных морфологических

параметров сосны в пределах кроны одного дерева (Правдин, 1964), для каждого дерева считали среднюю. Уровень индивидуальной изменчивости определяли по шкале, предложенной С.А. Мамаевым (1973).

4. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* L. В ГРАДИЕНТЕ ВЫСОТ НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ

Параметры генетического полиморфизма. Доля полиморфных локусов варьирует от 62,5 (В. Баксан) до 81,3% (Джантуган), среднее число аллелей на локус изменяется в пределах от $1,8 \pm 0,2$ (Сылтран) до $2,3 \pm 0,2$ (Хабаз). Существенно меньший уровень наблюдаемой гетерозиготности 0,158–0,168 выявлен в выборках Адыр-Су и Сылтран. В остальных исследуемых выборках сосны наблюдаемая гетерозиготность варьирует в пределах от 0,174 (Кыртык) до 0,255 (Чегем), т.е. каждое дерево в этих выборках гетерозиготно по 17–25% структурных генов.

Максимальные различия между ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготностью выявлены в выборках Терскол (0,027), Чегем (0,017), Юсеньги (0,014).

Шестнадцать «редких» аллелей (частота, которых не более 1%) выявлено по восьми локусам (PGM-1, PGM-2, SKDH-1, SKDH-2, DIA, GOT-2, FDH, EST-F). При этом уникальный аллель (обнаруженный только в одной популяции) и наибольшее число редких аллелей встречены в ценопопуляции Кыртык. В выборках Хабаз и Сылтран редких аллелей не отмечается. Наличие большого числа редких и уникальных аллелей вероятно, является показателем микроэволюционных процессов, протекающих в популяции (Глотов, 1983; Гончаренко, Силин, 1997).

Параметры генетической подразделенности популяций. Как видно из таблицы 4.1., для исследуемых локусов значение индекса F_{IS} указывающего на инбридинг особи относительно популяции, варьирует в пределах от -0,248 (EST-F) до 0,122 (DIA), среднее значение F_{IS} составляет -0,048, что свидетельствует об избытке гетерозигот. Коэффициент F_{IT} отражающий инбридинг особи относительно вида в целом, так же принимает отрицательные значения и колеблется в пределах - 0,213 (EST-F) -0,149, среднее: -0,021. Коэффициент инбридинга популяции F_{ST} варьирует в пределах 0,013 (ADH-1) до 0,156 (GOT-1), в среднем составил 0,034.

Таблица 4.1. – Параметры F-статистик Райта в общей совокупности популяций *P. sylvestris* на Центральном Кавказе

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
1	2	3	4
6-PGD	0,094	0,117	0,025
GDH	0,018	0,042	0,025
SKDH-1	-0,03	0,041	0,044
SKDH-2	0,058	0,096	0,041
ADH-1	-0,085	-0,071	0,013
ADH-2	-0,103	-0,032	0,064
PGM-1	-0,087	-0,037	0,046
PGM-2	-0,099	-0,043	0,051
DIA	0,122	0,149	0,031
GOT-1	-0,209	-0,020	0,156
GOT-2	0,031	0,064	0,035
GOT-3	-0,043	0,004	0,044

1	2	3	4
EST-F	0,248	-0,213	0,028
FDH	0,053	-0,021	0,031
Mx	-0,048	-0,013	0,034

Наибольший вклад в межпопуляционную компоненту изменчивости вносит локус GOT-1. Анализ подразделенности генетического разнообразия показал, что 3,4% генетической изменчивости приходится на межпопуляционную изменчивость, тогда как 96,6% на внутривидовую.

В результате наших исследований среднее значение N_{em} равно 6,89, что свидетельствует об интенсивности обмена генами в разновысотных популяциях сосны на Центральном Кавказе в среднем 7 мигрантов за поколение. Полученные результаты согласуются с литературными данными (Семериков, 1992; Гончаренко и др., 1993; Гончаренко, Силин, 1997; Филиппова, 2003; Сурсо, 2009).

Генетические дистанции. Генетическое расстояние Nei между изученными разновысотными выборками сосны обыкновенной на Центральном Кавказе изменялось значительно от 0,001 до 0,015. Максимальное значение генетических дистанций Nei выявлены между выборками Терскол – Чегем ($D_{N78} = 0,015$), также значительны между парами Терскол – Хабаз ($D_{N78} = 0,012$), Терскол – Сылтран ($D_{N78} = 0,011$), Терскол – Черек ($D_{N78} = 0,010$) (Моллаева и др., 2018).

Исследуемые выборки сосны, произрастающие на ЦК, по степени генетической дифференциации, согласно шкале популяционно-таксономических категорий (Санников, Петрова, 2003), различаются между собой на уровне субпопуляций и локальных популяций.

Геногеографический анализ популяций сосны Центрального Кавказа в сравнении с разновысотными популяциями 6 географических групп (карачаево-черкесской; северо-осетинской; дагестанской; западно-закавказской; восточно-закавказской; крымской) и Русской равнины (Москва, Киев, Минск) показал принадлежность «кавказских» популяций к системе вида *Pinus sylvestris* L. (Петрова и др., 2017).

5. ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ РАЗНОВЫСОТНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА (НА ПРИМЕРЕ БАКСАНСКОГО УЩЕЛЬЯ)

5.1. Сроки и продолжительность фенофаз

Разновременность сроков пыления - «цветения» деревьев сосны между выборками В. Баксан (1500 м) и Адыр-Су 1 (2000 м) по данным фенологических наблюдений 2014-2016 гг. составила 10–15 дней. Запаздывание пыления микростробил до 14 дней наблюдали в Адыр-Су 2 (2350 м) в сравнении с Адыр-Су 1 (2000 м), между выборками В. Баксан и Адыр-Су 2 отмечено нами до 24-28 дней. Результаты фенологических наблюдений в разновысотных ценопопуляциях сосны в условиях бассейна р. Баксан представлены на рисунке 5.1.

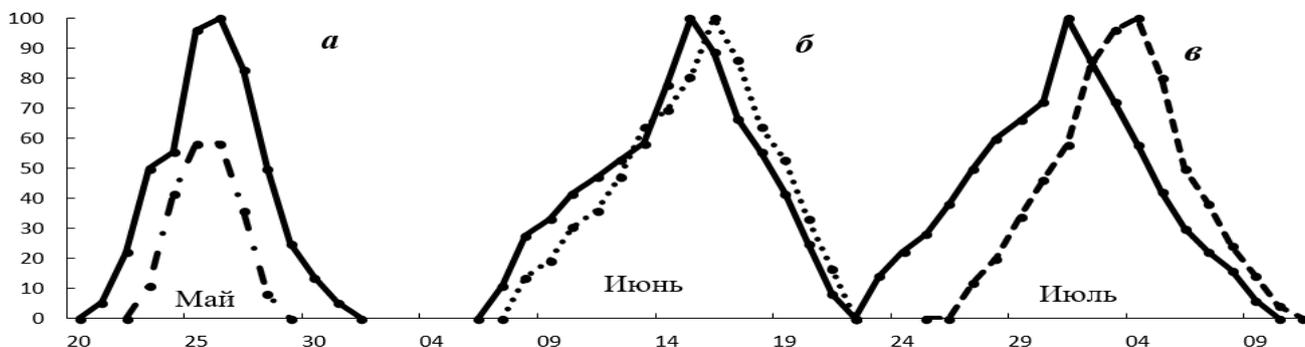


Рисунок 5.1. – Динамика фенофаз пыления – «цветения» разновысотных популяций сосны в Баксанском ущелье: а - 1500 м; б – 2000 м; в - 2350 м.

5.2. Репродуктивная изоляция и факторы ее детерминирующие

Максимальные значения степени интегральной репродуктивной изоляции (2,64–4,08 балла) наблюдаются в следующих парах выборок: В. Баксан – Чегет, В. Баксан – Джантуган, В. Баксан – Терскол, Сылтран – Джантуган, Сылтран – Чегет, Сылтран – Терскол, Адыр-Су 1 – Джантуган, Юсеньги – Адыр-Су 2, Адыр-Су 1 – Терскол. Минимальные показатели индекса I_{int} характерны для таких пар выборок, как Сылтран – Адыр-Су 1 (0,13), Юсеньги – Адыр-Су 1 (0,22), Чегет – Терскол (0,22), Сылтран – Юсеньги (0,36), Джантуган – Терскол (0,45). Высокие значения интегральной репродуктивной изоляции в этих выборках обусловлены 98-100% фенологической изоляцией между ними, а также естественным механическим барьером – горными хребтами.

Ведущими факторами фенологической репродуктивной изоляции ценопопуляций сосны Центральном Кавказе являются разность высот их местообитаний ($R=0,82$) и температура воздуха ($R=0,62$), обуславливающие 95-100% фенологическую изоляцию при разности альтитуд 350-500 м. Сокращение высотного градиента до 100 м над ур. моря приводит к нивелированию фенологической изоляции ввиду выравнивания температурных и влажностных режимов атмосферного воздуха. Полученные результаты фенологических наблюдений согласуются с данными других исследователей (Малышев, 1958; Айрапетян, 1969; Петрова, Онищенко, 2000; Филиппова и др., 2006; Петрова и др., 2012), занимающихся изучением фенологической изоляции разновысотных популяций растений.

6. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНЕРАТИВНЫХ И ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ СОСНЫ В ВЫСОТНОМ ГРАДИЕНТЕ НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ

6.1. Изменчивость мужской генеративной сферы

Окраска микростробилов. Доля участия краснопыльниковой формы в разновысотных популяциях сосны в Баксанском ущелье увеличивается с высотным градиентом от 5 до 33%. Выявлена положительная корреляция доли краснопыльниковых деревьев с высотным градиентом их мест произрастания ($r=0,73$). Полученные результаты не согласуются с данными для горных популяций сосны Урала и Крыма, где такой закономерности не выявлено (Подгорный, 1990; Филиппова и др., 2006). Однако, процент участия краснопыльниковых деревьев, по данным ряда авторов, возрастает в широтном градиенте (при продвижении с юга на

север до 100%), что обусловлено континентальностью и суровостью климата и морозостойкостью пыльцевых зерен краснопыльничковой формы (Некрасова, 1959; Козубов, 1962; Ирошников, 1978; Черепнин, 1980; Сурсо, 2009).

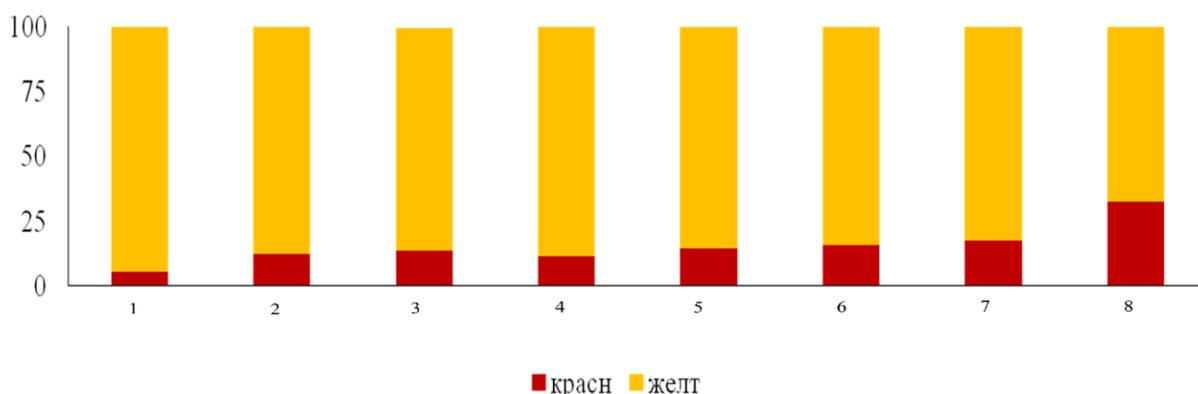


Рисунок 6.1. – Доля деревьев желтопыльничковой и краснопыльничковой форм *Pinus sylvestris* в изученных ценопопуляциях: 1 – В. Баксан (1500 м), 2 – Сылтран (1900 м), 3 – Юсеньги (1900 м), 4 – Адыр-Су 1 (2000 м), 5 – Адыр-Су 2 (2300 м), 6 – Джантуган (2350 м), 7 – Чегет (2400 м), 8 – Терскол (2500 м).

Морфометрические признаки пыльцы. При исследовании морфометрических параметров пыльцы сосны, выявлена вариация средних значений всех показателей пыльцы. Так, у краснопыльничковой формы длина тела пыльцевого зерна варьирует от 68 (Чегет) до 98 мкм (Адыр-Су 1); высота тела пыльцы – от 67 (Сылтран) до 92 мкм (Адыр-Су 1); по средним размерам воздушных мешков также минимальные значения отмечены в выборке Сылтран, максимальные – в выборке Адыр-Су1. У желтопыльничковой формы сосны изменчивость средних значений длины тела пыльцы варьирует от 84 (В. Баксан) до 102 мкм (Джантуган), высоты тела пыльцы – от 66 (В. Баксан) до 87 мкм (Адыр-Су 1). По изменчивости размеров воздушных мешков самые мелкие обнаружены В. Баксан (68/52 мкм) и наиболее крупные в выборке Адыр-Су 1 (79/59 мкм).

С целью изучения влияния высоты мест произрастания как комплекса факторов, исследуемые выборки сосны были сгруппированы в высотные уровни (таблица 6.1).

Таблица 6.1. – Изменчивость морфометрических показателей пыльцевых зерен желтопыльничковой и краснопыльничковой форм сосны обыкновенной в высотном градиенте на Центральном Кавказе

Высотный уровень	Размеры тела		Размеры воздушного мешка	
	длина	высота	длина	высота
	X±m	X±m	X± m	X±m
1	2	3	4	5
1500-1700	<u>84,34±1,53</u>	<u>66,98±1,28</u>	<u>68,96±1,66</u>	<u>52,62±1,20</u>
	95,82±2,31	82,78±1,77	75,27±2,64	54,09±1,18
	p=0,026	p=0,0009	p=0,094	p=0,385
1710-1900	<u>91,54±0,86</u>	<u>75,43±0,96</u>	<u>73,81±0,91</u>	<u>57,14±0,80</u>
	82,09±5,38	74,08±4,10	65,49±5,27	43,11±4,26
	p=0,419	p=0,88	p=0,093	p=0,006

1	2	3	4	5
1910-2100	<u>96,45±1,27</u> 97,87±0,48 p=0,6143	<u>87,71±1,28</u> 91,77±0,94 p=0,165	<u>79,31±1,53</u> 79,20±1,18 p=0,528	<u>59,79±1,11</u> 60,01±0,91 p=0,949
2110-2300	<u>100,15±0,65</u> 91,54±1,72 p=0,0005	<u>83,34±0,88</u> 79,74±3,34 p=0,397	<u>75,52±0,81</u> 72,80±2,36 p=0,379	<u>55,49±0,70</u> 53,78±1,99 p=0,292
2310-2500	<u>91,79±1,21</u> 86,51±2,49 p=0,094	<u>78,92±1,21</u> 76,17±2,31 p=0,089	<u>73,22±1,12</u> 71,19±1,88 p=0,187	<u>55,73±1,04</u> 53,61±2,40 p=0,131

Примечание: над чертой – данные по желтопыльниковой, под чертой – по краснопыльниковой форме сосны, жирным шрифтом выделены достоверные уровни значимости между ними.

Сравнительный анализ изменчивости морфологических параметров пыльцы краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной в высотном градиенте выявил достоверные отличия по длине тела пыльцевого зерна между высотами 1500 и 2300 м над ур. м. Достоверно значимые различия (при $p=0,005$) между двумя формами сосны также выявлены по высоте тела пыльцы на первом высотном уровне, у желтопыльниковой формы обнаружены меньшие размеры. По высоте воздушного мешка пыльцы различия отмечаются на втором высотном уровне, где наоборот, желтопыльниковая форма отличается более крупными размерами.

Аномалии и качество пыльцы. В результате морфологического анализа пыльцы сосны обыкновенной на исследуемой территории, выявили следующий спектр морфологических изменений: клетки, характеризующиеся наличием аномального числа воздушных мешков (3 воздушных мешка), с 1-м мешком, с разномерными мешками (1 в 2-раза больше второго); пыльцевые зерна с редуцированным телом, недоразвитыми воздушными мешками («воротничковая» форма), «гигантские» пыльцевые зерна (Моллаева, 2017; Моллаева, Темботова, 2022).

Частота встречаемости аномальных пыльцевых зерен в разновысотных выборках сосны Баксанского ущелья варьирует от 7-10 до 17% от общего числа изученных пыльцевых зерен. Высокая встречаемость аномальных пыльцевых зерен наблюдается в окр. п. Эльбрус (17%), минимальная, почти в три раза меньше в Адыр-Су 1 (7%).

Выявлена тесная связь с высотным градиентом таких аномалий как «гигантское тело» ($r = 0,76$ при $p=0,005$) и пыльцы с одним воздушным мешком ($r = 0,72$ при $p=0,005$). Частота встречаемости аномальной пыльцы с тремя воздушными мешками с увеличением высоты мест произрастания, наоборот снижается ($r = -0,65$ при $p=0,005$). Такие морфотипы пыльцы как «редуцированное тело» ($r = -0,16$ при $p=0,005$), «воротничковая форма» ($r = 0,04$ при $p=0,005$) и разно-размерность воздушных мешков пыльцевого зерна ($r = 0,22$ при $p=0,005$) слабо или не коррелируют с высотой.

Гистохимический анализ пыльцевых зерен сосны обыкновенной, с помощью которого определяли их фертильность, показал (рисунок 6.2.), что в большинстве разновысотных выборок сосны преобладает фертильная пыльца.

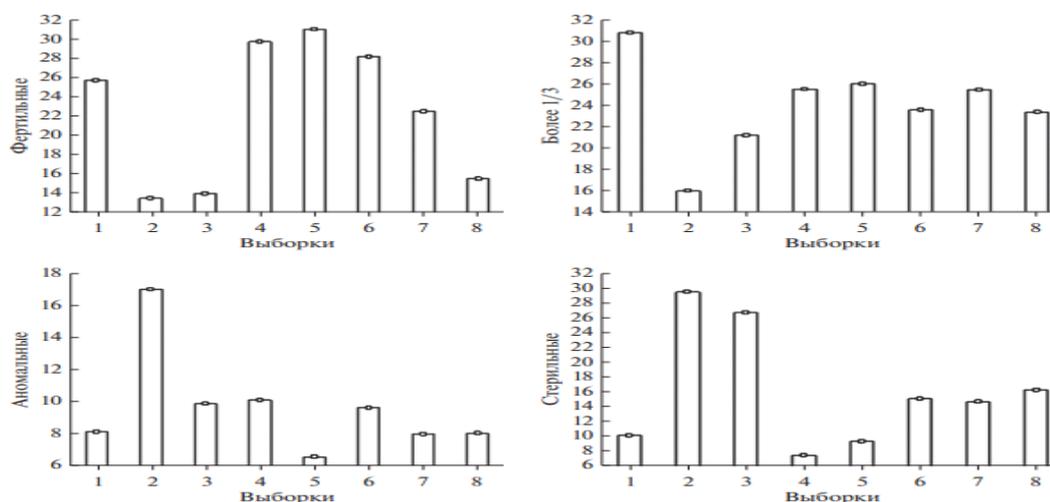


Рисунок 6.2. – Качественные характеристики пыльцевых зерен сосны обыкновенной на исследуемой территории: 1 – В. Баксан; 2 – Эльбрус; 3 – Юсеньги, 4 – Сылтран, 5 – Адыр-Су 1, 6 – Джантуган, 7 – Чегет, 8 – Терскол.

Максимальный процент фертильных пыльцевых зерен (до 31%) был установлен в выборках Адыр-Су 1, Сылтран, Джантуган, минимальный – в выборках, расположенных на высоте 1800 м (Юсеньги и Эльбрус) 13%. Так же отдельно вели подсчет пыльцы, заполненной крахмалом от 1/3 до 2/3 объема клетки (слабо окрашенные), считая их условно фертильными. По процентному соотношению слабоокрашенных пыльцевых зёрен лидирует выборка В. Баксан, где отмечалось небольшое количество фертильных. В исследованных нами естественных насаждениях сосны обыкновенной выявлено потенциально высокое качество пыльцы: во всех выборках процент фертильной пыльцы и пыльцы, содержащих крахмал до 2/3 объема клетки составляет 30%, т.е. около 60 % изученных пыльцевых зерен можно считать жизнеспособными.

По числу стерильных (неокрашенных) клеток «лидирующие позиции» занимают выборки Эльбрус и Юсеньги, где 1/3 зерен являются пустыми по окраске от общего числа изученных клеток. Наименьшее количество стерильных зерен встречается в выборках Сылтран (7%) и Адыр-Су 9%, тогда как в остальных выборках (В. Баксан, Чегет, Терскол) их число составляет до 15%.

6.2. Изменчивость женской генеративной сферы

Форма шишек и семенных чешуй (апофизов). Согласно классификации форм шишек по С.А. Мамаеву (1973), на Центральном Кавказе нами выделены следующие вариации: 1 – узкоконусовидные, 2 – конусовидные, 3 – ширококонусовидные. Частота встречаемости узкоконусовидной формы шишек сосны на ЦК варьирует от 3 (Харбас) до 69,4% (Сылтран), конусовидной формы – от 6,45 (Чегет) до 70% (Хабаз), широкие шишки от 6,45 (Терскол) до 67% (Харбас).

Согласно классификации Л.Ф. Правдина (1964), в пределах ареала сосны обыкновенной на Центральном Кавказе нами отмечены следующие формы апофиза – *f. gibba* и *f. reflexa* и их подгруппы. Наиболее распространенным типом апофиза является *f. reflexa*, крючковидный тип, отмечается во всех выборках, доля которого составляет в среднем 62,7%. В исследуемых выборках сосны обыкновенной наблюдается тренд уменьшения форм *f. gibba* (б) и б₁ и увеличения доли присутствия

формы б₂, с увеличением высоты над уровнем моря, тогда как другими авторами не отмечалось такой зависимости проявления форм апофиза (Погрибный, 2013).

Количественные признаки шишек. На Центральном Кавказе посредством многомерного статистического анализа установлены достоверные различия по комплексу признаков зрелых женских шишек. Максимальные фенотипические дистанции выявлены между географически удаленными выборками Сылтран (1900 м) – Харбас ($D^2= 30,82$) и выборками Черек – Кыртык ($D^2= 28,36$), что согласуется с данными литературы (Филиппова и др., 2006). Наиболее дифференцированной по данным признакам от всех выборок является выборка Харбас. Полученные значения фенотипических дистанций, выявленные между исследуемыми выборками сосны ЦК, свидетельствуют о высокой степени фенотипической дифференциации.

Дискриминантный анализ популяций по высотному градиенту (сгруппированных по высоте мест произрастания) по комплексу признаков шишек выявил совпадение признаков в ординационном поле (рисунок 6.6.), тогда как в широтном градиенте (по ущельям) наблюдается небольшое расхождение. Отчетливо отделяется группа популяций Малкинского ущелья (1).

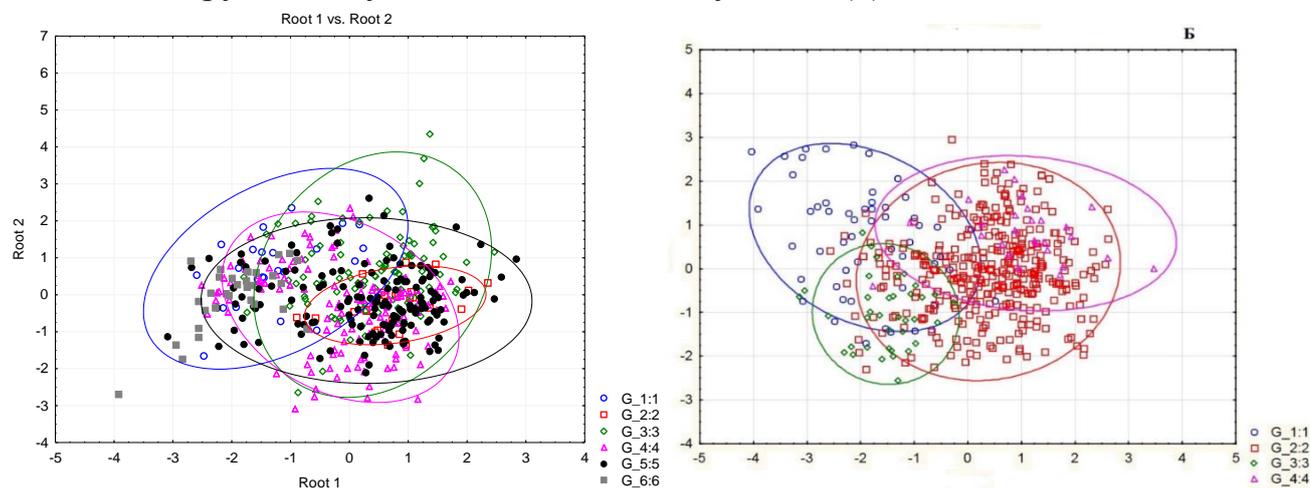


Рисунок 6.6. – Ординация популяций сосны обыкновенной по комплексу фенотипических признаков шишек по высотным уровням (А) и ущельям рек (Б) – Малка (1), Баксан (2), Черек (3), Чегем (4).

Длина и ширина закрытой и раскрытой шишки слабо, но достоверно коррелируют с высотным градиентом ($r = 0,16$; $r = 0,16$; $r = 0,13$), индекс формы шишки и число семенных чешуй такой тенденции не подвержены ($r = 0,04$; $r = 0,03$). С увеличением высоты мест произрастания увеличиваются длина, ширина и высота апофиза ($r = 0,22$; $r = 0,14$; $r = 0,25$), соответственно растет и индекс формы апофиза шишки. Другими словами, так называемый «крючковатый» или «бугорчатый» тип апофиза ярко выражен с высотным градиентом.

При продвижении с северо-запада на юго-восток в широтном градиенте Центрального Кавказа (от р. Малки до р. Черек) уменьшается диаметр закрытой и раскрытой шишек ($r = -0,17$; $r = -0,15$), индекс формы шишки напротив увеличивается ($r = 0,20$). Также коррелируют с широтным градиентом длина и ширина апофиза ($r = 0,15$; $r = 0,14$), соответственно и ИФАШ ($r = -0,17$).

Выход семян в шишке на исследуемой территории в среднем варьирует 7,4 (Кыртык) до 19,6 шт. (Адыр-Су 1). Полнозернистость семян в целом во всех

исследуемых популяциях высокая, варьирует от 72 (Эльбрус) до 93% (В. Баксан, Чегем, Адыр-Су 2, Кыртык), за исключением Харбас, где выход семян равен 0.

6.3. Изменчивость семян

Окраска семян. Все многообразие вариаций окраски семян сосны на Центральном Кавказе было объединено в следующие группы (Рисунок 6.7): 1 – серые (светло-серые, серые); 2 – коричневые семена (светло-коричневые, темно-коричневые); 3 – черные семена (темно-серые); 4 – бежевые; 5 – пестрые семена (коричневые с белыми пятнами, черные с белыми пятнами, бежевые с коричневыми точками).

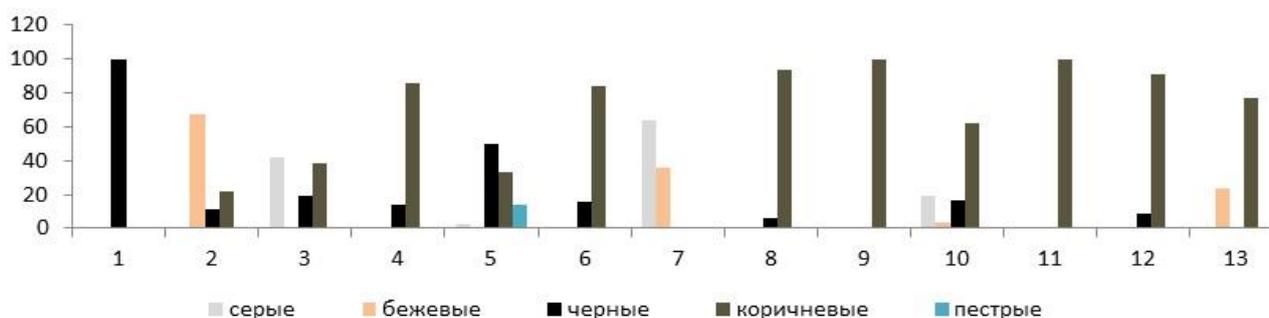


Рисунок 6.7. – Дифференциация разновысотных популяций *Pinus sylvestris* L. на Центральном Кавказе: по окраске семян: 1 – Хабаз, 2 – В. Баксан, 3 – Эльбрус, 4 – Юсеньги, 5 – Сылтран, 6 – Адыр-Су 1, 7 – Чегем, 8 – Черек, 9 – Адыр-Су 2, 10 – Джантуган, 11 – Кыртык, 12 – Чегет, 13 – Терскол.

На исследуемой территории в процентном отношении от общего числа всех изученных семян доминирует коричневая окраска, доля которых в среднем составила 61%. На втором месте черная окраска – 19%, далее идут бежевая окраска (10%) и серая (10%), пестрая (1%) от общего числа изученных семян. Наблюдается закономерность увеличения доли коричневых ($r = 0,67$) и уменьшения черных семян ($r = -0,73$) с высотой мест произрастания сосны обыкновенной, тогда как бежевые ($r = -0,2$), пестрые ($r = -0,2$) и серые ($r = -0,12$) семена не коррелируют.

Морфометрические параметры семян. Длина семян сосны на исследуемой территории достигает 5,38 (Хабаз), крылатки до 17,88 мм (Адыр-Су 2), тогда как по данным определителей, размеры семян сосны не превышают 3-4 мм (Каппер, 1954; Правдин, 1964; Богданов, 1974). Размеры семян сосны на ЦК превышают на 1,5 мм длину семян и на 3,5 мм длину крылатки сосны обыкновенной на Урале (Филиппова и др., 2006). Удлинение крылаток сосны, можно объяснить необходимостью увеличения летательной способности семян в условиях гор Центрального Кавказа. Размеры крылаток имеют важное адаптивное значение, так как выполняют функцию распространения семян как по воздуху, так и по воде (Санников, 2010). Линейные параметры семян связаны с длиной шишки ($r=0,18$, при $p=0,005$), что согласуется с данными литературы (Луганская и др., 2002).

Полученные результаты исследования количественных показателей семян *P. sylvestris* на ЦК доказывают общую закономерность увеличения средних размеров семян и крылаток в широтном и высотном диапазоне. Фенотипическое расстояние Махаланобиса (D^2) по комплексу морфологических признаков семян в исследуемых популяциях сосны на ЦК не превышает 10,8-13,6, что в целом свидетельствует о слабой фенотипической дифференциации выборок по данному признаку.

Качественные показатели семян. В среднем масса 1000 семян сосны на ЦК составляет 8,26 г., что в 1,5 раза больше массы семян сосны на Урале (Луганская, 2001), что также подтверждает предположение об уменьшении массы семян при продвижении с севера на юг (Правдин, 1964; Черепнин, 1978; Путенихин, Фарушкина, 2004). Уровень внутривидовой изменчивости массы 1000 шт. семян сосны на Центральном Кавказе характеризуется низким и очень низким уровнем изменчивости по шкале С.М. Мамаева (1973), за исключением выборки Чегет, где отмечается средний уровень изменчивости. Данный показатель изменчивости массы семян на исследуемой территории превышает аналогичный для популяций сосны в Сибири на 4,30% в сравнении с данными В.Л. Черепнина (1980) и Т.Н. Новиковой и С. Жамъсурен (2007).

Всхожесть и энергия прорастания семян у более 50% исследуемых разновысотных популяций сосны на ЦК укладываются в рамках ГОСТ. Высокие значения всхожести и энергии прорастания семян выявлены в выборках Черек (100%) и Адыр-Су 2 (97%), Адыр-Су 1 (70%) (рисунок 6.8).

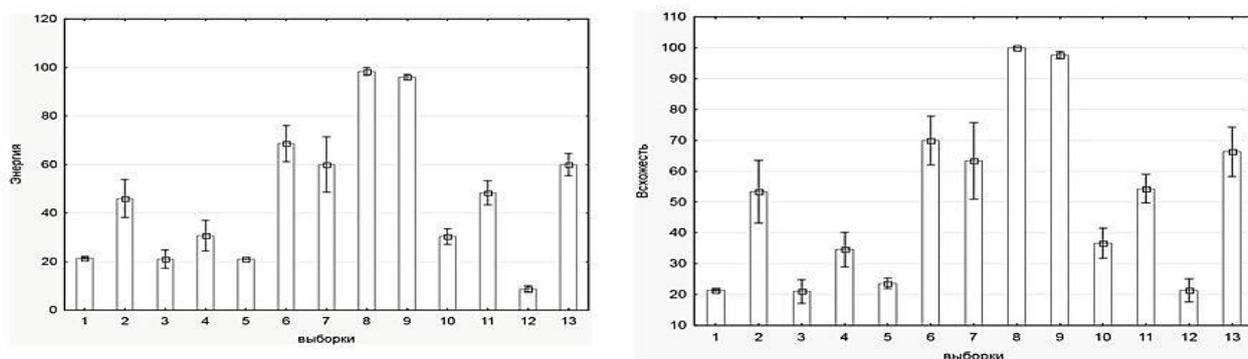


Рисунок 6.8. –Энергия прорастания и всхожесть семян сосны обыкновенной на Центральном Кавказе

Невысокие значения всхожести семян в выборках Эльбрус, Хабаз, Чегет, Сылтран (23%), вероятно, обусловлены микроклиматическими особенностями ущелий ЦК. Колебания температуры воздуха в период формирования семян в высокогорных условиях определяют их качество (Некрасова, 1957). О влиянии микроклиматических условий мест произрастания на формирование семян свидетельствуют и различия в сроках фаз в исследуемых разновысотных популяциях сосны, отмеченные нами ранее (Моллаева, 2015; Моллаева, Темботова, 2019).

6.4. Морфологические признаки хвои и побега

По результатам исследования изменчивости длины и ширины хвои в 14 ценопопуляциях сосны на Центральном Кавказе, наиболее длинная хвоя отмечается в Баксанском ущелье, где данный параметр изменяется от $59,99 \pm 1,93$ (Терскол, В. Баксан) до $80,43 \pm 1,57$ мм (Сылтран), причем в условиях высокогорий (с 1900 м) наблюдается тренд уменьшения длины хвои с поднятием в горы; минимальная величина длины – в ущелье р. Малка, где меняется от $41,00 \pm 1,21$ (Джилы-Су) до $65,24 \pm 1,79$ мм (Хабаз).

Максимальные значения ширины хвои отмечены нами в Джантугане ($3,41 \pm 0,01$ мм), минимальные – в ущелье Харбас ($1,24 \pm 0,02$ мм). Коэффициент индивидуальной изменчивости средней длины хвои в популяциях сосны обыкновенной на исследуемой территории варьирует в пределах от 7,4% в выборке Адыр-Су 2 до 19,4%

в выборке Терскол, что соответствует низкому и среднему уровням изменчивости. Длина хвои в исследуемых разновысотных выборках уменьшается с поднятием в горы ($r = -0,50$, при $p=0,005$), ширина такой тенденции не подвержена.

Анализ годичного прироста побегов показал высокую вариабельность данного признака на исследуемой территории, длина годичного побега в изучаемых ценопопуляциях сосны с высотным градиентом уменьшается от 59 Хабаз до 30,49 мм в Терсколе (рисунок 6.9). Минимальные показатели площади поверхности хвои и высокие значения индекса охвоенности побегов отмечаются на первом и втором высотном уровнях произрастания сосны, однако, хвоя здесь недолговечна. Популяции сосны третьего и четвертого высотного уровней характеризуются высокими значениями площади поверхности хвои и возраста, однако здесь уменьшается длина и охвоенность побегов. Уменьшение густоты охвоения побегов сосны на исследуемой территории, вероятно, компенсируется увеличением площади фотосинтезирующей поверхности хвои, как результат адаптации к эколого-географическим условиям района исследования.

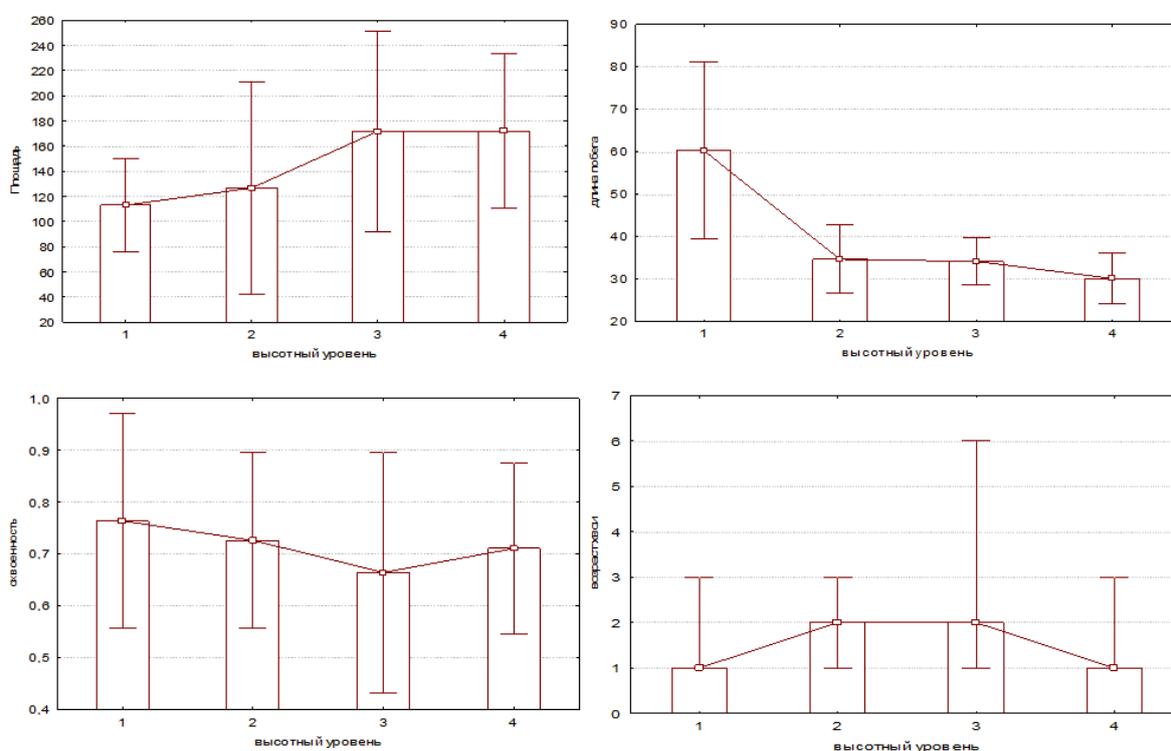


Рисунок 6.9. – Динамика изменчивости площади поверхности и возраста хвои, длины и охвоенности побегов *Pinus sylvestris* L в высотном градиенте Центрального Кавказа: 1 - 1200-1500 м; 2 - 1800-2000 м; 3 - 2100-2400 м; 4 - 2500 м.

По предварительным результатам, с увеличением высоты мест произрастания сосны на исследуемой территории наблюдается уменьшение длины побега ($r = -0,54$, при $p=0,005$), что согласуется с литературными данными. Индекс охвоенности побега в исследуемых выборках сосны изменчив в пределах от $0,51 \pm 0,04$ (Чегет) до $0,91 \pm 0,04$ (Хабаз), корреляции густоты охвоения с высотным градиентом в условиях гор Центрального Кавказа не наблюдается ($r = 0,21$, при $p=0,005$).

Масса сухой хвои в исследуемых разновысотных выборках сосны обыкновенной варьирует значительно от $2,85 \pm 0,35$ (Харбас) до $5,89 \pm 0,05$ г (Сылтран).

Данный параметр коррелирует с размерами хвои ($r = 0,51$, $r = 0,34$ при $p=0,005$), с высотным градиентом корреляции не обнаружено ($r = 0,09$, при $p=0,005$).

Продолжительность жизни хвои в выборках Хабаз, Баксан, Юсеньги, Харбас, Джантуган, Терскол, составляет всего 3 года, а в выборках Сылтран, Черек, Адыр-Су 1, Адыр-Су 2, Кыртык - 4 года, лидирует по долговечности хвои Чегет – 5-6 лет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В природных популяциях *P. sylvestris* L. на Центральном Кавказе (в пределах КБР) выявлен слабый генетический полиморфизм. Уровень дистанцированности выборок, согласно шкале популяционно-таксономических категорий (Санников и др., 2003), соответствует локальным популяциям.

На Центральном Кавказе выявлена 100% степень устойчивой многолетней фенологической репродуктивной изоляции разновысотных ценопопуляций сосны при разности их альтитуд 350-500 м и более. При снижении высотного градиента до 100 м над ур. м. между ними фенологическая изоляция сокращается (до 18%). Выявлена корреляция репродуктивной изоляции с высотой местности, как комплекса факторов и в первую очередь, температурой воздуха в период пыления-«цветения» сосны.

Анализ изменчивости морфометрических показателей пыльцы краснопыльничковой и желтопыльничковой форм *P. sylvestris* в высотном градиенте ЦК не выявил четкой линейной зависимости с высотой мест произрастания. При этом, частота встречаемости красно-пыльничковой формы растет с увеличением высоты над уровнем моря, достигая 33% в самой высокогорной выборке.

В природных ценопопуляциях сосны на ЦК выявлено 6 морфотипов пыльцы, частота встречаемости которых коррелирует с высотным градиентом, при этом наиболее выраженная связь отмечается между такими аномалиями пыльцы как «гигантское тело», «с одним воздушным мешком» и «с тремя воздушными мешками». В исследуемых выборках сосны отмечено потенциально высокое качество пыльцы (60%), процент аномальности составляет лишь 10-17% от общего числа. Корреляции фертильности пыльцевых зерен сосны в градиенте высоты местности не наблюдается.

На основании многомерного статистического анализа установлены достоверные различия по комплексу признаков зрелых женских шишек. Полученные значения фенотипических дистанций свидетельствуют о высокой степени фенотипической дифференциации. Репродуктивный потенциал шишек в разновысотных ценопопуляциях сосны высокий, полнозернистость семян в шишках составляет 72-93%. Индекс формы шишки коррелирует с высотой местности, такая же тенденция сохраняется и для апофиза шишки. Формовое разнообразие апофизов шишек сосны на исследуемой территории представлено формами *f. gibba* и *f. reflexa*, наиболее распространенным типом апофиза является *f. reflexa*, крючковидный тип, отмечается во всех выборках, доля которого составляет в среднем 62,7%.

Результаты исследования количественных показателей семян сосны на ЦК подтверждают общую закономерность увеличения средних размеров семян и крылаток в широтном и высотном диапазоне. Фенотипическое расстояние Махаланобиса (D2) по комплексу морфологических признаков семян в исследуемых популяциях сосны на Центральном Кавказе не превышает 10,8-13,6, что в целом свидетельствует о слабой фенотипической дифференциации выборок по данному признаку. Всхожесть и энергия прорастания семян у более 50% исследуемых

разновысотных ценопопуляций сосны на исследуемой территории составляет 54-100%, что укладывается в рамках ГОСТ. Выявлено наличие связи энергии прорастания и всхожести с высотой местности; с годовыми осадками, со среднегодовой температурой – нет.

Результаты исследования морфометрических показателей ассимиляционного аппарата сосны в условиях Центрального Кавказа показывают зависимость с высотой мест произрастания – с увеличением высоты наблюдается уменьшение длины хвои и побега, что согласуется с данными по изменчивости хвои в широтном и высотном градиенте (Правдин, 1964; Бендер и др., 2013; Steven, Carlisle, 1953).

Коэффициент корреляции между значениями фенетической (D2) и генетической дистанций (DN78) сосны довольно высок, по сравнению с корреляцией DN78 со степенью репродуктивной изоляции. Наличие связи между полученными данными генетических и фенетических дистанций на примере разновысотных ценопопуляций сосны Центрального Кавказа, свидетельствует о согласованности результатов комплексного подхода (генетические и фенетические методы) изучения, что дает возможность его применения в изучении изменчивости ценопопуляций древесных видов растений.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ и входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования

1. **Mollaeva, M.Z.** The Pollen Quality and Anomalies of the Scots Pine in the Central Caucasus / M.Z. Mollaeva, F.A. Tembotova // *Biology Bulletin*. – 2022. – Vol. 49, № 3. – PP. 169–174.

2. Pshegusov, R. Ecological niche modeling of the main forest-forming species in the Caucasus / F. Tembotova., V. Chadaeva., Y. Sablirova, **M. Mollaeva**, A. Akhomgotov // *Forest Ecosystems*. – 2022. – V.9, №1. – P. 100019.

3. **Моллаева, М.З.** Морфометрические параметры ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в горах Центрального Кавказа / М.З. Моллаева // *Лесоведение*. – 2021. – Т.4, №4. – С. 406-414.

4. **Mollaeva, M.Z.** Genetic Differentiation of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) Populations along the Altitudinal Gradient in the Central Caucasus (within Kabardino-Balkaria) / M.Z. Mollaeva, O.E. Cherepanova, F.A. Tembotova, S.N. Sannikov // *AIP Conference Proceedings*. – 2019. – P. 030014 (1-4).

5. Темботова, Ф.А. Исследования лесов Северного Кавказа в ИЭГТ РАН: История вопроса и перспективы исследований / Ф.А. Темботова, Р.Х. Пшегусов, Ю.М. Саблирова, **М.З. Моллаева**, А.З. Ахомготов, З.Т. Бербекова // *История науки и техники*. – 2019. – №8. – С. 69-78.

6. Темботова, Ф.А. Изменчивость пыльцы краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории НП «Приэльбрусье» (Центральный Кавказ) / Ф.А. Темботова, **М.З. Моллаева**, Р.Х. Пшегусов // *Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки*. – 2017. – №4. – С. 55-61.

7. Petrova, I.V. Genogeography of *Pinus sylvestris* L. populations in the Greater Caucasus and Crimea / I. V. Petrova, S. N. Sannikov, N. S. Sannikova, V.S. Farzaliev, **M.Z.**

Mollaeva, E.V. Egorov // Russian Journal of Ecology. – 2017. – Vol. 48, No 6. – P. 524-531.

8. Саблирова, Ю.М. Картографирование сосновых лесов на территории Национального парка «Приэльбрусье» с использованием данных космической съемки / Ю.М. Саблирова, Р.Х. Пшегусов, **М.З. Моллаева**, Е.М. Хакунова // Известия Самарского научного центра РАН. – 2016. – Т. 5(2). – С. 356-361.

9. **Моллаева, М.З.** Репродуктивная фенологическая изоляция разновысотных популяций сосны Коха на Центральном Кавказе (в условиях Баксанского ущелья) / М.З. Моллаева // Известия Самарского научного центра РАН. – 2015. – №4(2), Т.17. – С. 370-375.

Публикации в других изданиях

10. **Моллаева, М.З.** Продолжительность жизни хвои сосны обыкновенной в условиях гор Центрального и Западного Кавказа) / М.З. Моллаева // Горные экосистемы и их компоненты. – Нальчик, 2021. – С. 42.

11. **Моллаева, М.З.** Посевные качества семян *Pinus sylvestris* L в условиях гор Центрального Кавказа / М.З. Моллаева, Ф.А. Темботова // Горные экосистемы и их компоненты. – Нальчик, 2021. – С.43-44.

12. Темботова, Ф.А. Предварительные результаты радиоэкологических исследований хвойных пород на примере сосны обыкновенной / Ф.А. Темботова, А.М. Гангапшев, **М.З. Моллаева**, В.В. Казалов // Горные экосистемы и их компоненты. – Нальчик, 2021. – С. 55-56.

13. Пшегусов, Р.Х. Модели экологических ниш видов-эдификаторов основных лесов на Кавказе / Р.Х. Пшегусов, Ф.А. Темботова, Ю.М. Саблирова, **М.З. Моллаева**, А.З. Ахомготов // Горные экосистемы и их компоненты. – Нальчик, 2021. – С.47-48.

14. **Моллаева, М.З.** Аномалии пыльцы *Pinus sylvestris* L в условиях гор Центрального Кавказа / М.З. Моллаева // Современные подходы и методы в защите растений: Материалы II Междунар. науч.-практ. конф. – Екатеринбург, 2020. – С. 220-222.

15. **Моллаева, М.З.** Морфологические параметры хвои сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в условиях гор Центрального Кавказа / М.З. Моллаева, Ф.А. Темботова // Горные экосистемы и их компоненты. – Нальчик, 2019. – С. 81

16. **Моллаева, М.З.** Фенологическая изоляция разновысотных популяций *Pinus sylvestris* L на северном макросклоне Центрального Кавказа / М.З. Моллаева, Ф.А. Темботова // Горные экосистемы и их компоненты. – Нальчик, 2019. – С. 82.

17. Темботова, Ф.А. Особенности пространственного распределения сосновых лесов в условиях Центрального Кавказа / Ф.А. Темботова, Ю.М. Саблирова, **М.З. Моллаева**, Р.Х. Пшегусов // Актуальные вопросы биогеографии: Материалы Междунар. конф. - Санкт-Петербург, 2018. – С. 403-405.

18. **Моллаева, М.З.** Генетическая дифференциация разновысотных популяций сосны обыкновенной на Центральном Кавказе / М.З. Моллаева, Ф.А. Темботова, О.Е. Черепанова, С.Н. Санников // Современные подходы и методы в защите растений: Материалы Всеросс. науч.-практ. конф. с междунар. участием. – Екатеринбург, 2018. – С. 182-183.

19. **Моллаева, М.З.** Морфологические изменения пыльцы сосны обыкновенной на Центральном Кавказе // Современные проблемы экспериментальной ботаники. – Минск, 2017. – С. 192-195.

20. **Моллаева, М.З.** Краснопыльниковая и желтопыльниковая форма сосны обыкновенной в условиях Баксанского ущелья / М.З. Моллаева // Горные экосистемы и их компоненты. – Махачкала: «АЛЕФ», 2017. – С. 58

21. **Моллаева, М.З.** Изученность сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. на Кавказе / М.З. Моллаева // Материалы V Всеросс. конф. с междунар. участием, посвященной 25-летию научной школы чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 20-летию Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова КБНЦ РАН. – Нальчик, 2014. – С. 166.

22. **Моллаева, М.З.** Изменчивость морфологических параметров хвои в разновысотных популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях Баксанского ущелья / М.З. Моллаева, Ф.А. Темботова, Р.Х. Пшегусов // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия Кавказа: Материалы Междунар. конф. – Сухум, 2016. – С. 320-325

23. Petrova I.V. Allozyme polymorphism and differentiation of *Pinus sylvestris* L. populations in Greater Caucasus / I.V. Petrova, S.N. Sannikov, F.A. Tembotova, V. S. Farzaliev, M.Z. Mollaeva // Innovative Approaches to conservation of biodiversity: International Conference. – Baku, 2016. – С. 73

24. **Моллаева, М.З.** Репродуктивная фенологическая изоляция разновысотных популяций сосны Коха на Центральном Кавказе (на территории НП «Приэльбрусье») // Материалы III (XI) Междунар. Ботанической конф. молодых ученых. – СПб, 2015. – С. 154

25. Саблирова, Ю.М. Особенности естественного возобновления *Pinus kochiana* под пологом леса в Национальном парке «Приэльбрусье» / Ю.М. Саблирова, **М.З. Моллаева** // Материалы III (XI) Междунар. Ботанической конф. молодых ученых. – СПб, 2015. – С. 155

26. **Моллаева, М.З.** Изученность сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. на Северном Кавказе / М.З. Моллаева // Горные экосистемы и их компоненты. – Нальчик, 2014. – С. 166-167.

Отзывы на автореферат просим направить в 2 экземплярах по адресу: 620100 г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37 Уральский гос. лесотехнический университет, ученому секретарю диссертационного совета 24.2.424.02 Магасумовой А.Г. E-mail: dissovet.usfeu@mail.ru

Подписано в печать “___” _____ 2023. Объем 1.0 авт.л. Заказ № _____. Тираж 100. 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37. ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университете». Сектор оперативной полиграфии РИО