

На правах рукописи

МУЗАФАРОВА АЛЬБИНА АЛЕКОВНА

**ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРОЦЕССОВ
ЛЕСОВОЗОБНОВЛЕНИЯ НА ОТВАЛАХ ГОРНОДОБЫВАЮЩИХ
ПРЕДПРИЯТИЙ ЦВЕТНОЙ МЕТАЛЛУРГИИ**

Специальность 03.00.16 – Экология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Уфа - 2006

Работа выполнена в Институте биологии Уфимского научного центра РАН,
Сибайском институте (филиале) Башкирского государственного
университета

Научный руководитель: доктор биологических наук
Кулагин Андрей Алексеевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Путенихин Валерий Петрович
кандидат биологических наук
Федоров Николай Иванович

Ведущая организация: **Филиал ФГУ ВНИИЛМ,**
Татарская лесная опытная станция

Защита состоится «21» декабря 2006 г. в 14:00 часов на заседании
регионального диссертационного совета КМ 002.136.01 при Институте
биологии Уфимского научного центра РАН по адресу: 450054, г.Уфа,
Проспект Октября, 69, тел./факс (3472) 35-53-62, e-mail ib@anrb.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии
Уфимского научного центра РАН

Автореферат разослан «___» ноября 2006 г.

Ученый секретарь регионального диссертационного
совета, кандидат биологических наук:

Уразгильдин Р.В.

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Разработка рудных полезных ископаемых на Южном Урале в течение нескольких веков привела к образованию крупных горнодобывающих предприятий. Башкирское Зауралье – один из основных регионов-поставщиков концентрата медно-колчеданных руд металлургическим предприятиям России. Доля Республики Башкортостан в общероссийской добыче меди и цинка составляет 12 и 50 %, соответственно (Экономическая энциклопедия..., 2004). Однако из-за более чем 50-летней деятельности, больших масштабов добычи и обогащения руд в зоне деятельности местных комбинатов образовались значительные по площади нарушенные земли (отвалы, хвостохранилища). Они, наряду с прямыми выбросами поллютантов, являются источниками техногенного загрязнения и изменений всех компонентов окружающей среды - вод, почв, растительности и животного мира (Мамаев, 1969; Большаков и др., 1978; Сергейчик, 1981; Хазиев и др., 2000), а также приводят к обострению социально-экономических проблем (Ярмухаметов, Янбаев, 2003). Следовательно, рекультивация таких техногенных территорий является актуальной задачей (Застенский, 1981; Андрющенко и др., 1982; Кулагин и др., 2000). Одним из основных ее способов, безусловно, является лесная рекультивация (Калинин, 1974; Баранник, 1974; Колесников и др., 1976; Ковалев, Баранник, 1981; Моторина и др., 1982). К сожалению, на отвалах горнодобывающих предприятий цветной металлургии Башкирского Зауралья таких работ практически нет из-за экономических и технологических причин, они осложнены здесь засушливостью климата, более того, практически не имеют необходимого научного обоснования. Кроме того, не исследована опасность деградации имеющегося генофонда природных популяций древесных растений, которая является одним из наиболее опасных последствий промышленного загрязнения (Коршиков, 1996; Янбаев, 2002), при лесовозобновлении на отвалах. Это в последующем может уменьшить их способность к адаптации в изменяющихся условиях среды (Scholz et al., 1989).

Поэтому исследования, направленные на изучение процессов и перспектив естественного зарастания отвалов древесными растениями, на использование полученной информации для лесной рекультивации, являются актуальными.

Цель исследований – провести эколого-генетический анализ процессов лесовозобновления техногенных территорий горнорудной промышленности березой повислой и сосной обыкновенной на примере отвалов двух крупнейших предприятий Башкирского Зауралья – Башкирского медно-серного и Учалинского горно-обогатительного комбинатов.

Задачи исследований:

1. Выявить закономерности пространственного размещения подроста при лесовозобновлении на отвалах;

2. Исследовать генетическую дифференциацию выборок подростка березы повислой и сосны обыкновенной на отвалах этих комбинатов, сравнить их генетическую структуру с генофондом близлежащих популяций;

3. Рассмотреть основные закономерности формирования микропространственной структуры генетической изменчивости у подростка на отвалах;

4. Предложить меры для лесной рекультивации техногенных территорий комбинатов.

Научная новизна работы. Впервые изучена генетическая изменчивость и дифференциация сосны обыкновенной и березы повислой при лесовозобновлении промышленных отвалов. Показаны различия степной и лесостепной зон при формировании пространственной и генетической структуры подростка на техногенных землях. В степной зоне формирование генофонда у подростка березы повислой идет под влиянием «материнского эффекта» первого поколения лесовозобновления.

Защищаемые положения:

1) Лесовозобновление техногенных территорий испытывает относительно большое влияние степени доступности семенного материала от окружающих насаждений;

2) На техногенных землях в лесостепи, по сравнению со степной зоной, воспроизводится генофонд природных популяций, межвыборочная генетическая дифференциация групп подростка на отвалах выражена меньше.

Практическая значимость работы. Полученные результаты работы могут быть использованы в качестве научного обоснования практических мер по рекультивации промышленных отвалов. Предложены рекомендации для увеличения ее эффективности в степной зоне. В лесостепи отвалы можно рекомендовать оставлять для естественного лесовозобновления. Материалы диссертации могут быть использованы при ведении образовательной деятельности в учреждениях высшего и среднего специального образования биологического и лесохозяйственного профилей. Теоретические и практические результаты исследований используются для чтения специальных курсов «Популяционная генетика», «Природопользование» и «Экономика природопользования» студентам Сибайского института (филиала) Башкирского государственного университета.

Апробация работы. Основные результаты диссертации докладывались и обсуждались на Всероссийской научно-практической конференции (Пенза, 2005), ежегодной всероссийской научно-практической конференции «Дни науки-2005» (Белгород, 2005); научно-практической конференции, посвященной 80-летию Татарской лесной опытной станции ВНИИЛМ (Казань, 2006), научных конференциях Сибайского института БашГУ «Неделя науки» (Сибай, 2003; 2004; 2005; 2006).

Организация исследований. Исследовательская деятельность осуществлялась согласно плановым научно-исследовательским работам Института биологии Уфимского научного центра РАН, при финансовой поддержке и в рамках выполнения проектов РФФИ № 02-04-97909, 02-03-

97913, 05-04-97901, 05-04-97903, 05-04-97906, 05-04-97922, гранта № 30/1 Академии наук Республики Башкортостан по теме «Формирование стратегии комплексного освоения месторождений цветных металлов в Башкирском Зауралье» (2005 г.) и хоздоговора № 70/88 от 27.02.2003 г. с ОАО «Башкирский медно-серный комбинат».

Личное участие автора. Автором определены цель и задачи работы, лично проведены полевые и лабораторные исследования, анализ и обобщение результатов.

Публикации. Основные результаты диссертации опубликованы в **9 печатных работах** (в том числе 1 – в журнале, рекомендованном ВАК), одна статья находится в печати.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав и выводов, списка литературы, включающего 255 наименований (в том числе 138 - зарубежных авторов). Основной текст изложен на 147 страницах, включает 9 таблиц и 21 рисунок..

Глава 1. Эколого-генетические аспекты адаптации древесных растений к экстремальным лесорастительным условиям.

Произведен литературный обзор работ по изучению изменений генофонда популяций древесных растений при промышленном загрязнении. Рассмотрены публикации других авторов по проблемам лесной рекультивации промышленных отвалов, проанализированы основные методические подходы и полученные результаты. На основе критического анализа литературных данных определены методология и основные направления исследований.

Глава 2. Материалы, методы и объекты исследований

Исследования проводились на восточной части Республики Башкортостан – Башкирском Зауралье. Приводится описание природно-климатических условий региона исследований (Крашенинников, Кучеровская-Рожанец, 1941; Тахаев, 1959; Тайчинов, Бульчук, 1975; Мукатанов, 1982; Хазиев и др., 1995; и др.). Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris L.*) и береза повислая (*Betula pendula Roth.*) здесь являются наиболее распространенными лесообразователями. У них детально изучена адаптация к техногенному загрязнению с использованием лесоводственных, морфолого-анатомических, физиологических и биохимических методов (Кулагин, 1985). Кроме того, генетическая структура природных популяций этих видов исследована также подробно (Янбаев и др., 2000), что позволяет использовать эту информацию в качестве «точки отсчета». Дополнительным аргументом в пользу выбора данных объектов исследований было то, что именно эти два вида доминируют среди древесных в государственном лесном фонде и на техногенных территориях. В Башкирском Зауралье такие территории образованы в основном Учалинским горно-обогатительным (УГОК) и Башкирским медно-серным комбинатом (БМСК), ныне включенным в состав УГОК и переименованный в Сибайский филиал УГОК (далее для удобства

обозначаем как БМСК, так как основные исследуемые нами техногенные территории образованы именно им).

Естественная растительность, формирующаяся на промышленных отвалах оценивалась с точки зрения формирования растительного покрова. Выбор участков, закладка и описание пробных площадей проводились с учетом известных и общепринятых методических подходов (Сукачев, 1966; Алексеев и др., 1990).

На относительно выровненных элементах по всему периметру отвалов (в нижней ее части) БМСК произведен сплошной перемер подроста на полосе шириной 100 м. У него определялись такие габитуальные признаки, как диаметр на уровне корневой шейки и на высоте груди (для экземпляров с диаметром на 1.3 м 4 см и больше), высота кроны и общая высота. Кроме того, аналогичные измерения выполнены на трансекте север-юг шириной 100 м. Такой же перемер по периметру на первом внешнем уступе террас отвалов произведен и в УГОК. Всего исследован подрост на 10 пробных площадях, расположенных на северной и восточной границах отвалов. На остальных экспозициях проведено рекогносцировочное обследование.

С целью оценки степени пригодности вскрышных пород к лесовозобновлению и способности древесных растений к естественной рекультивации, у подроста сосны обыкновенной на отвалах измерена величина годичного прироста в высоту верхушечного побега. Полученные результаты сравнивались с аналогичными данными подроста примерно одинакового возраста, произрастающего под пологом близлежащего соснового насаждения. У березы повислой на отвалах измерена величина радиального годичного прироста. Стандартные статистические анализы при этом выполнены при помощи программы "STATISTICA 6.0" (версия 6.0.), а также MS EXCEL.

Для эколого-генетического анализа в качестве маркеров выбраны изоферменты, обладающие рядом достоинств - онтогенетической стабильностью, кодоминантным наследованием аллозимов, относительно простой дешифровкой фенотипов и производительностью анализов (Gregorius, 1989). Всего для решения поставленных задач использованы 26 выборок, включающих 950 особей (средний объем выборки - 37 особей). Краткое обозначение пробных площадей включало район исследования, вид, возрастное состояние, порядковый номер и местоположение. Например: Усп-2о - Учалы, сосна (или береза), подрост (или деревья), 2 выборка на отвале (или под пологом леса). При изучении сосны обыкновенной использовали изоферменты аспартаминотрансферазы (ААТ, кодовый номер фермента 2.6.1.1), глутаматдегидрогеназы (GDH, 1.4.1.2), 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (6-PGD, 1.1.1.44), лейцинаминопептидазы (LAP, 3.4.11.1) и аланинаминопептидазы (AAP, 3.4.11.2), шикиматдегидрогеназы (SKDH, 1.1.1.25.) и глутаматдегидрогеназы (GDH, 1.4.1.2.). При анализе изоферментов березы повислой использовали изоферменты лейцинаминопептидазы (LAP, 3.4.11.1) и аланинаминопептидазы (AAP, 3.4.11.2), НАДНдегидрогеназы (NADHDH,

1.6.99.1.) и неспецифических эстераз (EST, 3.1.1...). При изучении генетической структуры популяций анализировали изменчивость только полиморфных локусов, генетический контроль которых подробно изучен для сосны обыкновенной и березы повислой с подробным описанием методик лабораторного анализа (Янбаев, 2002). Разделение изоферментов проводили методом диск-электрофореза в вертикальных пластинах 7.5 %-ного полиакриламидного геля с рН разделяющего геля 8.9 (Davis, 1964; Ornstein, 1964). Гистохимическое выявление зон ферментативной активности после электрофореза проводили по стандартным методикам (Корочкин и др., 1977) с некоторыми нашими модификациями.

При анализе уровня генетической изменчивости использовались наиболее популярные в популяционной генетике параметры: частота аллелей и генотипов, ожидаемая (H_e) и наблюдаемая (H_o) гетерозиготность, индекс фиксации Райта F (коэффициент инбридинга), среднее число аллелей на локус A и доля полиморфных локусов (в том числе с введением критериев полиморфности). Эти параметры, генетическое расстояние Нея D , а также показатели F -статистики Райта F_{is} , F_{it} и F_{st} (Wright, 1969) вычисляли с использованием компьютерной программы BIOSYS-1 (Swofford, Selander, 1981). Для автокорреляционного анализа использована компьютерная программа Spatial Genetic Software SGS (Visual Basic V. 5.0). Статистическая оценка степени структурированности генетической изменчивости оценивалась по индексу Морана I (Sokal, Wartenberg, 1983) с помощью теста для определения статистической достоверности отклонения фактического пространственного распределения генотипов от их случайного размещения.

ГЛАВА 3. Лесовозобновление на промышленных отвалах.

Дана характеристика подроста древесных растений, произрастающих на отвалах УГОК и БМСК. В результате осмотра территории установлено, что на большей их части поселение растений затруднено из-за комплекса причин: отсутствия почвы, неблагоприятных аэро- и гидрологических режимов грунта, его крупнообломочного механического состава и подвижности, видимо, особой фитотоксичности отдельных участков. На самых крутых откосах отвалов самосев практически отсутствует, видимо из-за осыпания грунта и смыва. В то же время, на относительно выровненных элементах по всему периметру отвалов имеются куртины подроста и молодняка древесных растений разной густоты. Это, как правило, дренированные переувлажненные местообитания с мелкоземом на всех экспозициях, кроме южного. Внутренняя зона отвалов зарастает менее успешно. Это может быть связано, кроме физико-химических особенностей грунтов, дефицитом семян – на топографически более высокие участки может быть затруднен их залет.

В результате исследования численности подроста и молодняка на отвалах БМСК (таблица 1) было установлено, что соотношение особей березы повислой, тополя бальзамического и сосны обыкновенной описывается составом Б (82.04%): Т (10.51):С (7.45). Встречаемость подроста

березы повислой на трансекте резко убывает в направлении «север-юг» на первых 300 м (на расстоянии около 2 км от северного края отвалов имеется естественное насаждение) и далее начинает случайно флуктуировать. Этой закономерности в случае немногочисленных особей тополя бальзамического и сосны обыкновенной нет – они распределены по периметру отвалов случайным образом. У березы повислой средняя высота изменяется, в зависимости от расположения на разных частях трансекты, от 2.7 ± 0.6 до 6.1 ± 1.8 м, диаметр на высоте груди от 1.3 ± 0.3 до 5.7 ± 1.0 см, диаметр у основания ствола от 2.8 ± 0.3 до 9.6 ± 1.2 см. Для сосны обыкновенной эти изменения составили $1.3 \pm 0.3 - 2.2 \pm 0.7$ м, $0.8 \pm 0.5 - 4.5 \pm 0.5$ см и $3.5 \pm 0.7 - 9.5 \pm 1.5$ см, соответственно. В пределах каждой части трансекты высока вариабельность изученных признаков – коэффициент вариации для березы повислой изменяется в пределах 65.5 – 86.3 %% (высота подроста), 68.1 – 203.5 (диаметр на высоте груди), 39.4-144 %% (диаметр у основания ствола).

В зоне деятельности УГОК пространственное распределение подроста также сильно зависит от местоположения. Лесовозобновление происходит преимущественно по краям отвалов всех экспозиций, кроме южного, где численность подроста сравнительно низка. Наблюдается более пропорциональная, по сравнению с отвалами БМСК, представленность разных возрастных групп подроста и молодняка. Изменчивость габитуальных признаков на отвалах двух комбинатов близка, что, по видимому, можно объяснить их практически одинаковым периодом деятельности. В целом состав пород на восточной окраине отвалов, как установлено нами на примере 10 пробных площадей, С (73.9 %) : Б (22.1%). Но при этом выявлено большое многообразие местоположений по встречаемости подроста и молодняка изученных видов, что частично демонстрируют данные таблицы 2. Особенность этой местности в том, что там к отвалам вплотную подступают естественные насаждения сосны и березы. На склонах других экспозиций доминирует береза повислая. Тополь бальзамический встречается на разных частях отвалов единично.

На отвалах обоих комбинатов максимальный выявленный нами возраст молодняка сосны обыкновенной и березы повислой достигает до 35 лет (определено подсчетом годовых колец модельных растений). Это свидетельствует о том, что лесовозобновление отвалов началось спустя небольшой период времени после их образования.

Установлено, что вскрышные породы отвалов потенциально пригодны для лесовозобновления, а сосна обыкновенная и береза повислая демонстрируют относительно высокий годичный прирост по высоте и диаметру. Первый вид способен обеспечить (таблица 3) даже более высокий прирост в высоту, чем под подрост пологом леса. В среднем за 11 лет на отвалах прирост верхушечного побега составил 14.6 см, в контроле – 11.3 см. Различия статистически достоверны при $P < 0.05$. Это справедливо во все годы, кроме двух первых изученных лет. У березы повислой на отвалах величина годичного прироста по толщине ствола в среднем составила – 2.8 ± 0.6 мм в год (коэффициент вариации 32.1 %), с изменениями по годам в

пределах $1.0 \pm 0.2 - 4.6 \pm 0.8$ мм (33.3 - 60.9 %%). Индивидуальная изменчивость по отдельным особям составила $1.0 \pm 0.1 - 0.45 \pm 0.05$ (23.5 - 100.0 %%). Высокая изменчивость прироста, видимо, зависит от наследственных особенностей особей и степени благоприятности конкретных условий их местопроизрастания. По величине прироста подрост и молодняк отвалов практически не уступают молодым березам вне этой техногенной территории.

Таким образом, установлена четкая зависимость видового состава и обилия подроста и молодняка древесных растений на промышленных отвалах от степени близости и состава насаждений – источников поступления семян. Другая выявленная закономерность заключается в зависимости успешности лесовозобновления от приуроченности к сторонам света. Район деятельности БМСК относится к степной зоне и возможные насаждения - «обсеменители» представлены городскими посадками и удаленными естественными березовыми колками, лишь два из которых находятся на расстоянии около 2 км к северу и западу от отвалов. И только с этих сторон имеется сравнительно большая численность подроста. На южной стороне отвалов и в районе БМСК и в УГОК лесовозобновление затруднено и встречаются в основном редкий подрост березы. Видимо, здесь лимитирующим фактором выступает большая интенсивность солнечного освещения, приводящая к перегреванию грунтов. Близость естественных насаждений сосны и березы к восточному склону отвалов УГОК обусловила там обильное и успешное лесовозобновление техногенных земель этими породами.

Глава 4. Генетическое разнообразие березы повислой и сосны обыкновенной на техногенных территориях

У обоих видов в изученных локусах имеется высокая генетическая изменчивость. У сосны обыкновенной лишь в одном диаллельном локусе (Aat-1) определен минорный полиморфизм. В остальных полиморфных локусах в целом доминировали 1-2 аллеля, остальные отнесены к категории редких. По степени полиморфизма локусы расположились следующим образом: 3 аллеля имелось в Gdh-1 и Lap-1, 4 – в Lap-2 и Skdh-1, 5 – в Aat-2 и Fdh-1, 6 – в Aat-3 и 6Pgdh-1. Среди изученных нами полиморфных локусов березы повислой лишь у NADHdh-1 выявлены 2 аллеля с сопоставимыми частотами. В остальных локусах обнаружены 3 (Aap-1), 4 (Aap-2, Est-1, Est-4) и 5 (Est-3) аллелей, в каждом из них доминировали 1-2 аллеля. Полученные нами данные о генетическом контроле и уровне генетической изменчивости объектов исследования соответствуют результатам других исследователей (Янбаев, 2002; Коновалов и др., 2003), а высокое генетическое разнообразие видов потенциально высоко обеспечивает возможность колонизации новых местообитаний (Янбаев, 2002).

У подроста сосны обыкновенной в районе Учалинского ГОК (как на отвалах, так и под пологом леса) выявлен относительно слабый уровень

Таблица 1

Лесовозобновление отвалов Башкирского медно-серного комбината

Части трансекты, м	Численность по породам			Состав в % (Б:Т:С)	Число на 1 гектар
	Береза	Тополь	Сосна		
0 – 100	117	3	5	93,6 : 2,4 : 4	126
101 - 200	50	-	-	100.0 : 0 : 0	50
201 - 300	27	9	2	71 : 23.7 : 5.3	38
501-600	4	3	8	26,7 : 20 : 53.3	15
701-800	10	-	-	100.0 : 0 : 0	10
801-900	-	-	5	0 : 0 : 100.0	5
901-1000	-	10	-	0 : 100.0 : 0	10
1601-1700	9	-	-	100.0 : 0 : 0	9
1701-1800	-	4	-	0 : 100.0 : 0	4
1801-1900	-	-	2	0 : 0 : 100.0	2
1901-2000	16	-	-	100.0 : 0 : 0	16

Таблица 2

Лесовозобновление отвалов Учалинского горно-обогатительного комбината

Пробные площади	Численность по породам		Состав в % (Б:С)	Число на 1 гектар
	Береза	Сосна		
1	32	-	100.0 : 0	400
2	77	36	68.1 : 31.9	942
3	13	22	37.1 : 62.9	1750
4	17	-	100.0 : 0	1700
5	53	9	85.5 : 14.5	620
6	24	1	96.0 : 4.0	2500
7	17	-	100.0 : 0	1700
8	31	12	72.1:27.9	717
9	15	3	83.3 : 16.7	450
10	61	43	58.7 : 41.3	416

межвыборочных различий по частотам аллелей и показателям генетического разнообразия. Частота основного аллеля составила в Aat-1 1.000, в других локусах изменялась в пределах 0.625-0.766 (Aat-2), 0.604-0.800 (Aat-3), 0.594-0.908 (Gdh-1), 0.828-0.969 (Fdh-1), 0.938-1.000 (Lap-1), 0.844- 1.000 (Lap-2), 0.844-0.969 (Skdh-1), 0.438-0.906 (6Pgdh-1) и 0. 0.625-0.875 (Dia-1). По этой причине доля генетической изменчивости, приходящаяся на межвыборочную изменчивость, составила всего $F_{st} = 3.8 \%$ - внутривыборочная подразделенность доминировала (96.2 %). Это заключение справедливо и рассмотрении параметра для отдельных локусов – значение F_{st} составило (в %%) 2.7 (Aat-1), 2.4 (Aat-2), 1.2 (Aat-3), 6.1 (Gdh-1), 2.0 (Fdh-1), 2.9 (Lap-1), 6.5 (Lap-2), 1.9 (Skdh-1), 6.9 (6Pgdh-1) и 3.6 (Dia-1). В среднем на один локус выявлено 1.9-3.1 аллелей. Несмотря на кажущиеся относительно высокие

Годичный прирост сосны обыкновенной на отвалах Учалинского горно-обогатительного комбината и под пологом леса

Годы	Категория	Число подроста	Среднее значение	Пределы изменения	С, %
2006	«Отвал»	50	20,7	6,0-42,0	37,6
	«Лес»	50	19,6	8,0-32,0	31,2
2005	«Отвал»	50	19,5	6,0-35,0	31,5
	«Лес»	50	17,1	9,0-29,0	23,1
2004	«Отвал»	50	21,9	2,0-35,0	29,1
	«Лес»	50	18,7	8,0-32,0	34,3
2003	«Отвал»	50	20,2	5,0-32,0	24,2
	«Лес»	50	16,0	5,0-28,0	29,8
2002	«Отвал»	50	18,4	4,0-29,0	28,0
	«Лес»	50	15,1	2,0-24,0	32,4
2001	«Отвал»	49	17,7	3,0-29,0	32,8
	«Лес»	50	12,6	2,0-23,0	46,6
2000	«Отвал»	48	12,7	4,0-24,0	34,6
	«Лес»	50	7,5	2,0-18,0	43,7
1999	«Отвал»	46	10,1	5,0-31,0	43,8
	«Лес»	50	9,0	4,0-19,0	42,2
1998	«Отвал»	40	9,5	2,0-26,0	50,5
	«Лес»	49	8,3	2,0-20,0	55,8
1997	«Отвал»	31	6,5	1,0-25,0	90,6
	«Лес»	42	8,3	2,0-24,0	52,5
1996	«Отвал»	14	3,7	1,0-13,0	91,0
	«Лес»	37	8,4	3,0-17,0	46,1

различия по последнему параметру, при введении критерия полиморфности 0.95 показатель по выборкам практически выравнивается. Слабую дифференциацию выборок показывает и генетическое расстояние D, который между группами подроста изменяется от 0.003 до 0.026 и в среднем составляет $D = 0.011$. Средняя по 10 полиморфным локусам наблюдаемая гетерозиготность изменялась от 0.203 до 0.277, ожидаемая – от 0.201 до 0.275. По всем использованным параметрам генетического разнообразия не выявлены существенные отличия выборок подроста от ближайшего массива соснового леса ($A = 2.2$, $H_e = 0.277$, $H_o = 0.203$), а также подроста на отвалах БМСК (в выборке $A = 2.1$, $H_e = 0.230$, $H_o = 0.231$). Нарушения правила Харди Вайнберга в основном выявлены из-за малых ожидаемых численностей генотипов. При рекомендуемом в этом случае их объединении статистически значимые различия выявлены и на отвалах (УсП-1о: 6Pgdh-1, $P=0.003$; УсП-3о: Fdh-1, $P=0.030$; УсП-7о: 6Pgdh-1, $P=0.013$) и под пологом леса (УсП-3л: Lap-2, $P=0.011$, Skdh-1, $P=0.001$; УсП-4л: Lap-2, $P=0.040$, 6Pgdh-1, $P=0.002$).

Другими словами такие нарушения есть и в природных условиях и на отвалах; последние в этом плане не выделяются. Более того, и в естественном насаждении около УГОК правило Харди-Вайнберга выявлено в $6Pgdh-1$ ($P=0.039$).

Дополнительным свидетельством общности генофонда в природных и техногенных условиях служит дендрограмма (рис. 1), построенная на основе генетических расстояний между выборками. На ней на низких уровнях кластеризации выделяется несколько групп выборок, но в составе каждой есть подрост из-под полога леса и отвалов. Например, практически неразличимы по частотам аллелей выборки УсП-1л и УсП-2о, находящиеся под пологом леса и на отвалах, соответственно. И наоборот, выборки под пологом леса оказались в разных кластерах. Учитывая в целом близость частот аллелей, можно утверждать, что такое распределение на дендрограмме возникло лишь по статистически случайным причинам. В то же время, от выборок подроста несколько выделяется насаждение сосны обыкновенной (УсД-1л).

Чрезвычайно низкий уровень межвыборочной дифференциации березы повислой в зоне деятельности УГОК обнаружен нами при использовании полиморфного локуса $NADHdh-1$, который оказался очень информативным для разделения природных популяций Южного Урала (Коновалов и др., 2003). У двух выборок подроста (выборки УбП-1о и УбП-2о) на отвалах и близлежащего насаждения (УбД-1л) выявлена подразделенность $F_{st} = 0.012$ (другими словами, внутривыборочная составляющая включает 98.8 % общей генетической изменчивости трех групп). В среднем для трех попарных сравнений генетическое расстояние $D = 0.018$, различия частот аллелей

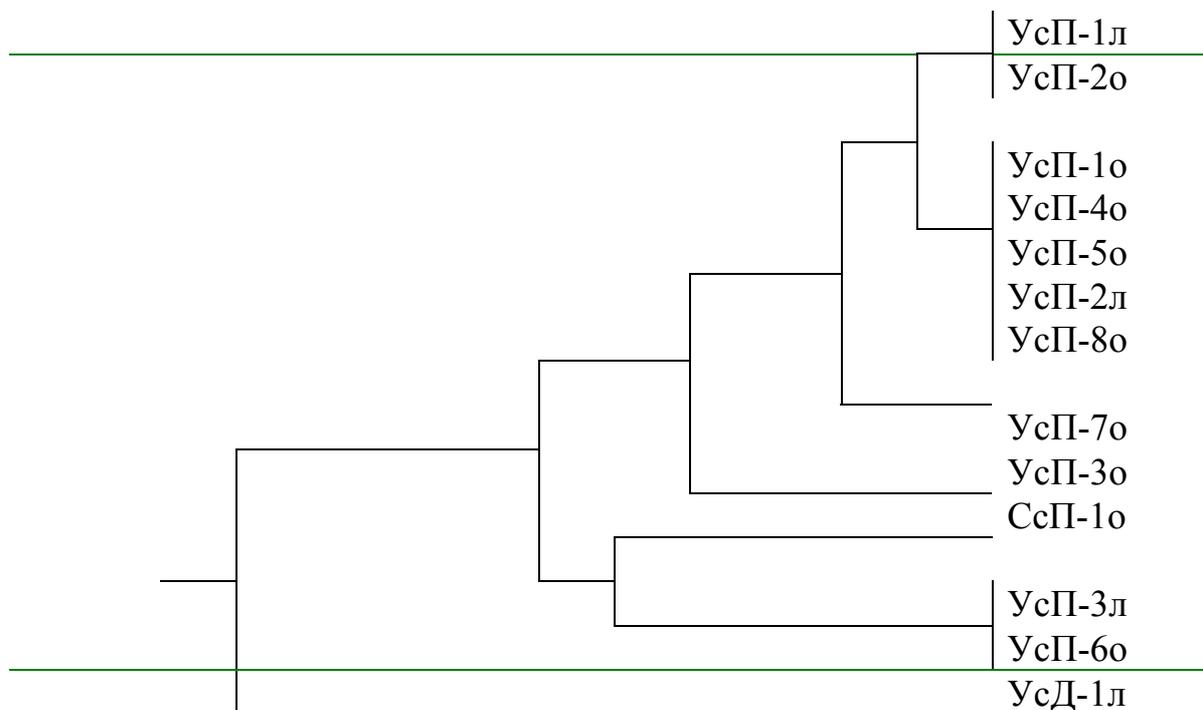


Рис. 1. Кластеризация выборок сосны обыкновенной в зоне Учалинского горно-обогатительного комбината

статистически недостоверны ($P = 0.360$), ожидаемая гетерозиготность локуса изменяется в пределах 0.498-0.517, наблюдаемая – 0.432-0.630. Во всех выборках соблюдается правило Харди-Вайнберга. Частоты аллелей выборок близки к их частотам популяций горно-лесной зоны Башкортостана (Коновалов и др., 2003).

Другая картина пространственного распределения генетического разнообразия локуса обнаружена на техногенной зоне БМСК. Частота основного аллеля изменяется от 0.438 до 0.844, наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность – от 0.250 до 0.690 и от 0.272 до 0.500, соответственно. Гетерогенность частот аллелей статистически достоверна на $P < 0.001$. Параметр межвыборочной подразделенности составил $F_{st} = 0.062$, т.е. более чем в 5 раз выше, чем в лесостепной зоне вблизи УГОК. Среднее по парам генетическое расстояние также в среднем выше в несколько раз ($D = 0.052$). И, наконец, у 3 из 9 выборок отмечены случаи достоверного нарушения правила Харди-Вайнберга на уровне значимости $P < 0.05$ (в 30 % из 9 теоретически возможных случаев). Для интерпретации всех этих результатов построена дендрограмма (рис. 2). На ней выделяются 3 группы объектов, четко различающиеся по расположению по сторонам отвалов. Выборки СБП-1о, СБП-2о, СБП-3о, СБП-4о и СБП-5о представляют собой группы подроста северной части отвалов БМСК на полосе размером около 100 x 500 м. Максимальный уровень генетических различий между ними по частотам аллелей – $D = 0.004$. Другая группа (СБП-6, СБП-7 и СБП-8) расположена на западной, наиболее «старой», части отвалов. Дифференциация по частотам аллелей в пределах группы также выражена в небольшой степени. Генетическое расстояние между двумя группами выше внутригрупповых различий почти в 13 раз ($D = 0.051$) – такой уровень характерен для популяций из различных регионов (Коновалов и др., 2003). Выборка СБП-9о из южной части отвалов (это зона практически без всякой растительности) представляет разбросанные по территории редкие экземпляры березы повислой. Она отличается от первых двух групп на уровне $D = 0.136$. К этой стороне отвалов примыкает степная местность и потенциальные источники семян представлены лишь отдельными деревьями прилегающей территории. Генетическая дифференциация у подростка на отвалах в степной зоне существует не только в пространственном, но и во временном аспекте. Например, крайние возрастные группы в выборках СБД-1о - СБП-5о на северной части отвалов БМСК относительно высоко отличаются по гетерозиготности. В среднем для 6 полиморфных локусов величина H_o составила 0.256 и 0.370 у группы молодняка и подростка, соответственно. Такая дифференциация выборок березы повислой в пространстве и во времени, выявленная на отвалах БМСК, теоретически несет угрозу стабильности генофонда из-за дрейфа генов и повышения роли «эффекта основателя» в образовании потомства. При лесовозобновлении отвалов степной и лесостепной зон выявлены различия по формированию микропространственной структуры генетического разнообразия.

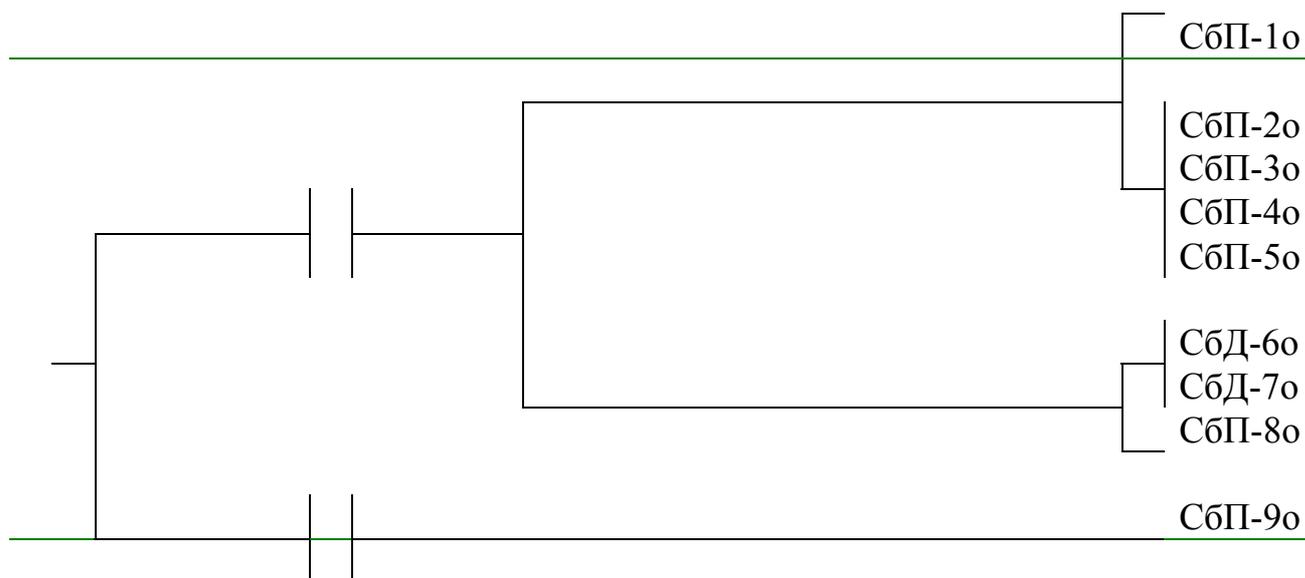


Рис. 2. Кластеризация выборок березы повислой в зоне Башкирского медно-серного комбината

У березы повислой в районе УГОК, как показал автокорреляционный анализ, распределение генетической изменчивости подростка в двумерном пространстве носит случайный характер – изменения индекса Морана не выходили за пределы 95 %-ного доверительного интервала. Видимо, близость насаждений к отвалам обеспечивает стабильное и обильное поступление семян. По этой причине вклад немногих деревьев репродуктивного возраста в образование подростка на отвалах (и формирование его генетического разнообразия) не прослеживается.

У сосны обыкновенной на большей части отвалов УГОК пространственная структурированность генотипов также не выражена. Однако установлено, что только на узкой полосе на границе отвалов с близлежащим насаждением наблюдаются частые случаи неслучайного размещения генотипов в двумерном пространстве. Из 10 полиморфных локусов такую закономерность не показывают лишь *Lar-2* и *Lar-1*, а по остальным, в разной степени выраженности, наблюдаются статистически значимые «выходы» значения индекса Морана за пределы 95 %-ного доверительного интервала. В *Skdh-1* изменение индекса Морана становится статистически достоверным в классе дистанции 36-45 м ($P = 0.044$). Для локуса формиатдегидрогеназы (*Fdh-1*) это событие наступает в классе 18-27 м ($P = 0.02$). Такие же единичные случаи положительной автокорреляции наблюдаются в *Aat-3* на расстоянии 45-54 м ($P = 0.002$), *Aat-2* (45-54 м, $P = 0.028$), *Aat-1* (27-36 м, $P = 0.012$) и *6Pgdh-1* (27-36 м, $P = 0.042$). Динамика этого параметра становится «волнообразной» в локусе *Gdh-1*. Случаи значимого выхода за пределы 95 %-ного доверительного интервала наблюдаются в классах 9-18 м ($P = 0.026$), затем 27-36 м ($P = 0.018$) и с 45 м ($P = 0.002$). Локус *Dia-1* показывает наибольшую степень убывания «генетического родства» у подростка с расстоянием. Наблюдается практически прямо пропорциональное и статистически высоко значимое

уменьшение индекса Морана с классов 0-14 м ($P < 0.001$) и 28-42 м ($P = 0.006$) до 112 м. Возможной причиной такого высокого уровня структурированности может быть плотная «стена» насаждения, откуда идет поступление семян на поверхность отвалов. Плодоносящие деревья сосны обыкновенной репродуктивного возраста вдоль границы насаждения расположены относительно редко. Небольшая численность их и высокая плотность древостоя, видимо, могут быть наиболее вероятными причинами выявленного неслучайного размещения генотипов сосны обыкновенной на полосе отвалов вдоль границы леса. Тем не менее, по средним генетическим параметрам эта выборка мало отличается от других изученных групп.

Автокорреляционный анализ данных по березе повислой на отвалах БМСК одновременно по 6 полиморфным локусам показал, что с расстояния 184 м структурированность становится закономерной, а «генетическое родство» деревьев, флуктуируя вначале случайным образом, статистически значимо уменьшается с увеличением дистанции. Индекс Морана в этом классе убывал со значения 0.019 до -0.007. Это изменение было достоверно на уровне $P = 0.042$, выйдя за пределы 95 %-ного доверительного интервала. Этот факт свидетельствует о том, что при естественном лесовозобновлении промышленных отвалов распределение аллелей (и генетической изменчивости, в более широком смысле) в двумерном пространстве носит неслучайный характер. При локусном анализе по двум из шести использованных полиморфных локусов удалось показать, что распределение генотипов на поверхности отвалов носит закономерный характер. Изменения значений индекса Морана по локусу Est-1 практически повторяют картину, полученную одновременно по всем локусам. Начиная также с расстояния 184 м, где индекс выходит за пределы 95 %-ного доверительного интервала, его значение убывает с уровня 0.055 до -0.052. Более кардинальные изменения индекса Морана (носящие «волнообразный характер») показывает локус Aар-2 (рис. 3, точечной линией обозначены границы 95 %-ного доверительного интервала). Отмечены 3 случая выхода его за пределы доверительного интервала (на уровнях значимости $P < 0.05$ – 2 случая и на $P < 0.001$ – в одном). Неслучайное распределение генетической изменчивости пространстве при естественном лесовозобновлении промышленных отвалов БМСК, видимо, нехарактерно для березы повислой с ее способностью распространять семена на дальние расстояния. Трудно представить, что при попадании на отвалы семян из небольших насаждений, отстоящих от отвалов на расстояниях более 2 км, наблюдался бы «материнский эффект». Исходя из вышеизложенного и некоторых косвенных доказательств (см. ниже) можно предположить следующую картину первоначального лесовозобновления отвалов.

Из-за трудности лесовозобновления в начальный период после создания отвалов отдельные и редко расположенные экземпляры подроста могут появиться лишь на относительно выровненных элементах рельефа. Со входом в репродуктивный возраст и началом почвообразовательного

процесса эти деревья могут стать источником собственных семян отвалов, одновременно с продолжающимся поступлением семян из близлежащих

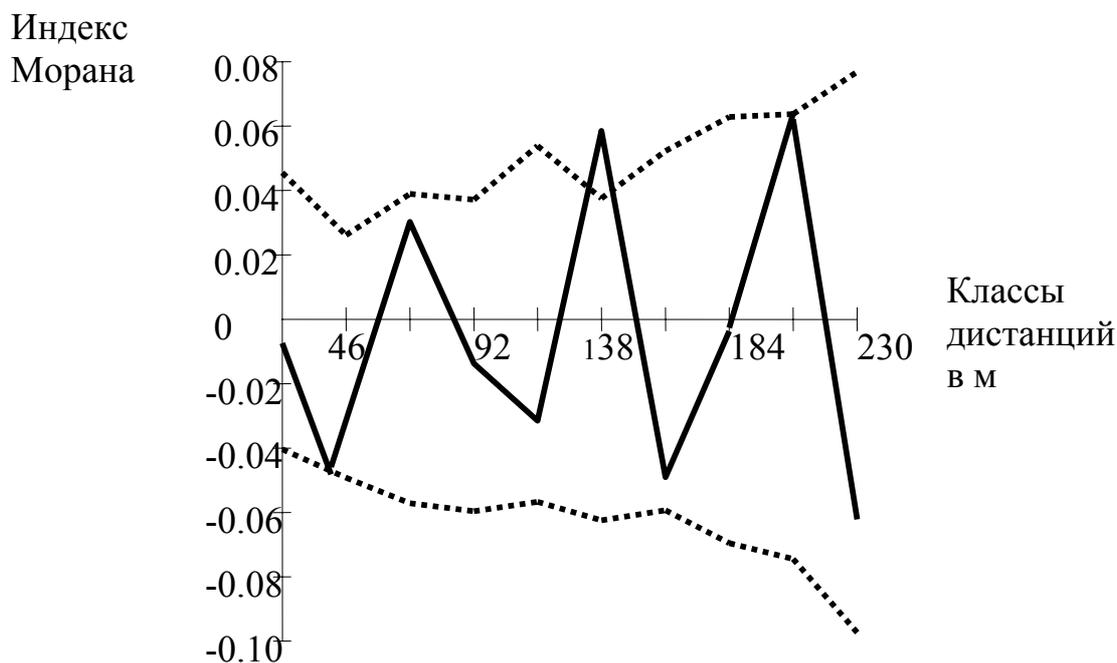


Рис. 3. Коррелограмма изменения индекса Морана по локусу Aar-2 березы повислой из отвалов Башкирского медно-серного комбината

насаждений. Можно привести, кроме данных автокорреляционного анализа, косвенные аргументы для обоснования этого заключения. Во-первых, число подроста резко возрастает с уменьшением возраста, несмотря на то, что поступление семян на отвалы из близлежащих насаждений, видимо, относительно стабильно. Например, в целом на отвалах 80 % подроста – в возрасте до 5 лет, а молодняк свыше 30 лет встречается единично. Во-вторых, в исследованных выборках березы повислой в районе БМСК отмечены относительно частые случаи нарушения правила Харди-Вайнберга. В целом, как это показано для 17 природных популяций Южного Урала, в том числе Баймакской популяции (Коновалов и др., 2003), и исследованных нами выборок в зоне деятельности УГОК, у березы повислой это чрезвычайно редкое явление. Одной из главных причин таких нарушений обычно считают ограниченное число особей, участвующих в скрещивании и неравный вклад отдельных особей в образование потомства (Животовский, 1991).

ВЫВОДЫ

1) Выявлены сходство и различия пространственно-возрастной структуры подроста сосны обыкновенной и березы повислой при лесовозобновлении отвалов в степной (БМСК) и лесостепной (УГОК) зонах. Отвальные породы

относительно пригодны для лесовозобновления, а исследованные виды способны заселить техногенные территории и демонстрируют успешный рост и развитие. Южная сторона отвалов заселяется менее успешно.

2) В степной зоне сильнее выражено влияние дефицита семян, необходимых для естественной рекультивации отвалов. В зоне расположения БМСК установлена относительно высокая генетическая дифференциация выборки подроста березы повислой во времени и в пространстве. Для территории УГОК генетическая структура подроста сосны обыкновенной и березы повислой на отвалах близка к генетическому составу деревьев близлежащих насаждений.

3) На отвалах БМСК выражено влияние немногочисленных деревьев березы повислой репродуктивного возраста на формирование генетического состава молодого поколения, генетическая изменчивость закономерно структурирована в двумерном пространстве. В лесостепной зоне в районе УГОК такая закономерность не выражена или выявляется лишь для сосны обыкновенной в узкой полосе на границе леса и отвалов.

4) Для искусственной лесной рекультивации в степной зоне необходима посадка на отвалах деревьев, которые с достижением репродуктивного возраста станут существенными источниками семян (семенниками). На техногенных землях в лесостепной зоне вблизи УГОК древесные растения способны естественным образом обеспечить рекультивацию отвалов, воспроизводя генофонд природных популяций.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ П ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИОННОЙ РАБОТЫ

1) Музафарова А.А. Использование молекулярно-генетических маркеров в популяционной биологии растений // Научные доклады конференции Сибайского института БашГУ «Неделя науки-2002» (апрель 2002 г., г.Сибай) / Изд-е Сибайского института БашГУ.- Сибай, 2003. - С. 146-150.

2) Музафарова А.А. Пространственная структурированность генетической изменчивости сосны обыкновенной на промышленных отвалах // Труды Сибайского института Башкирского государственного университета: сборник статей. – Ч.2. / Изд-е Сибайского института БашГУ. – Сибай, 2003. – С. 136-140.

3) Музафарова А.А. Межвыборочная генетическая изменчивость подроста древесных растений на техногенных территориях // научные доклады конференции Сибайского института БашГУ «Неделя науки-2003» (апрель 2003 г., г.Сибай) / Изд-е Сибайского института БашГУ.- Сибай, 2004. - С. 82-87.

4) Музафарова А.А. Процессы лесовозобновления на промышленных отвалах // Сборник материалов II Всероссийской научно-практической конференции (Август 2005 г., Пенза). - Пенза: РИО ПГСХА, 2005 г. -С. 52-54.

5) Байрамгулов Н.Р., Музафарова А.А., Байрамгулова З.Х. Электрофорез изоферментов как метод для выявления клональной структуры у растений //

Ежегодная научно-практическая конференция «Дни науки-2005» (Апрель 2005 г., Белгород). – Белгород, 2005. – С. 42-44.

6) Музафарова А. А. Биометрические показатели тополя бальзамического на промышленных отвалах Башкирского медно-серного комбината // Материалы III конкурса научных работ молодых ученых и аспирантов УНЦ РАН и АН РБ. - Уфа: Гилем, 2005. – С. 152.

7) Музафарова А.А. Генетическая дифференциация выборок древесных растений на отвалах горнодобывающих предприятий // Человек и Вселенная. – 2006. - № 6(59). – С. 34-39.

8) Гатин И.М., Музафарова А.А., Кулагин А.А. Характеристика возобновительного потенциала древесных растений на техногенных территориях // Вестник Башкирского государственного университета. – 2006. - № 4. – С.

9) Музафарова А.А. Пространственная структурированность генотипов березы повислой на промышленных отвалах // Проблемы использования и воспроизводства лесных ресурсов. Материалы научно-практической конференции, посвященной 80-летию Татарской лесной опытной станции ВНИИЛМ (Казань, 25-27 октября 2006). – Казань, 2006. – С. 264-268.

10) Янбаев Ю.А., Музафарова А.А., Кулагин А.А., Бахтиярова Р.М. Генетическая структура субпопуляций сосны обыкновенной при техногенном загрязнении // Вестник Самарского научного центра РАН. – 2007. - № 1 (в печати).