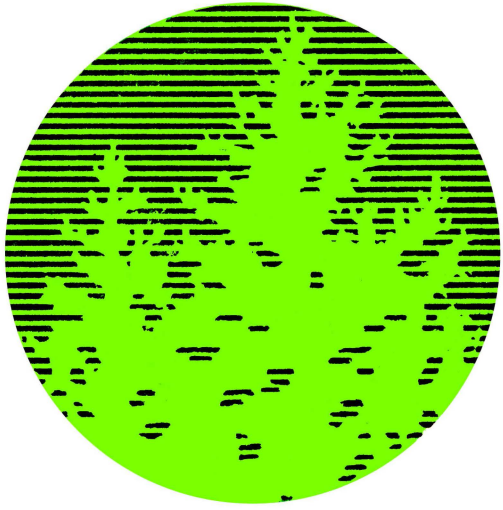
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР



ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД

СВЕРДЛОВСК, 1974

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЫП. 90 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1974

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД

СВЕРДЛОВСК

УДК 581.15+582.4+581.1

Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Сб. статей. Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

В сборнике рассматриваются основные проблемы внутривидовой изменчивости, теории популяционной структуры вида, генетики популяций, вопросы формообразования внутри вида, интрогрессивной гибридизации, систематики, некоторые проблемы общей генетики и селекции древесных растений. Подведены основные итоги исследований по внутривидовой изменчивости и систематике древесных растений и намечены дальнейшие пути развития этих перспективных научных направлений. Основное внимание уделено разработке системы внутривидовых таксонов, изучению структуры и определению границ популяций различных видов, проблеме ранней диагностики ценных форм древесных растений.

Сборник рассчитан на научных работников — систематиков и физиологов растений, лесоводов и селекционеров, а также специалистов из смежных областей биологии.

Ответственный редактор **А. К. Махнев.**

© УНЦ АН СССР, 1974.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

С. А. МАМАЕВ

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Внутривидовая систематика растений оформилась как самостоятельная научная дисциплина около 30—35 лет назад. Ее основное содержание — изучение структуры вида у растений и выяснение закономерностей формирования внутривидовых группировок. Важнейшая научно-теоретическая задача, которую она решает,— проблема микроэволюции, а главный практический эффект — научно-методическое обоснование селекции растений. В связи с этим внутривидовая систематика связана с такими разделами биологической науки, как теория вида, систематика (точнее, макросистематика), генетика.

В последние годы появились работы, посвященные различным вопросам внутривидовой систематики (Тахтаджян, 1970; Правдин, 1965, и др.). Однако среди них почти нет работ по теории внутривидовой систематики древесных растений. В дендросистематике преобладают исследования конкретного характера. Они очень ценны по своему материалу, но обычно мало касаются теоретических аспектов данной проблемы. Из большого числа направлений внутривидовой систематики первостепенное значение имеют проблемы изучения закономерностей внутривидовой изменчивости, популяционной структуры вида, структурных единиц внутри вида и некоторые другие. Все они неразрывно связаны.

Большой фактический материал, накопленный дендросистематиками и лесными селекционерами, во многих случаях представляет эмпирические данные с описанием большого числа внутривидовых «форм». К ним нередко эклектически относят разнообразные отклонения от видового типа без соблюдения необходимой иерархии таксонов. При этом большинство селекционеров считают каждую из установленных ими «форм» генетически спаянным комплексом скоррелированных признаков. Такой подход не дает правильного представления о структуре вида и может дезориентировать практическую селекцию.

Данные об изменчивости древесных растений, как правило, фрагментарны. Некоторые виды детально изучены, но исследования ограничены незначительной территорией. Для других ха-

рактерен большой географический диапазон работ, но отсутствуют необходимая детализация и глубина подхода. Почти невозможно назвать дендросистематическое исследование, в котором бы рассматривался целый комплекс признаков и свойств вида. Обычно ограничиваются изучением небольшого числа морфологических, иногда биохимических признаков. До сих пор не решены многие кардинальные вопросы в области познания общих закономерностей варьирования признаков.

В данной статье мы остановимся на двух важных проблемах, возникающих при изучении внутривидовой изменчивости,— классификации форм изменчивости и оценке амплитуды изменчивости. Разработке этих вопросов были посвящены более чем десятилетние исследования, проводившиеся в лаборатории экспериментальной экологии и акклиматизации растений Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР.

ФОРМЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Во внутривидовой систематике нет общепринятой и научно обоснованной классификации проявлений изменчивости древесных растений, хотя попытки таких построений и существуют. Это объясняется сложностью и многообразием феномена. В дендросистематике нередко наблюдается смешение различных категорий изменчивости в связи с тем, что большинство исследователей не придают значения определению понятий и систематизации этого явления. На наш взгляд, основная цель классификации внутривидовой изменчивости — выявление закономерностей формообразовательных процессов. Поскольку эти процессы идут на уровне вида и популяции, то и классификация должна определяться популяционно-хорологическими аспектами. Для полного представления о сущности внутривидовой изменчивости целесообразно выделить пять ее основных форм: 1) половая, 2) индивидуальная, 3) хронографическая (временна́я), 4) экологическая, 5) географическая.

В некоторых случаях имеет смысл также выделить гибридогенную изменчивость (в районах интрогрессивной гибридизации). И, наконец, особое явление представляет изменчивость в пределах организма — эндогенная, обусловленная варьированием признаков одноименных органов. Следует подчеркнуть относительность выделения указанных форм — многие из них взаимопереходят друг в друга и иногда трудно расчленимы.

Нами изучены все основные формы изменчивости главным образом у представителей семейства *Pinaceae*.

Эндогенная изменчивость. Ранее почти не изучалась и даже не выделялась. Эта форма особенно четко проявляется у древесных растений, которые образуют значительное количество метамеров. Причины, ее вызывающие,—флюктуа-

ции микроклимата в кроне дерева или условий питания в сфере распространения корневой системы, коррелятивные отношения между органами в процессе роста и развития, а также механические и биотические повреждения. Наиболее важны ростовые корреляции, отражающие цикл онтогенетического развития. Через них опосредовано и воздействие внешней среды. В связи с этим варьирование таких признаков, как размеры хвои, шишек, семян и т. д., зависит от колебания величины побегов в кроне и, следовательно, от особенностей развития той или иной ее части. Развитие кроны определяется контактом организма со средой на фоне длинного отрезка времени онтогенеза. В процессе сложного взаимодействия ростовых корреляций и внешней среды формируются определенные участки кроны: одни из них получают преимущества в конкурентной борьбе органов за свет, воду и минеральные элементы, другие — наоборот. В результате сложного процесса развития кроны органы дерева становятся относительно независимыми от непосредственного действия экологических факторов. Такая независимость органов от прямого действия внешней среды представляет собой важное приспособительное свойство.

Эндогенная изменчивость может проявляться у всех свойств индивидуума, которые характеризуют множественные признаки.

Половая изменчивость. Как показали исследования, у видов хвойных можно установить семь основных половых типов деревьев. Их представленность довольно однообразна в различных районах зоны Урала и Восточной Европы. Чаще всего встречаются экземпляры с одновременным наличием как мужских, так и женских шишек. Каждая из половых групп представляет собой сложный набор генотипов, а различия между отдельными группами обусловлены не генетическими причинами, как обычно считают, а неодинаковой историей развития деревьев в фитоценозе. В пределах одного дерева наблюдаются различия между побегами разного пола. Например, хвоя женских побегов имеет повышенное число трахеидных клеток и склеренхимных волокон, а в проводящем пучке — ксилемных волокон, что свидетельствует о лучших условиях ее снабжения водой и минеральными веществами. Определение направления сексуализации побега связано с характером перераспределения ассимилятов, биологических активных и минеральных веществ в системе кроны дерева. В результате исследований мы пришли к мнению, что тип полоопределения у хвойных пород обусловливается прежде всего комплексом экологических факторов, действие которых теснейшим образом переплетено с изменением типа ростовых корреляций и конкурентных отношений побегов в кроне дерева по мере его старения. Наблюдается отчетливый онтогенетический сдвиг полов от преобладания женского к преобладанию мужского, что также связано главным образом с изменением условий питания побегов в кроне.

Хронографическая изменчивость, или изменчивость во времени. Отражается на всех жизненных проявлениях организма. В связи с неоднородностью причин, вызывающих ее, целесообразно подразделить этот тип на возрастную и сезонную. При изучении возрастной изменчивости лесных деревьев исследователь сталкивается с их дифференциацией по классам Крафта и типам развития. Образование данных категорий объясняется, с одной стороны, наследственной изменчивостью в результате формирования биотипов, отличающихся способностью к повышению или, наоборот, снижению темпов развития, а с другой — неоднородностью среды, в которой находятся деревья в сомкнутом насаждении. Как показывают исследования, вторая причина преобладает.

Для хронографической изменчивости характерно свойство дифференцирования амплитуды варьирования признака на различных этапах развития. Амплитуда изменчивости, как правило, повышается на начальных и заключительных этапах.

Экологическая изменчивость. Многочисленные исследования свидетельствуют о том, что практически все признаки и свойства вида находятся под контролем среды и в той или иной мере могут изменяться под действием внешних факторов. Однако степень этого изменения пока слабо изучена. Исследователи очень часто преувеличивают роль экологического воздействия на морфогенез и выделяют массу внутривидовых таксонов, представляющих по существу обычные модификации. Изучение особенностей развития видов семейства *Pinaceae* показывает, что наиболее чутким барометром среды является прирост дерева по высоте. Большинство же других структурных признаков в своем изменении проявляют высокую степень независимости от внешних факторов. Это касается и морфологических показателей дерева и, особенно, анатомических структур.

Более сильно экологический комплекс сказывается на скорости прохождения жизненных процессов. Так, например, скорость формирования мужского гаметофита у сосны определяется суммой весенних положительных температур: для того чтобы образовалась зрелая пыльца, необходимо 17—19 дней со средней температурой выше 10°С. В связи с различиями в тепловом режиме в зависимости от местонахождения участка и у отдельных деревьев сроки прохождения этапов микроспорогенеза сильно колеблются. Однако, несмотря на различия в характере протекания процесса, экологические факторы слабо влияют на размеры и формы клеток и ядер археспория, тапетума, материнских клеток пыльцы и пыльцевых зерен.

Высокий уровень независимости органогенеза растений от действия внешних факторов — необходимое условие их нормальной жизнедеятельности.

Индивидуальная изменчивость. У древесных растений различных систематических групп обнаружено варьиро-

вание по всем изученным признакам. В популяциях древесных видов наблюдается генотипическая изменчивость по структурным, функциональным и химическим признакам. Наибольшее значение для практики лесного хозяйства имеет генотипическая изменчивость по быстроте роста деревьев. У молодых особей нами установлены ярко выраженные индивидуальные отличия в темпах прироста по высоте. Однако в условиях сомкнутых насаждений в результате сложного взаимодействия деревьев происходит перераспределение индивидуумов по их размерам таким образом, что решающими оказываются не генотипические потенции организма, а влияние экологических факторов, действующих в сообществе. Это подтверждено многочисленными вегетационными опытами. Решающее воздействие внешней среды и фитоценотической обстановки в лесу приводит к тому, что наследственно быстрорастущие деревья могут отставать по приросту от медленнорастущих, и наоборот. Следовательно, рекомендуемый в современной лесной селекции метод отбора быстрорастущих «рас» по фенотипу вряд ли может дать положительный результат. Необходимо обязательное испытание потомства.

У хвойных пород Урала хорошо проявляется индивидуальная изменчивость по таким признакам, как форма кроны, протяженность грубой корки, размеры и форма шишек, форма семенных чешуй, размеры семян. У всех видов выделены не известные ранее вариации по этим признакам. У ели сибирской описаны три новые вариации, различающиеся по форме окончания семенных чешуй (*orbiculata, angulata, spathulata*). Изучена гибридогенная изменчивость и рассмотрены вариации так называемой ели уральской — переходной между *Picea obovata* и *P. abies*. У нее выделены четыре формы чешуй (*bidentata, exserta, unidentata, emarginata*).

Большое научное и практическое значение имеет изучение биологических особенностей семян и изменчивости вида по этому свойству. Так, у *Pinus silvestris* обнаружена дифференциация особей по термостойкости прорастающих семян. Существуют индивидуумы, продуцирующие семена с повышенной термостабильностью и, наоборот, пониженной. Наблюдается, хотя и менее заметно, неодинаковая устойчивость к засолению субстрата, действию сернистого ангидрида и других вредных факторов.

Значительный интерес представляют вариации по окраске вегетативных и генеративных органов. Как показали наблюдения, у видов сем. *Pinaceae* окраска определяется сложным сочетанием различных красящих пигментов — хлорофилла, каротина, ксантофилла, антоцианов и других пигментов фенольного ряда. Так, окраска молодых женских и мужских шишек в весенний период обусловлена в основном присутствием пластидных пигментов. В спелых женских шишках в семенных крылатках

обнаружены главным образом флавоноидные соединения и флабофены, т. е. пигменты клеточного сока. Варьирование в содержании различных пигментов вызывает образование многочисленных вариаций по окраске коры, листьев, молодых и спелых шишек, семян и крылаток.

Географическая изменчивость. Как показали исследования, ряд важных признаков трансформируется закономерно в широтно-зональном направлении. Наиболее четко реагируют на смену природно-климатических условий размеры ствола. Это хорошо показано на картах изобонитетов. Размеры других органов более независимы по отношению к внешней среде. При этом каждый вид обнаруживает специфический характер изменения размера органов по мере смены комплекса природных факторов. Так, средний вес семян сосны имеет явную тенденцию к увеличению при продвижении с севера на юг в отличие от веса семян ели. Многие признаки вообще слабо реагируют или незакономерно изменяются при переходе от одной ботанико-географической зоны к другой. Например, анатомическая структура листа весьма стабильна и мало трансформируется от северной тайги до подзоны сосново-березовых лесов. В связи с этим следует подвергнуть критике распространенный метод диагностики внутривидовых подразделений у *Pinus silvestris* по количеству смоляных каналов в хвое (Gaussen, 1960, и др.). Характер анатомической структуры зависит прежде всего от общего размера листа. Однако на северной и южной границе ареала, где вид попадает в пессимальные условия, возможно специфическое видоизменение анатомической структуры. То же самое следует сказать и о биологических особенностях семян: их всхожести, энергии прорастания, термостойкости и т. д. У сосны обыкновенной хорошие семена могут образовываться почти на всей территории ее ареала, за исключением крайнего северного района. На всей территории наблюдается примерно одинаковая термостойкость и солеустойчивость семян. Семена, взятые в северных районах Урала, могут быть также жаростойки, как и южные, и, наоборот, семена из лесостепи также холодостойки, как семена из средней и даже северной тайги. На границе ареала наблюдается снижение термостойкости.

Характерно изменение наследственной быстроты роста у деревьев разного происхождения. Потомства северных и горных популяций имеют сниженную скорость роста.

Целый ряд признаков (размеры пыльцевых зерен, форма семенных чешуй, содержание минеральных элементов в хвое и шишках, распределение вариаций по окраске генеративных органов и др.) отличаются сложной картиной географической изменчивости, не соответствующей широтной зональности или провинциальным сменам. В результате для объяснения закономерностей их варьирования необходимо привлечение гипотез миграционных потоков и генетико-автоматических процессов.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ КОЛЕБАНИЯ АМПЛИТУДЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ

На основе детального изучения различных форм изменчивости получены общие представления о закономерностях внутривидовой изменчивости древесных растений.

Большинство изученных признаков, кроме альтернативных, характеризуется непрерывной изменчивостью — их количественное выражение у отдельных индивидуумов в пределах одновозрастного древостоя (или у отдельных метамеров в пределах организма) составляет непрерывный вариационный ряд, близкий к нормальному распределению. Поэтому оказалось удобным использовать для оценки амплитуды изменчивости величину коэффициента вариации *C*. Систематики обычно применяют метод лимитов. Он не дает возможности сравнивать между собой разные виды растений или признаки различных типов в пределах одного вида, поскольку они характеризуются неодинаковой размерностью. В то же время коэффициент вариации представляет относительный показатель, удобный для сравнительной оценки степени изменчивости организмов. Здесь, однако, встречаются трудности, связанные с отсутствием представления о том, какая величина коэффициента является большой, какая — незначительной. Мы ввели представление об уровнях изменчивости древесных растений и на основе эмпирических данных разработали соответствующую шкалу:

Уровень изменчивости	*C*, %
Очень низкий	$\leqslant 7$
Низкий	8—12
Средний	13—20
Повышенный	21—30
Высокий	31—40
Очень высокий	> 40

В связи с непрерывностью изменчивости в пределах популяции селекционер, проводя отбор на тот или иной признак, стоит перед проблемой отчленения крайних вариантов. Он должен предварительно оценить амплитуду изменчивости признака, чтобы избежать ошибку при отборе крайних вариантов. Однако применяемые на практике методы лесной селекции не предусматривают обязательной оценки амплитуды изменчивости, что ослабляет их эффективность. Особи, составляющие крайние элементы вариационной кривой, представляют закономерную часть популяции, они достаточно часто и повсеместно встречаются и обычно отличаются от основной массы лишь одним свойством или признаком и имеют нормальную жизнеспособность. Другое положение — в случае возникновения крупных мутаций и проявления прерывистой изменчивости. Они, как правило, встречаются редко (вариация «Maria — Orffia» и др.) и зачастую обладают сниженной жизнеспособностью.

Колебания амплитуды изменчивости признаков подчиняются некоторым закономерностям. Во-первых, отметим, что величина коэффициента вариации зависит от размерности признака: наименьшими показателями характеризуются линейные размеры, гораздо большими — весовые, а еще большими — количественные. Так, коэффициент вариации веса всегда примерно в 2—2,5 раза больше, чем длины (Шмальгаузен, 1935).

Во-вторых, показано, что уровни изменчивости признаков чрезвычайно разнообразны. Одни из них имеют очень низкий уровень, другие — средний, третьи — повышенный и высокий. При этом трудно выделить какую-либо категорию показателей, объединяемую только одним уровнем. Каждый признак характеризуется определенным, присущим ему уровнем изменчивости, т. е. наблюдается высокая признакоспецифичность амплитуды изменчивости. Среди любой категории признаков— структурных, функциональных или качественных — можно найти показатели, характеризующиеся низким, средним или высоким уровнем изменчивости. Однако наблюдается и некоторая тенденция к преобладанию в той или иной из этих групп определенной высоты варьирования. Для структурных показателей одинаково типичны все уровни изменчивости — от очень низкого до высокого (хотя преобладает, конечно, средний). Для функциональных характерен высокий и повышенный уровень, а для качественных — средний. Степень изменчивости зависит от многих причин, в том числе и от того, насколько необходим организму определенный уровень стабильности его структур и свойств. Кроме того, большое значение имеет соответствующая способность генетического аппарата к варьированию. В связи с этим следует отметить еще одну важную закономерность — наличие разных уровней изменчивости как у генеративных, так и у вегетативных органов. Мнение о пониженной изменчивости генеративных органов недостаточно обосновано.

Сравнение уровней эндогенной и индивидуальной изменчивости признаков показывает еще одну важную особенность варьирования. У видов хвойных уровень индивидуальной изменчивости многих признаков имеет обычно ту же размерность, что и уровень эндогенной. Абсолютные величины органа или другого элемента в пределах кроны дерева, с одной стороны, или в популяции, с другой, могут иметь разные значения, а амплитуда колебания относительных величин обычно одинакова. Следовательно, зная величину амплитуды эндогенной изменчивости, во многих случаях можно судить об уровне индивидуальной изменчивости, и наоборот. Это обстоятельство имеет большое практическое значение для дендросистематики.

В-третьих, установлено отсутствие резко выраженной видоспецифичности колебания уровней изменчивости признаков у видов древесных растений. Видовая принадлежность объекта слабо отражается на степени варьирования большинства при-

знаков: размеров хвои, шишек, веса семян, количества органов и т. д. Однако некоторые признаки (прежде всего высота и диаметр ствола) имеют колебания уровней изменчивости, связанные с биологическими свойствами вида.

При оценке изменчивости необходимо всегда учитывать фактор времени. Особенно это касается функциональной изменчивости — она может быть различной по своему размаху в зависимости от периода, когда она изучается.

Все исследователи придают большое значение роли экологических факторов для возникновения той или иной амплитуды изменчивости. Действительно, изменение факторов внешней среды в неблагоприятную сторону может повышать уровень изменчивости функциональных признаков. Это показывают и наши опыты с семенами. Увеличение концентрации раствора, в котором проращиваются семена, изменение температурного режима и другие отрицательные воздействия усиливают изменчивость.

По-иному обстоит дело в отношении признаков, характеризующих форму растения, его внешний облик. Как мы уже отмечали, организм дерева очень устойчив против действия неблагоприятных факторов и обладает высокой стабильностью структурных признаков. Это особенно четко проявляется в отношении уровней внутрипопуляционной изменчивости. Если сами признаки в ряде случаев сильно трансформируются в разных условиях существования, то их уровень остается приблизительно одним и тем же. Так, при расчете уровней индивидуальной изменчивости некоторых признаков сосны обыкновенной, произрастающей в различных природно-климатических районах Урала, оказалось, что они примерно одинаковы во всех ботанико-географических зонах — от северной тайги до лесостепи. Несмотря на значительное колебание абсолютных показателей, относительные значения (C, %) однотипны. Географическое расположение древостоя почти не отражается на уровне изменчивости его признаков. Исключение представляют некоторые особенности популяций, произрастающих на крайнем северном пределе — в подзоне предлесотундровых лесов, где наблюдается резкий подъем амплитуды изменчивости высоты ствола, длины и веса шишек, веса семян. Здесь происходит деградация насаждений, нарушается их нормальное строение, начинается гибель древостоев. Резко повышается уровень изменчивости и на сфагновых болотах, поросших сосной, независимо от района.

Все это свидетельствует о том, что природа создала для каждого признака определенные пределы его варьирования. В каждом случае, будь это отдельная популяция или отдельный организм, величины, характеризующие признак, размещаются вокруг среднего значения примерно с одним и тем же разбросом. Абсолютная величина непрерывно меняется в зависимости от различных внешних и внутренних факторов, а уровень изменчивости остается стабильным и мало подвижным. Система,

обеспечивающая стабильность уровня изменчивости, действует при наличии относительно благоприятных условий для жизни вида, соответствующих видовой норме реакции, когда он может образовывать высоко жизнеспособные и устойчивые популяции. При возникновении критической ситуации, в пессимальных условиях, когда происходит разрушение популяции, нарушается и стабильность уровня изменчивости, и последний совершает резкий скачок.

Оценка амплитуды изменчивости по величине коэффициента вариации позволяет определить уровень географической изменчивости признаков и сравнить его с уровнем индивидуальной. Географическая изменчивость характеризуется иными соотношениями амплитуды варьирования признаков. Наибольшую степень изменчивости обнаруживают таксационные показатели древостоев — их средняя высота, диаметр, объем ствола и т. д. Наименее вариабельны размеры пыльцевых зерен, протяженность грубой корки у сосны обыкновенной, величина апофиза и др. Как видно, происходит переход признаков с одного уровня изменчивости на другой. Сравнение амплитуды индивидуальной и географической изменчивости показывает существование трех возможных соотношений: $C_и > C_г$, $C_и < C_г$, $C_и = C_г$.

Варьирование признаков первой группы определяется прежде всего генотипическими особенностями индивидуумов, слагающих древостой. Во вторую включаются признаки, для варьирования которых наибольшее значение имеют эколого-географические факторы среды. В изменчивости признаков третьей группы примерно одинаковую роль играют как те, так и другие факторы. Следовательно, сравнение уровней позволяет более правильно оценить причины изменчивости признаков.

На основе изучения различных форм изменчивости и амплитуды варьирования признаков оказалось возможным разработать схему гомологических рядов для некоторых видов древесных растений, оценить стабильность признаков в различных условиях жизни вида, получить данные о географическом градиенте их изменения, сравнить уровни изменчивости представителей разных систематических групп (из числа сем. *Pinaceae*). Это позволило более глубоко раскрыть закономерности формообразования в пределах вида и разработать схему внутривидовой структуры для некоторых видов древесных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Правдин Л. Ф. Внутривидовая систематика и ее значение для селекции.— Проблемы современной ботаники, т. 1. М. — Л., «Наука», 1965.

Тахтаджян А. Л. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее. — Бот. ж., 1970, № 3.

Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. — Рост животных. М., Биомедгиз, 1935.

Gaussen H. Les gymnospermes actuelles et fossiles.— Trav. Lab. forestiere (Toulouse), 1960, vol. 1, N 2.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

Л. Ф. ПРАВДИН

СОВРЕМЕННОЕ УЧЕНИЕ О ПОПУЛЯЦИЯХ И ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ

В настоящее время многие научно-исследовательские учреждения занимаются изучением изменчивости древесных растений в связи с селекцией. Вопросы о виде у растений (и животных) издавна стоят в центре внимания и биологов широкого профиля, и систематиков в более узком смысле. Проблема же изменчивости организма и проблема происхождения видов не отделимы одна от другой, о чем писал еще Н. И. Вавилов.

В апреле 1967 г. Отделение общей биологии АН СССР и Всесоюзное ботаническое общество провели совещание в г. Ленинграде по объему вида и внутривидовой систематике. В резолюции совещания было отмечено, что в СССР длительное время вопросам теории вида и внутривидовой систематике уделялось недостаточное внимание, хотя они имеют первостепенное значение как для теоретической биологии, так и для решения многих практических вопросов, в том числе и селекции («Совещание по объему вида...», 1967).

Хотя за последние полвека, особенно же за последние 25—30 лет, накоплен большой и разносторонний материал по изменчивости древесных растений, он не всегда и недостаточно привлекается при обсуждении общих вопросов по структуре вида. Между тем леса Советского Союза являются благодатным объектом для изучения изменчивости, поскольку ареалы многих видов древесных растений занимают огромные территории, что облегчает исследования по выявлению закономерностей изменчивости и проблеме эволюции видов.

В статье рассматриваются следующие вопросы: 1) определение популяции, 2) генетическая структура популяции, 3) популяционная структура вида, 4) популяция как исходный объект для селекции и внутривидовой дифференциации, 5) о целостности вида и популяции.

Термин «популяция» впервые в 1903 г. ввел В. Л. Иоганнсен. Применяя в своих исследованиях вариационно-статистический метод, В. Л. Иоганнсен поясняет, что «расу, население, группу какого-нибудь вида, или, как мы будем говорить здесь и дальше, «популяцию» нельзя с биологической точки зрения

рассматривать как нечто единое. Это единое может и не быть таковым даже в том случае, когда для каждого из отдельных свойств существует средняя, якобы «типичная» величина, вокруг которой флюктуируют вариации всех данных индивидов в виде вариационной кривой». Такая популяция может содержать «... различные самостоятельные, сильно отличающиеся друг от друга типы, которые ни в коем случае не обнаруживают при непосредственном рассмотрении эмпирических кривых или таблиц... Прежде чем толковать популяцию как единство, нужно проанализировать ее биологически, чтобы выяснить ее элементы, т. е. чтобы получить понятие о самостоятельных типах, уже существующих в популяции» (Иоганнсен, 1935, стр. 27).

Постепенно содержание и объем популяции уточнялись и углублялись. Сейчас популяцию понимают как группу свободно скрещивающихся или потенциально способных к скрещиванию организмов особей одного вида, населяющих в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) определенную территорию и обнаруживающих определенные пространственно-временные взаимоотношения. В естественных условиях встречается большое число разных типов популяций.

Из определения термина следует, что популяция — это совокупность особей одного типа. Если речь идет о фитоценозе, в состав которого входит несколько, а иногда и много видов растений, то это значит, что в этом фитоценозе столько популяций растений, сколько в нем видов. Если мы изучаем биогеоценоз, объединяющий фитоценоз, зооценоз и микробоценоз, то каждый из трех компонентов в свою очередь состоит из популяций растений, животных и микроорганизмов, находящихся в определенных взаимоотношениях.

Особи, составляющие популяцию, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяют определенную территорию. Отсюда следует, что применение термина «популяция» к созданным человеком лесным культурам, где уже был проведен искусственный отбор и возраст которых определяется одним поколением, должно быть ограничено или применяться с оговоркой.

Особи популяции свободно скрещиваются между собой. Это обеспечивает перекомбинацию генов и сильную изменчивость внутри вида. Каждый вид полиморфен в какой-то степени. Это его естественное свойство, давно подмеченное лесоводами: «Jedem Ficht hat ein anderes Gesicht» — каждая ель имеет свое лицо. Внутри популяции нет изоляционных барьеров, поэтому свободное скрещивание между особями протекает широко. Но каждая популяция отделена от соседних такой степенью изоляции, которая исключает возможность свободного скрещивания между ними.

Итак, популяция, наделенная перечисленными выше свойствами, реально существует в природе, она выступает во вре-

мени и пространстве как определенное единство и способна изменяться в течение большого числа поколений (Тимофеев-Ресовский и др., 1969). При таком понимании популяции и применении этого термина к лесным сообществам мы неизбежно приходим к необходимости изучать ее в связи с процессами эволюции вида.

Биологи-эволюционисты не расходятся во мнении о том, какое место и роль принадлежат популяции в эволюции органического мира: популяция является «элементарной эволюционной структурой..., самой мелкой из реально существующих в природе биохорологических групп особей» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), «наименьшей единицей эволюции» (Шмальгаузен, 1968; Шварц, 1969); «элементарной единицей вида» (Сукачев, 1963; Корчагин, 1964); «элементарной размножающейся единицей вида» (Завадский, 1961); «популяция — первая ступень, где разыгрываются явления эволюции» (Дубинин, 1966); популяция — кузница, где естественный отбор творит новые формы» (Лобашев, 1967). Вот почему «...популяции, категории, выражающие любую естественную группировку особей, заняли центральное место во внутривидовой таксономии» (Дубинин, 1966). Природные популяции являются реальными группами организмов, в которых надо искать зарождение и осуществление эволюции. Индивидуальная изменчивость служит лишь элементарным источником для начала процесса эволюции в группе. Эволюционирует не особь, а популяция.

Действительный эволюционный фактор — естественный отбор. Он определяет форму и направление протекающего на земле эволюционного процесса.

При изучении протекающих в природе процессов эволюции мы часто констатируем удивительную приспособленность организма к окружающей среде. Термин «приспособленность» означает эффективность генотипа в отношении передачи генетической информации следующему поколению. В таком понимании термин «приспособленность» равнозначен термину «адаптивная ценность генотипа». При этом среда «через посредство отбора влияет на генетическую структуру популяций таким образом, что в них возникают наиболее приспособленные фенотипы» (Эрлих, Холм, 1966, стр. 115—116).

Современная генетика делится на два раздела: 1) менделеевская и 2) генетика популяций. Первая имеет дело с наследственностью в относительно малых группах за короткий период времени, вторая — с генетической изменчивостью в больших группах или популяциях за долгий период времени. Генетика популяций широко используется селекционерами-практиками. Большинство культурных растений так далеко отошли от своих диких сородичей, что стали непригодны для исследования изменчивости. Поэтому изучение естественных, природных популяций древесных пород имеет огромное практическое значение,

оно должно проводиться в широком масштабе и вести к новым теоретическим положениям (Wright, 1962).

В настоящее время проводится большая работа по генетике природных популяций, и результаты ее исключительно важны для селекционеров-лесоводов. При определении понятия «популяция» мы уже указывали, что одна из причин изменчивости — свободное скрещивание между особями популяции (панмиксия). Однако, несмотря на сильную изменчивость особей внутри популяций, в них наблюдается длительное устойчивое существование особей с теми или иными признаками и свойствами, а также определенное соотношение их в пределах популяции. Это явление хорошо известно лесоводам, занимающимся вопросами изменчивости. К настоящему времени накоплен большой экспериментальный материал в отечественной и зарубежной литературе, который достаточно полно отвечает на эти вопросы. Остановимся на наиболее важных работах.

С. С. Четвериков в 1962 г. обосновал учение о генетической структуре популяций и использовал новые методы генетического анализа для изучения наследственности в популяциях (Четвериков, 1968). Стало ясно, что сильная изменчивость особей в популяции вызвана не только скрещиванием, при котором расщепление признаков в потомстве подчиняется законам Г. Менделя, но также возникновением мутаций, различающихся как генетически (генные мутации и хромосомные перестройки), так и по своему фенотипическому проявлению. Заслуга С. С. Четверикова в том, что своими исследованиями он доказал возникновение мутаций (по его терминологии — «геновариаций») не только в популяциях культурных растений, но и в природных, «диких».

Для познания генетической структуры популяций большое значение имеют работы Харди (Hardy, 1908) и Вайнберга (Weinberg, 1908). Независимо друг от друга они доказали математически, что в панмиктических популяциях с большой численностью особей и при отсутствии давления отбора или других эволюционных факторов устанавливается и затем сохраняется определенное соотношение особей с доминантными и рецессивными признаками, причем это соотношение остается длительно постоянным в ряду поколений. Это явление получило название закона Харди — Вайнберга. В краткой формулировке он гласит: «Генетическая конституция популяции остается постоянной от одного поколения к следующему при отсутствии мутаций, случайных изменений или отбора».

К этому же периоду (1920 г.) относится открытие Н. И. Вавиловым закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. Через десять лет, в 1930 г., Н. И. Вавилов сделал доклад на V Международном ботаническом конгрессе в Кэмбридже на тему: «Линнеевский вид как система» (Вавилов, 1967а, б). Закон гомологических рядов Н. И. Вавилова в рабо-

тах по изменчивости древесных пород получил полное подтверждение.

Так постепенно оформлялась новая отрасль биологии — генетика популяций, развивались и конкретизировались взгляды на содержание и объем понятия «популяция» и устанавливались ее связи с другими отраслями биологической науки: теорией эволюции, систематикой, экологией. Вот почему при изучении популяций необходима теснейшая увязка всех перечисленных отраслей науки между собой. Е. Н. Синская (1961, стр. 49—50) так определяла связь между более простыми и более сложными единствами: «Динамика состава популяций должна изучаться с учетом всех факторов среды, на всех тех типах местообитаний, которые существуют на нашей планете... Наука должна идти по пути... все более разностороннего и углубленного раскрытия связей между более простыми и более сложными единствами в иерархическом ряде: клетка→организм→популяция→экотип→вид→фитоценоз→биогеоценоз».

В литературе уделяется большое место анализу природных популяций, но в основном в качестве объектов исследований берутся популяции насекомых или растений с непродолжительным периодом жизни одного поколения. И только за последние годы природные лесные популяции некоторых видов стали объектами детального анализа изменчивости признаков на обширной территории их ареалов (Sokolowski, 1931; Петров, Драгавцев, 1969, и др.).

При изучении внутривидовой изменчивости с морфологической, экологической и эволюционной точек зрения приходится пользоваться методами, отличающимися от общепринятых у систематиков. Генетик-селекционер исходит из представления о популяционной структуре вида, изучает степень различий между соседними популяциями и характер промежуточной популяции. Такой подход является более объективным. При этом все большое разнообразие природных популяций можно разделить на следующие три категории структурных элементов вида (Майр, 1968):

1) клинальная изменчивость — ряды постепенно меняющихся популяций;

2) географические изоляты — популяции, географически обособленные от основной части видового ареала;

3) гибридные зоны (популяции) — это довольно узкие зоны, часто с очень сильно повышенной изменчивостью, по обе стороны которых находятся устойчивые (в отношении изменчивости) и довольно однородные группы популяций, часто объединяемые в подвиды.

При таком понимании популяции вид, как основной этап эволюционного процесса, «представляет собой совокупность особей, образующих географически или экологически викарирующие популяции, обладающие рядом общих морфо-физиологиче-

ских признаков, способных в природных условиях к скрещиванию друг с другом и образующих поэтому интерградацию и переходные популяции между отличающимися друг от друга соседними, в совокупности же занимающий общий сплошной или частично разорванный ареал». И далее: «Вид представляет собой систему генотипов, заполняющих совокупность экологических ниш в биогеоценозах, обладающих общей эволюционной судьбой, определяемой возможностью скрещивания, ведущей к перекомбинации генов и внутривидовой конкуренции и, в этом смысле, независимых от эволюционной судьбы других видов» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969, стр. 177).

Это определение вида тождественно сформулированному Н. И. Вавиловым (1967б, стр. 75): «Виды, с которыми имеет дело современный ботаник, возникают в пространстве и во времени; без учета этих факторов даже углубленное, на основе гибридологических анализов, знание о виде неполно и неточно». «Для разграничения видов,— писал Н. И. Вавилов,— необходимо принимать во внимание, как показывает наш опыт, помимо морфологических признаков, их физиологическую обособленность, нескрещиваемость, географическую и экологическую обособленность... Линнеевский вид, таким образом, в нашем понимании — обособленная сложная подвижная морфо-физиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом и в своей внутривидовой наследственной изменчивости подчиняющаяся закону гомологических рядов» (стр. 78—79, 83).

При работах по внутривидовой изменчивости приходится составлять карты изменчивости того или иного признака и наносить популяции на карту. При этом обычный для систематической и биологической литературы метод мелкомасштабных карт вводит в заблуждение, потому что географические ареалы представлены на них как непрерывные, хотя виды обычно состоят из локализованных колоний. Яркий пример этого — изолированные степные боры: каждый из них может служить самостоятельным объектом для изучения изменчивости популяций. В большинстве же работ при изучении внутривидовой изменчивости, к сожалению, изоляты не учитываются и тем самым не вскрывается потенциальная возможность изолятов для видообразования.

Между изолятами и основной частью популяции, а также между разными изолятами имеются многочисленные, часто уникальные, иногда крайне резкие морфологические, физиологические, экологические и другие различия. Судьба географических изолятов неодинакова: они могут превратиться в самостоятельные виды, либо совершенно вымереть, либо восстановить контакт с основной частью видовой популяции, образовать вторичную зону контакта (зона интрогрессивной гибридизации).

Таксономический статус и степень фенотипического отличия изолятов обусловливаются длительностью изоляции и, следова-

тельно, числом поколений и другими факторами. Для территории Евразии и Северной Америки таким фактором являлся ледниковый период.

Таким образом, виды — это не те однородные типологические единицы, которые рассматривала классическая систематика. В действительности вид имеет сложную популяционную структуру, для которой характерны ряды клинальных популяций, изолятов и зон интеградации. Центральные и периферические популяции различны. Н. И. Вавилов подчеркивал, что «крайне интересные» отклонения от среднего типа вида обнаружены «на окраине области», занимаемой им, как острова и изолированные горные районы, а не в центре ареала.

Коснемся вопроса о целостности вида и популяции. Целостность — одно из основных свойств биологических систем любого порядка. Система обладает свойствами, которые нельзя свести к сумме свойств составляющих ее частей, отдельно взятых. Целостность биосистем есть результат структурной и функциональной дифференциации составных частей. Чем больше эта дифференциация, чем более специализированы части, тем сильнее будут они интегрированы в систему как целое. Примат будет принадлежать системе как целому, а не отдельным частям. Другое общее свойство биологических систем состоит в том, что они находятся в состоянии динамического равновесия, которое поддерживается саморегуляцией функционирования систем, осуществляемой в основном по принципу обратной связи. Между этими свойствами биосистем существует тесная связь (Чижек, 1968).

Вид, как относительно целостная система популяций, является носителем и основной единицей эволюционного процесса, который фактически происходит и может происходить лишь на уровне популяций и вида. Как бы хорошо слажена и гармонична ни была целостность, она всегда одновременно внутренне противоречива. Например, вид является не только специфическим морфологическим типом, но также и множеством особей; не только основной единицей жизни и эволюции, но и сложным комплексом; не только разнообразностью форм, но и целостностью; не только дискретной единицей, но и обладающей относительными границами; не только явлением относительно постоянным, но и этапом развития и т. п. Общая биологическая концепция вида должна принимать во внимание все эти стороны, ибо только в их единстве можно охватить столь сложное биологическое явление. Существующие общие характеристики вида не учитывают, однако, в достаточной мере сложность и внутреннюю противоречивость вида как объективного явления природы и обращают внимание лишь на некоторые из указанных особенностей.

Исходя из представлений о целостности вида, можно сказать, что вид является свободно размножающейся популяцией (или

совокупностью популяций), которая занимает известную площадь и в которой различные индивидуумы (отличающиеся друг от друга полом, возрастом и генетически) связаны особыми внутривидовыми отношениями и образуют определенное целостное единство. Вид в целом представляет собой особую форму существования жизни и занимает особую экологическую нишу. Он реагирует на изменения внешних условий и в свою очередь воздействует на среду. Основными интегрирующими факторами вида как целого являются половой процесс, конгруенции и общевидовые приспособления (Чижек, 1968).

Таким образом, изучение изменчивости внутри вида на уровне популяции является новым и перспективным направлением исследований, подготовленным предшествующими работами по изучению формового разнообразия древесных пород, приводит к познанию закономерностей процесса эволюции вида и вскрывает потенциальные возможности его для селекционных работ. Поскольку на территории СССР многие виды древесных растений произрастают на больших площадях, в разнообразных почвенно-климатических условиях, работы по внутривидовой изменчивости здесь особенно перспективны.

Изучение внутривидовой изменчивости не должно иметь своей конечной целью только установление ранга того или иного таксона, а должно сопровождаться установлением их генетических особенностей и филогенетических соотношений. Это необходимо не только для селекции, но и для правильного понимания фитоценотических особенностей растительных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М. — Л., «Наука», 1967 а.

Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. М. — Л., «Наука», 1967.

Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат, 1966.

Завадский К. М. Учение о виде. Л., Изд-во ЛГУ, 1961.

Иоганнсен В. Л. О наследовании в популяциях и чистых линиях. — Классики естествознания. М. — Л., ОГИЗ — Сельхозгиз, 1935.

Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения. — Полевая геоботаника, т. 3. М. — Л., «Наука», 1964.

Лобашев М. Е. Генетика. Изд. 2. Л., Изд-во ЛГУ, 1967.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.

Петров С. А., Драгавцев В. А. Методика изучения генетической изменчивости популяций древесных растений. — Лесоведение, 1969, № 5.

Синская Е. Н. Современное состояние вопроса о популяциях высших растений. — Проблема популяций у высших растений, вып. 1. Л., 1961 (Всесоюзн. ин-т растениеводства).

Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Тезисы докладов. М. — Л., «Наука», 1967.

Сукачев В. Н. Задачи лаборатории лесоведения АН СССР. — Биогеоценотические исследования в дубравах лесостепной зоны. М., «Наука», 1963.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. — Классики советской генетики 1920—1940 гг. М. — Л., «Наука», 1968.
Чижек Ф. О целостности вида и популяции. — Проблема целостности в современной биологии. М., «Наука», 1968.
Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969 (Урал. фил. АН СССР).
Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, «Наука», 1968.
Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. Перевод с англ. М., «Мир», 1966.
Hardy G. H. Mendelian proportions in mixed population.— Sci., 1908, vol. 28, N 49.
Sokolowski S. Prace biometryczne had rasami sosny zwyczajnej (*Pinus silvestris*) na ziemlach Polski. Krakow, 1931.
Weinberg W. Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen.— Vereien Naturk., Jhft., 1908, Bd. 64.
Wright J. W. Genetics of Forest Tree Improvement.— FAO. Forestry and Forest Products Studies, 1962, № 16.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

А. В. АЛЬБЕНСКИЙ

ФОРМИРОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ГИБРИДОВ ДЕРЕВЬЕВ

В результате межвидовой гибридизации у некоторых растений формируются своеобразные морфологические признаки и лесоводственные свойства. Такие явления обнаружены нами в процессе селекционной работы с лиственницей, сосной, акацией, березой, дубом, ильмом, кленом, орехом, тополем и ясенем. Гибридизацию, выращивание семян, сеянцев и культивирование их производили в Подмосковье, в г. Камышине Волгоградской области, в пос. Береза Куйбышевской области, под Волгоградом, Минском и в других местностях. Установлено, что в результате скрещиваний изменяются все видимые органы деревьев.

У лиственниц изменились семенные и кроющие чешуи шишек и вес семян. Окраска семян осталась прежней, а у чешуй женских шишек интенсивность их расцветки ослабла: малиновые стали розоватыми, зеленые посветлели. Окраска годичных побегов не изменилась; у гибридов преобладала окраска материнского вида. Размеры шишек аналогичны материнскому виду. Исключение составил гибрид лиственниц японской и сибирской (*Larix leptolepis*×*L. sibirica*), у которого они увеличились. Не было установлено изменений хвои по внешним признакам.

Крона гибридов лиственниц европейской и японской (*L. decidua*×*L. leptolepis*) стала шире и плотнее, чем у материнских деревьев. Аналогичная крона обнаружена и у 15-летних гибридов возле г. Берлина в Эберсвальде. Семена для выращивания второго поколения собирали только с лучших деревьев после свободного переопыления; второе поколение гибридов росло хорошо, сохраняя морфологические признаки, промежуточные между исходными видами.

Среди скрещиваемых видов своей корой выделяется лиственница японская — до 20 лет ее чешуи резко отслаиваются и кора принимает «лохматый» вид. В первом поколении гибридов лиственниц японской и сибирской (*L. leptolepis*×*L. sibirica*) кора деревьев также резко разделяется на чешуи, у гибридов европейской и японской (*L. decidua*×*L. leptolepis*) — только в одной комбинации. Крона у этих деревьев густая.

Для гибридизации сосен в г. Камышине с 1955 г. использовано шесть видов, из них заслуживают внимания лишь четыре комбинации: крымская (*Pinus pallasiana*) и обыкновенная (*P. silvestris*), обратное скрещивание; крымская и Банкса (*P. banksiana*); обыкновенная и Банкса. У гибридов с сосной крымской несколько удлинилась хвоя. В целом у гибридов усилилась густота окраски хвои. Генеративные органы в 16 лет еще только формируются, и их изменения не оценены.

У сеянцев первого поколения гибридов акации белой и новомексиканской (*Robinia pseudoacacia* × *R. neomexicana*) морфологические признаки изменились незначительно: цветочная кисть укоротилась, бутоны перед распусканием имели розоватый оттенок, как у яблони. У сеянцев берез после скрещивания видов внутри секции или из близких секций морфологических изменений не отмечено.

Для скрещивания ильмовых брали вяз перистоветвистый (*Ulmus pinnato-ramosa*) и опылители — вяз гладкий (*Ul. laevis*) и карагач (*Ul. foliacea*). В первом же поколении листья гибридов стали шире и длиннее, во втором (при свободном переопылении из семян, собранных с гибридов первого) они остались такими же. Изменились размеры семян. У гибридов *Ul. pinnato-ramosa* × *Ul. laevis* семена двух поколений длиннее и шире обоих исходных видов, а у *Ul. pinnato-ramosa* × *Ul. foliacea* — длиннее, чем у материнского вида, но несколько короче, чем у семян карагача; по ширине они почти равны семенам опылителя. По весу они тяжелее материнского и легче отцовского вида. Грунтовая всхожесть гибридных семян одинакова с исходными видами; такова же и сохранность всходов.

При скрещивании дубов черешчатого (*Quercus robur*) и красного (*Q. rubra*) в результате реципроктной гибридизации у растений первого поколения сохранилась общая форма листьев, свойственная материнскому виду, но появились отдельные экземпляры с длинными листьями, перетянутыми почти до средней жилки, и узкими лопастями. При скрещивании *Q. rubra* × × *Q, robur* изменений листьев не замечено.

Гибриды кленов также имели морфологические особенности. В результате скрещивания клена ясенелистного с остролистным (*Acer negundo* × *A. platanoides*) в первом же поколении обнаружено несколько экземпляров с обоеполыми цветками. Семена их оказались всхожими, и в последующих поколениях всегда появлялись сеянцы с обоеполыми цветками. У нескольких экземпляров вместо сложного листа, подобного ясеневым, сформировалась уродливая пластинка. Это характерно и для второго поколения. У некоторых экземпляров укоротилась семенная кисть, а крылышки расширились, и угол расхождения их увеличился. Значительно улучшилась стройность ствола клена ясенелистного, что важно для создания защитных лесных посадок в зоне каштановых почв.

У первого поколения гибридов *Acer platanoides* × *A. negundo* не обнаружено заметных изменений листвы, семенные кисти стали длиннее и увеличилось число семян в них. В обоих комбинациях скрещивания семена гибридов тяжелее исходных видов и вполне всхожи.

При скрещивании тополей хорошие растения сформировались только в комбинациях внутри секций. У гибридов осины с тополем белым (*P. tremula* × *P. alba*) влияние последнего сказалось в изменениях листвы: удлинились пластинки листьев и появились крупные зубцы, напоминающие лопасти белого тополя. На верхней стороне молодых листовых пластинок всегда есть белое опушение, а на нижней оно держится почти весь вегетационный сезон. Такое же опушение формируется на однододичных побегах. Крона гибридов (в возрасте до 20 лет) состоит из сучьев, толщина которых вдвое тоньше сучьев осины. У отдельных экземпляров сформировались измененные генеративные органы: в одной сережке — нормальные пестичные и тычиночные цветки или одновременно пестичные, тычиночные и обоеполые. Пыльца таких цветков хорошо прорастала на искусственных средах; при помещении нескольких сережек в один изолятор формировались всегда крупные всхожие семена. Во втором семенном поколении однодомное расположение и обоеполовость цветков сохранились.

Гибриды первого поколения тополей белого и Боллеана (*P. alba*×*P. bolleana*) имели листья типа Боллеана (вытянутые и крупнолопастные), верхняя сторона блестящая, нижняя — опушенная. У молодых деревьев листья на вершине почти вдвое крупнее листьев на сучьях в средней части кроны. По форме кроны растения первого поколения делились почти поровну — с широкой и пирамидальной.

Сеянцы от скрещивания осокоря и пирамидального тополя (*P. nigra*×*P. pyramidalis*) морфологически не изменились. Крона их аналогична материнской. Все растения от скрещиваний пирамидального тополя с берлинским (*P. berolinensis*), осокорем (*P. nigra*), китайским (*P. simonii*) при их вегетативном размножении имели четко выраженный ствол, в то время как у пирамидального тополя ствол обычно многократно раздваивается и поэтому имеет меньшую хозяйственную ценность. В этих скрещиваниях резко сказалось влияние отцовских видов. Например, листья гибридов тополей пирамидального и берлинского — копьевидные, но не гофрированные, а пирамидального с китайским — на коротких черешках и яйцевидно-эллиптические.

Полученные нами гибриды от скрещивания *Populus balsamifera* × *P. berolinensis* и *P. moskowiensis* × *P. berolinensis* были переопылены тополем краснонервным (*P. rubrinervis nort*). У сеянцев листья приобрели признаки опылителя: увеличился их размер, основание стало сердцевидным, они посветлели;

окраска нервов весной красная, к осени светлеет. На вершине деревьев листья всегда очень крупные.

У первого поколения гибридов ясеня зеленого с европейским (*Fraxinus viridis* × *Fr. excelsior*) значительных морфологических изменений не установлено. До 15—20 лет кора гибридов сохранялась гладкой, как у ясеня европейского. Листья увеличились на одну пару листочков по сравнению с материнским видом. Такие же признаки и у растений второго поколения. Под влиянием прививки к двухлетнему ясеню зеленому почки ясеня европейского и в результате формирования второго ствола у сеянцев, выращенных из семян подвоя, произошли изменения, как при половой гибридизации.

Все гибриды деревьев, особенно изменившиеся морфологически, имеют режим транспирации и накопления сухого вещества более благоприятный, чем у исходных видов, поэтому они превосходят своих родителей по росту, засухоустойчивости и зимостойкости. Гибриды дубов, например, в зиму 1968/69 гг. в г. Камышине Волгоградской области не пострадали от сильных морозов.

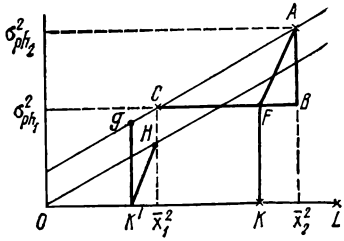
Появление морфологических изменений в первом поколении объясняется условиями скрещивания. Тополя скрещивали на срезанных ветвях, что ослабляло материнский организм. Пыльца наносилась троекратно и обильно. При скрещивании на деревьях материнскими растениями служили молодые экземпляры первых цветений. Опыление на старых деревьях не удавалось. У обоеполых видов для опыления выбирали физиологически «женские» экземпляры, а пыльцу собирали с физиологически «мужских». Сеянцы выращивали в наиболее благоприятных условиях, что создавало возможность «свободного» проявления признаков. Второе поколение получали из семян, собранных с растений первого, растущих большими группами (сотни гибридов). Пространственной изоляции не было, поэтому второе и последующие поколения по существу представляют внутривидовые гибриды. У них продолжается процесс изменчивости, проявившийся в первом поколении.

Рассчитать какие-либо коэффициенты изменчивости трудно, так как они не отражают действительное численное соотношение выросших гибридов вследствие того, что прорастают не все посеянные семена; в первый же год еще на грядках и в ящиках отмирают молодые сеянцы, процесс отпада продолжается и на второй год. Сохранность в посадках тоже уменьшается. Изучение погибающих сеянцев показало, что отпадают наиболее изменившиеся растения. Обязательно выпадают сеянцы со слабой корневой системой, не выдержавшие поражения грибными паразитами, альбиносы и т. д.

В. А. ДРАГАВЦЕВ

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНОТИПИЧЕСКИХ ЗНАЧЕНИЙ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ В ЛЕСНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Существующие модели анализа количественной генетической изменчивости в растительных популяциях предполагают изучение популяции в одной среде и в одно время, но они не анализируют структуру и поведение самих признаков. Кроме того, почти нет попыток распространить их на поведение популяций в экологических рядах и тем самым приблизить генетику количественных признаков растений к реальным селекционным ситуациям.



Модель распределения генотипических значений количественных признаков в популяциях.
Объяснение см. в тексте.

Если две особи в популяции, растущие в абсолютно одинаковой среде, различаются по какому-либо количественному признаку, например по приросту, и если время развития признака одинаково для обеих особей, то, **очевидно, их различие** может быть достигнуто только одним путем: за счет скорости развития признаков. На графике (см. рисунок) это выражается в различии угловых коэффициентов прямых, аппроксимирующих динамику признака у каждой особи.

Благодаря стабильной разнице в угловых коэффициентах реакции на лимитирующий экологический фактор, с увеличением средней величины признака будет возрастать генотипическая дисперсия его в популяции, так что

$$G_g^2 = \frac{\sigma_g^2}{\bar{x}^2} = \text{const},$$

если линии реакции особей проходят через начало координат. Назовем такой признак статистически элементарным (по Куршаковой, 1965).

Показано (Драгавцев, Нечипоренко, 1972), что эксперимент можно организовать так, что в выражении

$$G^2_{\text{ph}} = \frac{\sigma^2_g}{\bar{x}^2} + \frac{\sigma^2_e}{\bar{x}^2},$$

где C_{ph} — фенотипический коэффициент вариации,

x — средняя величина признака в популяции,

σ^2_g и σ^2_e — генотипическая и паратипическая дисперсии признака, соответственно, σ^2_e можно сохранить постоянной при увеличении $\bar{x}^2$ и σ^2_g (Урбах, 1965), если экофактор, сдвигающий среднюю величину популяции, имеет нулевую дисперсию и если дисперсия чувствительности особей одного генотипа в популяции к новому уровню экофактора близка к нулю. Оба эти условия легко осуществимы в эксперименте.

Любой полигенный признак можно представить состоящим из двух частей: константы, обусловленной противоположно действующими генами, и подвижной части, определяемой генами, имеющими однонаправленную реакцию на данный экофактор. Поэтому

$$G^2_g = \frac{\sigma^2_g}{\bar{x}^2 - a^2} = \text{const},$$

где a^2 — константа признака.

Если построить модельную популяцию, состоящую из N клонов по n особей в каждом, то можно, накладывая на часть популяции экофакторы с нулевой собственной дисперсией, следить за постоянством σ^2_e по n_i особям в каждом клоне, т. е. оценивать, аддитивен ли вклад каждого испытываемого экофактора.

Если на одну половину клона, растущего на фоне невыравненного экофактора (например, влажности почвы), действовать так, чтобы все особи получили одинаковое и достаточное количество влаги, то в результате тождественности генотипов особей клона их апикальные меристемы в условиях максимальной оводненности начнут делиться с одинаковой скоростью (дисперсия чувствительности к экофактору в клоне равна нулю). Это сдвинет среднюю величину линейного прироста клона, но сохранит паратипическую дисперсию на прежнем уровне. Назовем этот прием методом импульсного избытка лимитирующего экофактора. Он сохраняет паратипическую дисперсию, а генотипическая растет пропорционально росту средней величины признака. Если в системе уравнений

$$G^2_{\text{ph}_1} = \frac{\sigma^2_{g_1}}{\bar{x}^2_1} + \frac{\sigma^2_e}{\bar{x}^2_1},$$

$$G^2_{\text{ph}_2} = \frac{\sigma^2_{g_2}}{\bar{x}^2_2} + \frac{\sigma^2_e}{\bar{x}^2_2},$$

где 1 и 2 — уровни экофактора, $\sigma_e^2 = \text{const}$ и $\sigma_{g_1}^2/\bar{x}_1^2 = \sigma_{g_2}^2/\bar{x}_2^2$ из условия элементарности признака, то оценить σ_e^2 нетрудно:

$$\sigma_e^2 = \frac{\bar{x}_1^2 \cdot \bar{x}_2^2}{\bar{x}_2^2 - \bar{x}_1^2}\left(G_{\text{ph}_1}^2 - G_{\text{ph}_2}^2\right).$$

Рассмотрим теперь распределение генотипических значений элементарного признака в популяции, произрастающей в экологически пестрой среде. Сделаем следующее допущение. Выберем в пространстве воображаемой популяции все точки с одинаковыми худшими условиями среды для формирования признака. Разместив все генотипы популяции на абсциссе, получим распределение с малым средним и небольшой генотипической дисперсией. Те же генотипы в лучших условиях дадут распределение генотипических значений с большей средней и большей дисперсией. Между ними будет серия промежуточных. Композиция всех распределений даст общую кривую с сильной правосторонней асимметрией. Аппроксимация этой композиции логнормальным распределением не удовлетворяет критерию логнормальности $\gamma_1 = C(3 + C^2)$, где γ_1 — коэффициент асимметрии, а C — коэффициент вариации. Таким образом, она, назовем ее композицией Z_1, заслуживает специального математического исследования.

Отложим на ординате (см. рисунок) две фенотипические дисперсии $\sigma_{\text{ph}_1}^2$ и $\sigma_{\text{ph}_2}^2$, на абсциссе — квадраты средних величин популяции на двух уровнях экофактора и получим в системе координат $\sigma_{\text{ph}_1}^2\bar{x}^2$ треугольник ABC. Очевидно, $AB = \sigma_{\text{ph}_2}^2 - \sigma_{\text{ph}_1}^2 = \Delta\sigma_g^2$, так как $\sigma_e^2 = \text{const}$, $CB = \bar{x}_2^2 - \bar{x}_1^2 = \Delta\bar{x}^2$. Определим квадрат генотипического коэффициента вариации $C_g^2 = \Delta\sigma_g^2/\Delta\bar{x}^2$. Отложим точку $H(\Delta\sigma_{g_1}^2\Delta\bar{x}^2)$ на графике и проведем прямую OH, параллельную CA, которая будет геометрическим местом всех точек σ_g^2; $\bar{x}^2$ данного признака популяции. Для установления паратипической дисперсии σ_e^2 и константы количественного признака a^2 необходимо однозначно определить положение треугольника ABC при $\sigma_e^2 = 0$ и $a^2 = 0$. Ясно, что увеличение σ_e^2 сдвигает треугольник вверх, а увеличение a^2 — вправо.

Точки C и A не могут однозначно определить положение треугольника, так как можно найти много положений его, удовлетворяющих условию $\sigma_g^2/\bar{x}^2 = \text{const}$ при различных σ_e^2 и a^2. Точная оценка σ_e^2 возможна лишь тогда, когда известна константа a^2.

Найдем разность фенотипических размахов в двух средах. Она, очевидно, даст генотипическое приращение размаха $R_2 - R_1 = \Delta R_g$ (за размах принимаем 3σ). Определим генотипические

точки приращения размаха: $\bar{x}_2 + \frac{\Delta R_g}{2}$; $\bar{x}_2 - \frac{\Delta R_g}{2}$, возведем их значения в квадрат и отложим по абсциссе влево и вправо от точки $\bar{x}_2^2(K, L)$. Из точки K восстановим перпендикуляр до CB (точка F), точку A соединим прямой с точкой F: AB — приращение генотипической дисперсии, FB — генотипического размаха.

Для оценки минимального генотипического значения признака в первой среде из точки H треугольника $OH\bar{x}_1^2$ проведем прямую HK', параллельную AF, до пересечения с осью абсцисс. Отрезок OK' даст искомую константу, а отрезок $K'g$ — истинное значение паратипической дисперсии σ_e^2. Константа OK' может возникнуть в популяции в том случае, если в общем пуле генных продуктов, определяющих количественный признак, существуют продукты, действующие на признак разнонаправленно (оппозитно), что гомеостазирует некоторую долю количественного признака.

С помощью описанной модели были найдены паратипические дисперсии в популяциях, построенных из клонов тополей. Оценки σ_e^2 совпали с истинными ее значениями, полученными из сравнения изменчивости между клонами и внутри их дисперсионным анализом.

ЛИТЕРАТУРА

Драгавцев В. А., Нечипоренко В. Н. О распределении генотипических значений статистически элементарных количественных признаков в растительных популяциях. — Генетика, 1972, т. 8, № 6.

Куршакова Ю. С. О вариабельности размерных признаков и способах ее оценки. — Вопр. антропологии, 1965, вып. 21.

Урбах В. Ю. Биометрические методы. М., «Наука», 1965.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

А. И. ИРОШНИКОВ

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД ЮЖНОЙ СИБИРИ

Большинству видов древесных растений свойствен значительный полиморфизм, поэтому изучение генотипического состава и выявление структуры популяций важны для познания направления действия естественного отбора, условий, обеспечивающих устойчивость популяций, принципов оценки особей в целях селекции. При проведении таких работ в пределах всего ареала появляется возможность более глубокого познания эволюции вида и объективного выделения внутривидовых категорий.

Изучение изменчивости морфологических признаков и физиолого-биохимических свойств индивидов популяций позволяет выявить их генотипические свойства и норму реакции на условия среды. Это можно сделать при проведении многолетних стационарных наблюдений, постановке опытов по скрещиванию и испытанию потомств в разных экологических условиях. Большое значение в исследованиях долгоживущих древесных растений принадлежит подбору возрастных групп, позволяющих изучить изменчивость признаков с возрастом. Важное условие успеха в познании общих закономерностей изменчивости и наследовании признаков у деревьев в панмиктических популяциях — изучение множества особей. Для целей селекции необходимо выявлять коррелятивные связи признаков и свойств индивидов.

Литературные данные о формовом составе главных лесообразующих пород не дают полного представления о структуре популяций и закономерностях микроэволюционных процессов. В этом направлении предстоят еще углубленные исследования.

Быстрое развитие в последнее десятилетие теории генетики популяций и новых подходов к сбору и анализу данных по изменчивости ряда древесных пород позволило уже сейчас ряду исследователей (Л. Ф. Правдин, С. А. Мамаев, В. А. Драгавцев, С. А. Петров и др.) сделать некоторые обобщения, которые полезны для познания эволюции видов и выработки программы и методов дальнейших исследований популяций древесных растений. Использование закона гомологичных рядов (параллельной изменчивости) помогает исследователям предвидеть и находить

в природе у разных видов особи с определенными признаками и свойствами.

Накопленные к настоящему времени материалы свидетельствуют, что у древесных растений имеются индивиды, различающиеся по срокам начала и окончания вегетации, цветения, созревания плодов, шишек и семян, содержанию определенных компонентов, величине, форме, числу и окраске генеративных и вегетативных органов, а также по многим другим показателям.

При выделении в популяциях особей по тем или иным признакам важно знать наследуемость последних. Не останавливаясь на методах этой оценки, отметим лишь, что в популяциях древесных растений, как и у других организмов, встречаются индивиды с разным уровнем наследуемости отдельных признаков и свойств. В популяциях хвойных пород имеются особи, в многолетнем цикле которых устойчивы показатели периодов вегетации, созревания шишек и семян, их величины, качества и др. В то же время у определенного числа индивидов наблюдается большая изменчивость этих показателей. Так, например, оценка константности признака начала и окончания вегетации деревьев лиственницы сибирской, проведенная по повторяемости признака в многолетнем цикле, показала, что коэффициент корреляции колеблется от 0,70 до 0,52 (табл. 1, 2).

Для панмиктических популяций древесных растений характерна специфичность каждой особи хотя бы по одному какому-либо признаку. Необходимость анализа состава гетерозиготных популяций требует решения ряда вопросов, важных с теоретической, методологической и практической сторон: определение гомо- и гетерозигот, выделение внутрипопуляционных категорий, выявление направления действия естественного отбора, оценка генотипов и некоторые другие.

При изучении состава популяций важно описание индивидов по четким объективным признакам и свойствам, так как во многих исследованиях группы особей (формы) выделяются по довольно неоднородным признакам, что не способствует познанию структуры популяций и объективной оценке форм.

Сложность состава популяций хвойных пород можно показать на разнообразии индивидов лиственницы сибирской по окраске незрелых шишек. Наряду с зелено- и красношишечной формами у нее выделено шесть групп особей, различающихся по сочетанию зеленой и красной окраски отдельных частей семенных чешуй. В свою очередь, зеленошишечные и, особенно, красношишечные формы неоднородны. Среди первых имеются индивиды с темной, светлой, а также желто-зеленой окраской, вторые объединяют особи с фиолетовой, карминовой, малиновой, сливовой окраской и разнообразным их сочетанием.

Большое количество переходных форм обнаружено у ели сибирской. Значительная изменчивость наблюдается и в окраске мужских генеративных органов сосны, кедра, ели и пихты.

Таблица 1

Распределение деревьев лиственницы саянской популяции по повторяемости признака развития хвои в 1969 и 1970 гг.

Класс	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Итого на 27. V 1970 г.
I	—	2	2	—	—	—	—	—	4
II	3	5	7	16	5	—	—	—	36
III	2	3	27	23	9	1	1	—	66
IV	—	3	16	50	26	4	2	—	101
V	—	3	22	54	64	15	4	1	163
VI	—	—	9	32	52	21	6	—	120
VII	—	—	1	7	21	17	6	2	54
VIII	—	—	—	—	3	1	2	1	7
IX	—	—	—	2	1	1	—	2	6
X	—	—	—	—	1	—	—	—	1
Итого на 21. V 1969 г. .	5	16	84	184	182	60	21	6	558

Примечание. I — особи с поздно распускающейся хвоей, X (VIII) — с рано распускающейся, II — IX (VII) — с промежуточным значением признака; $r=0,52\pm0,03$.

Таблица 2

Распределение деревьев лиственницы саянской популяции по повторяемости признака осенней окраски хвои в 1968—1969 гг.

Класс	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Итого на 22. IX 1969 г.
I	3	—	—	—	3	—	—	—	—	—	6
II	1	2	2	—	1	—	—	—	—	—	8
III	2	8	14	12	2	2	2	2	—	—	42
IV	2	7	8	17	10	5	5	2	—	—	56
V	—	3	8	18	20	13	9	4	1	—	76
VI	—	2	6	14	17	17	19	14	2	—	91
VII	—	2	6	9	17	15	32	17	13	11	112
VIII	—	2	1	5	11	12	23	26	21	10	111
IX	—	—	—	2	3	9	5	14	13	16	62
X	—	—	—	1	—	—	1	2	3	7	14
Итого на 19. IX 1968 г. . .	8	26	45	80	83	74	96	79	53	34	578

Примечание. I — особи с зеленой хвоей; X — с желтой, II—IX — с промежуточным значением признака; $r=0,70\pm0,02$.

Двенадцатилетние исследования состава популяций хвойных пород Алтайско-Саянской горной области и других географических районов Сибири позволили выявить характер распределения особей и дать их оценку по ряду признаков и свойств, а также показать специфику отдельных популяций. Наиболее изучены кедр сибирский и лиственница сибирская, в меньшей мере — ель, пихта и сосна.

Изучение структуры популяций лиственницы по признакам весеннего листораспускания и осеннего расцвечивания хвои, характеризующих начало, окончание и продолжительность вегетации, показало, что в популяциях имеется определенное соотношение в распределении индивидов по этим показателям, выражающееся кривой, близкой к нормальному распределению. При этом характер распределения не зависит от географического района. Аналогичные данные имеются и по другим признакам (табл. 3).

Естественный отбор стабилизирует состав популяций около определенного значения показателя, наиболее оптимального на данном этапе эволюции вида. Малое представительство в популяции крайних по признаку групп особей свидетельствует, что они уступают по жизненности, устойчивости и конкурентной борьбе. Распределение генофонда популяции по типу нормального подчеркивает большую роль естественного отбора в оптимизации ее состава и в то же время в поддержании определенного запаса генетической изменчивости, обеспечивающей виду быстрое приспособление к новым условиям среды. Последнее важно учитывать в практике селекции и интродукции древесных растений.

Однако распределение особей в популяции не по всем признакам близко к нормальному типу. Так, цвет мужских и, особенно, женских репродуктивных органов, связанных с физиолого-биохимическими свойствами, определяющими жизнеспособность и устойчивость особей, находится в определенных условиях под сильным действием естественного отбора. Изучение структуры отдельных популяций лиственницы сибирской по цвету женских шишек показало изменение их состава в связи с географическим районом произрастания. В центральном и юго-западном Алтае в популяциях преобладают или составляют значительный удельный вес зеленошишечные формы. В восточном Алтае, в горах Танну-Ола, Саянах, Кузнецкого Алатау господствуют переходные формы. На Крайнем Севере (Потапово-Талках) абсолютно преобладают красношишечные, практически отсутствуют зеленошишечные (0,2%) и очень мало переходных по окраске шишек деревьев.

Для селекции важна оценка продуктивности, а также качества семян отдельных групп особей популяции. Анализ роста деревьев лиственницы, отличающихся сроками начала и окончания вегетации, показал большую изменчивость продуктивно-

Таблица 3

Сопоставление распределения особей лиственницы, ели и кедра в местных популяциях по признакам с теоретическими частотами, %

Признак	Координаты, *град*		$M \pm m$	σ	N	Распределение деревьев в долях σ от M								
	с. ш.	в. д.				$-2, -3$	$-1, -2$	-1	$+1$	$+1, -2$	$+2, -3$	$+1$	± 2	± 3
Лиственница														
1*	50,9	94,6	10,7±0,16	2,21	196	2,6	12,3	35,2	36,2	11,7	2,0	71,4	95,4	100
1	55,4	90	3,8±0,05	1,18	513	1,0	14,4	36,4	32,6	11,5	3,3	69,0	94,9	99,2
2	52,2	93,4	60,5±0,9	22,20	578	1,9	16,2	30,8	32,9	18,0	0,2	63,7	97,9	100
3	68,7	86,3	18,5±0,16	3,68	564	1,1	14,9	37,4	30,0	14,0	1,9	67,4	96,3	99,3
Ель														
3	68,7	86,3	45,0±0,53	7,70	209	2,4	13,4	33,5	36,8	11,5	2,4	70,3	95,2	100
Кедр														
3	53	92,8	61,2±0,9	6,50	50	4	12	32	32	18	2	64	94	100
4	53	92,8	11,1±0,08	0,52	46	4,3	15,2	26,1	43,5	8,7	2,2	69,6	93,5	100
5	53	92,8	244±4,7	26,6	32	3,15	15,6	28,1	37,5	12,5	3,15	65,6	93,7	100
Теоретическое (нормальное) распределение						2,14	13,59	34,13	34,13	13,59	2,14	68,27	95,45	99,73

* 1 — весеннее листораспускание, *мм*; 2 — осеннее расцвечивание хвои, %; 3 — средняя длина шишек, *мм*; 4 — средняя длина семян, *мм*; 5 — вес 1000 шт. сухих полнозернистых семян, *г*.

сти в пределах каждой группы и сравнительно малые различия средних показателей. Некоторое преимущество имеют особи со средним значением признака и индивиды с большим периодом вегетации.

Сопоставление показателей качества семян у деревьев лиственницы с разной окраской женских шишек в алтайских и тувинских популяциях показало значительную изменчивость признака и отсутствие достоверной разницы средних показателей.

Проведенные исследования позволяют констатировать, что у видов древесных растений, как и у других организмов, в процессе эволюции стабилизируется структура популяций с оптимальным генотипическим составом, обеспечивающим виду жизнеспособность и устойчивость в пространстве и времени. В пределах ареала вида состав генофонда отдельных его популяций изменяется. Отмеченные закономерности важны для селекции древесных растений:

а) оценка особей должна проводиться с учетом их генетических свойств и места, занимаемого в структуре популяции;

б) при моделировании искусственных популяций следует учитывать структуру естественных;

в) значительный генетический потенциал популяций позволяет интродуцировать определенные группы индивидов в другие районы.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

В. И. ПАРФЕНОВ

ЕСТЕСТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ И ФОРМООБРАЗОВАНИЕ СИСТЕМАТИЧЕСКИ БЛИЗКИХ ВИДОВ ДЕНДРОФЛОРЫ БЕЛОРУССИИ

Естественная гибридизация наряду с условиями среды — важный фактор формо- и видообразования. Межвидовые гибридные (переходные) формы отмечены у многих травянистых и древесных растений. Однако, по исследованиям последних лет, даже у видов, в значительной степени подверженных гибридизации, естественные гибриды появляются не так часто. Изучение внутривидовой изменчивости древесных растений убеждает в том, что иногда за гибридные принимаются формы, вызванные другими факторами или являющиеся следствием проявления различных категорий внутривидовой изменчивости.

Комплексные биосистематические исследования зональных древесных и кустарниковых растений в Белоруссии показали, что процессы естественной гибридизации протекают не часто и не повсеместно, а лишь при определенных условиях. В большей степени они проявляются у систематически близких видов, произрастающих в зоне контакта или перекрывания (на границах) экологических и географических ареалов. Рассмотрим это явление на ели европейской (*Picea abies*), дубе сидячецветном (*Quercus petraea*) и ольхе серой (*Alnus incana*), границы естественного произрастания которых находятся на территории Белоруссии.

Ель европейская изучалась на южной границе бореальной области ее сплошного распространения и характеризуется высоким полиморфизмом. На основании многолетних исследований и обобщения литературных данных (Парфенов, 1971) здесь выделено три ее подвида: *Picea abies* subsp. *abies* (ель восточно-европейская), *P. abies* subsp. *alpestris* (ель центрально-европейская альпийская), *P. abies* subsp. *acuminata* (ель острочешуйчатая карпатская). Эти подвиды произрастают в зоне сопряженности границ ареалов (в Полесье) и генетически связаны между собой. В результате естественной гибридизации между ними наблюдается взаимное перекрещивание морфологических признаков, физиологических и биологических свойств. Каждый подвид (как и вид ели европейской в целом) наряду

с типичными для него формами имеет переходные. Например, *P. abies* subsp. *alpestris* включает формы (по строению генеративных органов): f. *orbiculata*, f. *obtusata*, f. *cuneata*, f. *biloba*; *P. abies* subsp. *acuminata* — f. *apiculata*, f. *ligulata*, f. *deflexa*, f. *spathulata*. Крайними для первого подвида являются f. *orbiculata* (близка к типичной центрально-европейской) и f. *biloba* (переходная к острочешуйчатой), у второго соответственно f. *ligulata* (переходная к центрально-европейской) и f. *apiculata* (близка к типичной острочешуйчатой), f. *spathulata* — переходная между острочешуйчатой и восточно-европейской. Генетический ряд между *P. obovata* и *P. abies* subsp. *abies*, по данным С. А. Мамаева и М. С. Некрасова (1968), выражается таким образом: f. *orbiculata*, f. *angulata*, f. *spathulata* (близкие к сибирской), f. *emarginata*, f. *unidentata*, f. *bidentata* (близкие к восточно-европейской). Ближе к центральной части ареала подвидов внутривидовые формы их более однородны.

Дуб сидячецветный на восточной границе своего распространения, в зоне сопряженности ареалов с дубом черешчатым, обладает высокой внутривидовой изменчивостью признаков и свойств. Типичные формы этих видов отличаются характерными признаками. Так, дуб сидячецветный имеет прямые стволы с узкой кроной и мелкотрещиноватой, хорошо отслаивающейся пепельно-серой корой; овальные, неглубоко разрезанные, острые у основания листья, без присущих дубу черешчатому ушек с характерной багряной окраской осенью; длинные, с выемкой на поперечном сечении черешки; цветоносы и плодоносы отсутствуют или очень короткие; желуди яйцевидные до 1/3 длины в плюске, осенью покрыты сизым стирающимся налетом. Однако в популяциях при совместном произрастании этих видов наблюдается широкое варьирование каждого из рассматриваемых морфологических признаков (листьев, желудей, коры, плодоносов и др.), начиная от типичных для дуба сидячецветного до присущих дубу черешчатому. В рядах изменчивости отдельных признаков имеются, таким образом, типичные для обоих видов и переходные формы. В частности, отмечены деревья с типичной для дуба сидячецветного формой листьев, но свойственными дубу черешчатому корой и плодоносами.

Это объясняется не только переплетением признаков и свойств обоих видов, характеризующихся широкой изменчивостью, но и естественной гибридизацией между ними. Фенологические наблюдения за этими видами и изучение морфологической изменчивости разных органов фенологически различных групп подтверждают возможность естественной гибридизации и показывают некоторые особенности межвидового скрещивания. Установлено (Парфенов, 1969), что у дуба сидячецветного, как и у черешчатого, имеются рано- и поздноразвивающиеся группы особей. Разница в сроках наступления фенофаз этого вида составляет 17—25 дней. У раноразвивающихся групп деревьев

облиствение и цветение наступают в среднем на два-пять дней раньше, чем у дуба черешчатого. Дуб сидячецветный не имеет резко обособленных фенологических групп (форм) деревьев. Наряду с рано- и поздноразвивающимися отмечены промежуточные (переходные), проходящие развитие в течение всего фенологического спектра.

По морфологии листьев рано- и поздноразвивающиеся группы деревьев дубов сидячецветного и черешчатого, изученной по сравнительно-графическому методу Я. Иентис-Шаферовой, существенно различаются. Ранние и поздние формы дуба сидячецветного, сохраняя по морфологическим признакам четкую принадлежность к одному виду, по-разному отклоняются от средних значений дуба черешчатого. По всем изученным признакам поздние формы дуба сидячецветного ближе стоят к черешчатому, а по некоторым из них (длина и ширина листовой пластинки, длина максимальной боковой жилки, глубина выемки между лопастями, расстояние от вершины до максимального расширения листовой пластинки и т. д.) однотипны с последним. Отклонения в пределах точности исследования. Листья раноразвивающихся особей дуба сидячецветного более мелкие, правильно овальные, типичные для данного вида; у поздноразвивающихся — более крупные, сильно варьирующие, обратнояйцевидные, по ряду признаков близки к дубу черешчатому. У последней фенологической группы отмечено наибольшее перекрещивание признаков. Объясняется это тем, что раноразвивающиеся особи дуба сидячецветного цветут раньше такой же группы особей дуба черешчатого, причем фазы цветения, в частности опыление, протекают очень быстро и заканчиваются до того, как начинают пылить ранние формы последнего. Следует принять во внимание и то, что в этих популяциях ранние формы дуба черешчатого крайне редки (до 6%). Значит, возможность межвидового переопыления этих групп форм практически исключается, и ранние формы дуба сидячецветного могут переопыляться только между собой. Его поздноразвивающиеся особи свободно могут опыляться пыльцой и рано- и поздноразвивающихся форм дуба черешчатого. Вероятность межвидового переопыления у них возрастает, поскольку поздние формы последнего преобладают.

Таким образом, хотя между рассмотренными видами дубов и образуются в естественных условиях гибридные формы, однако процессы гибридизации у них протекают при определенных условиях и в ограниченных пределах; в данном примере — лишь при участии поздноразвивающихся особей дуба сидячецветного и поздних форм (в основном) дуба черешчатого.

Ольха серая в республике произрастает на южной границе бореальной области сплошного распространения ее. В естественных условиях образует гибридные формы с ольхой черной, которые по морфологическим признакам (коре, соплодиям, ли-

стьям) заметно отличаются от родительских видов. В одних случаях эти формы сохраняют промежуточные признаки, в других — они более характерны для ольхи серой или черной. Хотя и имеются в литературе сведения (Kobendza, 1956; Кундзиньш, 1957; Hylander, 1957; Пираг, 1962) о гибридах между ольхой серой и черной, наши исследования указывают на их редкую встречаемость в естественных фитоценозах. Основная причина этого — разновременность наступления отдельных фаз цветения этих видов.

В Белоруссии ольха серая зацветает раньше черной в среднем на шесть дней (Юркевич и др., 1963). Цветение последней начинается обычно до окончания цветения ольхи серой, и в течение некоторого периода наблюдается их одновременное цветение (от 2 до 20 дней). Лишь в одном случае цветение ольхи серой и черной не совпало. Из этого, казалось бы, можно заключить о широкой возможности их гибридизации. Однако уже на 4—5-й день после начала цветения вылет пыльцы у ольхи серой достигает максимума, а цветение ольхи черной еще не наступает. Это обеспечивает полное опыление ольхи серой собственной пыльцой. В дальнейшем, когда начинает цвести ольха черная, возможность опыления ольхи серой ее пыльцой почти исключена.

В некоторые годы ольха черная начинает цвести во время максимального цветения ольхи серой. Это происходит в том случае, когда создаются особые (общие или местные) условия погоды весеннего сезона, приводящие к снижению энергии цветения ольхи серой, более позднему ее цветению и более раннему зацветанию ольхи черной, а также в определенных экологических и географических условиях. Гибридные популяции этих видов в большом количестве обнаружены на южной границе бореальной области сплошного распространения ольхи серой (на Минской и Ошмянской возвышенностях) и в островных местонахождениях ее за границей распространения (на Новогрудской возвышенности и в Беловежской пуще). Кстати, и в Польше гибридные формы этих видов обнаружены за пределами границы горной области распространения (на побережье р. Вислы). В основном ареале гибридные формы встречаются редко.

Таким образом, у рассмотренных видов дендрофлоры гибридизационные процессы протекают в определенных эколого-географических условиях, частота их заметно возрастает на границах естественного распространения. Это объясняется тем, что в крайних условиях произрастания (на границах ареала) создаются определенные условия для прохождения фаз цветения и опыления, а также тем, что в связи с адаптацией к этим условиям полиморфные виды значительно изменяют свою структуру, характер прохождения многих биологических процессов.

ЛИТЕРАТУРА

Кундзиньш А. В. Гибриды черной и серой ольхи в лесах Латвийской ССР. — Изв. АН Латв. ССР, 1957, № 2.

Мамаев С. А., Некрасов М. С. Изменчивость шишек ели в лесах Среднего Урала. — Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1968, вып. 60.

Парфенов В. И. Изменчивость дуба черешчатого (*Quercus robur L.*) и скального (*Quercus petraea Liebl.*), произрастающих в Беловежской пуще, и возможность интрогрессивной гибридизации между ними. — Беловежская пуща, вып. 3. Минск, 1969.

Парфенов В. И. О внутривидовой систематике *Picea abies* (L.) Karst. — Новости систематики высших растений, т. 8. Л., «Наука», 1971.

Пираг Д. М. Ход роста и строение древесины гибридной ольхи (*Alnus hybrida* A. Br.) в Латвийской ССР. Автореф. канд. дисс. Елгава, 1962.

Юркевич И. Д., Гельтман В. С., Парфенов В. И. Сероольховые леса и их хозяйственное использование. Минск, Изд-во АН БССР, 1963.

Hylander N. On cut-leaved and small-leaved forms of *Alnus glutinosa* and *A. incana*.— Svensk Bot. Tid., 1957, Bd 51, H. 2.

Kobendza R. Mieszance naturalne olszy szarej i czarnej w Polsce. (*A. incana* Moench. × *A. glutinosa* Gaertn.-*A. hybrida* Alex. Braun).— Rocznik sekcji dendrologicznej Polskiego Towarzystwa Botanicznego, vol. 11. Warszawa, 1956.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

С. А. ПЕТРОВ

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

В отечественной и зарубежной литературе имеется богатый фактический и экспериментальный материал по изменчивости признаков и свойств в популяциях лесных древесных растений. Помимо чисто ботанических описаний многочисленных географических рас (подвидов), разновидностей и форм, значительное внимание уделено внутривидовой изменчивости как основе отбора в популяциях хозяйственно ценных генотипов. Несмотря на успехи, достигнутые в изучении структуры популяций многих видов, до настоящего времени недостаточно исследованы генетические закономерности в популяциях лесных древесных растений. Не известен уровень генотипического разнообразия популяций по тем или иным признакам, особенно слабо изучена генетика количественных признаков, наиболее сложных и в то же время наиболее ценных с хозяйственной точки зрения. В нашей стране лишь в последнее десятилетие начали проводиться исследования в этом направлении. Работы В. А. Драгавцева (1962, 1967 и др.), С. А. Петрова (1964, 1970), В. И. Сахарова (1969), В. М. Остриковой (1969), Е. П. Проказина и А. В. Чудного (1968) и некоторых других позволили выявить значительную генотипическую обусловленность изменчивости в популяциях таких признаков и свойств, как энергия линейного роста (у сосны, тополя, яблони), качество каталазы семян саксаула, содержание аскорбиновой кислоты и хлорофилла в листьях яблони, размер шишек и смолопродуктивность у сосны, содержание целлюлозы в древесине тополей. Однако этих данных недостаточно для широких обобщений. Поэтому новое направление в генетике популяций лесных пород должно привлечь к себе внимание лесоводов-селекционеров.

В настоящей статье рассмотрены некоторые закономерности генотипической изменчивости в популяциях древесных растений.

Отбор по лучшим фенотипам, на основе которого сейчас базируется вся «плюсовая» селекция, в популяциях возможен, ибо вероятность того, что какая-либо хозяйственно ценная особенность этих фенотипов проявится в их потомстве, значительно

больше, чем в потомстве фенотипов, не обладающих ею. Однако этот путь селекции содержит большую долю случайности.

Некоторыми исследователями методы «плюсовой» селекции оспариваются (Сахаров, 1969; Петров, Драгавцев, 1969), и с этим нельзя не согласиться. Использование генетико-математических методов анализа фенотипической изменчивости количественных признаков в популяциях лесных древесных растений способствовало не только выявлению роли экологических и генетических факторов, обусловливающих уровень этой изменчивости, но и помогло установить истинно наследственный характер некоторых признаков путем вычленения аддитивной доли их из генотипической вариансы этих признаков. Оказалось, что для некоторых древесных пород (сосна, тополь) эта доля очень мала. Отсюда небезоснователен вывод, что даже самые лучшие (с хозяйственной точки зрения) фенотипы, отобранные в популяциях этих пород, не проявят в полной мере своих качеств в семенном потомстве. Естественно, это требует проверки и на других объектах. Поэтому пока еще нет достаточно серьезных оснований для отрицания существующих методов «плюсовой» селекции. Можно лишь предполагать, что уже в ближайшем будущем селекция лесных пород должна пополниться новыми методами, в частности методами выявления общей комбинационной способности отдельных генотипов, понятие о которой было сформулировано Спрэгом и Тейтумом (Sprague, Tatum, 1942).

Важным в генетике популяций лесных пород является выявление так называемых анализирующих (разлагающих) экологических фонов. Общепринято мнение, особенно распространенное среди генетиков-животноводов (Плохинский, 1964; Ватти, 1966), что в оптимальных для роста и развития условиях наследственная гетерогенность популяций проявляется резче. Другие исследователи (Синская, 1963) считают, что оптимальный агротехнический фон не обязательно отличается наибольшим полиморфизмом и что наследственные различия особей, входящих в состав популяции, проявляются в плохих условиях не хуже, чем в хороших. В. А. Драгавцев и В. М. Острикова (1966) показали, что амплитуда генетических различий, например, по реакции к влажности почвы, обнаруживает динамику, аналогичную кривой оптимума, и увеличивается по направлению как к наиболее сухой ступени клина, так и наиболее обеспеченной влагой.

Для изучения этого нами был заложен опыт по влиянию влажности и плодородия почвы на уровень генотипического разнообразия модельной популяции по ряду физиологических показателей. Клинальную модель популяции из пяти клонов тополя по 30 растений в каждом выращивали на участке с градиентами по влажности почвы и содержанию гумуса в корнеобитаемом слое. Исследовали изменчивость таких признаков,

как энергия линейного роста, водный дефицит, водоудерживающая способность и общая оводненность листьев. В результате мы пришли к следующим выводам:

1. В лучших условиях роста наследственное разнообразие модельной популяции по признаку «энергия линейного роста» значительно выше (наследуемость $H^2=0{,}350—0{,}754$), чем в худших ($H^2=0{,}125—0{,}318$).

2. По величине водного дефицита листьев в лучших условиях различий между клонами не обнаружено, в засушливых (верхняя ступень клина) генотипическое разнообразие популяции достигало высокого уровня ($H^2=0{,}472—0{,}545$). По-видимому, для водного дефицита листьев засушливый фон является анализирующим.

3. Различия между клонами по общей оводненности листьев в обеих частях клина (засушливый и увлажненный фон) проявились только в начале и конце вегетационного периода и то лишь на 5%-ном уровне значимости. Поэтому вывод о наличии генотипического разнообразия в клинальной модели популяции по общей оводненности листьев не обоснован. Вероятно, общая оводненность листьев должна быть отнесена к показателям с низкой наследуемостью.

4. По величине водоудерживающей способности листьев отмечено значительное генотипическое разнообразие модельной популяции ($H^2=0{,}571—0{,}954$) независимо от условий роста.

Таким образом, для различных признаков, в частности физиологических, анализирующий фон популяции может быть разным.

Рассмотрим теперь мало разработанный в лесной генетике вопрос о толерантности генотипов, входящих в состав популяции. Генотипы с хорошей толерантностью (терпимостью) к месту произрастания при любых условиях роста достаточно проявляют свойства, представляющие интерес для селекции. Например, если в популяции имеются засухоустойчивые формы, то они на засушливом агротехническом фоне снизят энергию роста в меньшей степени, чем незасухоустойчивые. Эксперимент по выращиванию модельной популяции на разных агротехнических фонах (с избыточным, оптимальным и недостаточным увлажнением почвы) показал, что в популяции действительно есть генотипы с различной толерантностью к условиям роста, например, клоны, проявляющие относительно стабильный энергичный рост в разных условиях опыта. Очевидно, в подобных случаях даже при крайних условиях произрастания фенотип определяется резко выраженной генетической конституцией, а влияние места произрастания, т. е. ненаследственного компонента, вторично (Marguardt, 1956). Экологическая пластичность генотипов с хорошей толерантностью, обусловленная наследственно закрепленной нормой реакции на изменяющиеся условия

среды, обеспечивает им селекционное преимущество. Вопрос этот нуждается в дальнейшей разработке.

Не менее важно для генетики лесных популяций изучение изменчивости уровня генотипического разнообразия популяций в онтогенезе. Сложность этой проблемы в том, что, во-первых, вопросы онтогенеза древесных растений разработаны еще далеко не полно и, во-вторых, почти не изучено влияние онтогенетических фаз развития на проявление генотипической изменчивости признаков и свойств. Мы уже указывали на предполагаемую связь уровня наследуемости некоторых признаков с онтогенетическими фазами развития (Петров, Драгавцев, 1969), однако дальнейшие исследования показали, что каких-либо общих закономерностей установить не удается. Так, если по энергии линейного роста наибольшее генотипическое разнообразие популяции наблюдалось в начале и конце вегетационного периода, то величина наследуемости водного дефицита листьев на протяжении периода вегетации изменялась без какой-либо четко выраженной закономерности. По степени водоудерживающей способности листьев в засушливых условиях роста уровень генотипического разнообразия популяции проявлял тенденцию к увеличению от начала к концу вегетации, в лучших условиях установлена обратная зависимость. Таким образом, пока лишь с большей или меньшей степенью вероятности можно предполагать, что изменчивость наследственной гетерогенности популяций в онтогенезе связана с различной устойчивостью генотипов, составляющих популяцию, против неблагоприятных факторов внешней среды в разные фазы онтогенеза. Исследования в этом направлении должны быть расширены, так как изучение наследуемости признаков в популяциях важно прежде всего для прогнозирования эффективности отбора. Еще Ч. Дарвин показал, что для эффективного отбора необходима достаточно высокая изменчивость отбираемого признака. Если изменчивость признака в популяции незначительна, то даже при его очень высоком генотипическом разнообразии эффективность отбора будет близка к нулю.

Помимо степени изменчивости отбираемого признака, на эффективность отбора влияет величина популяции, так как отбор базируется на фиксации редко встречаемых генов и поэтому является функцией величины исходной популяции (Robertson, 1966). Эффективность селекции в большой степени зависит от числа признаков, по которым ведется отбор. При отборе по нескольким признакам снижаются требования к отдельным из них, поэтому эффективность отбора по двум и более признакам всегда ниже, чем по одному. Маркварт (Marquardt, 1956), например, считает, что при селекции в лесных популяциях нужно отказаться от широкого спектра морфологических признаков и исследования фиксировать на одном или максимум двух. Однако это необходимо тогда, когда отбираемые признаки не

коррелируют друг с другом или между ними наблюдается отрицательная корреляция, т. е. когда улучшение популяции по одному признаку приводит к ухудшению ее по другому. В случае положительной корреляции эффективность отбора сильно не снизится. Отсюда видна необходимость широких исследований по выявлению фенотипических и особенно генетических корреляций между хозяйственно ценными признаками в популяциях лесных древесных растений.

В заключение необходимо подчеркнуть, что успешному решению рассмотренных проблем будет способствовать дальнейшая разработка генетико-математических методов анализа растительных популяций.

ЛИТЕРАТУРА

Ватти К. В. Некоторые проблемы генетики животных. — Актуальные вопросы современной генетики. М., Изд-во МГУ, 1966.

Драгавцев В. А. Методы анализа формообразования древесных растений на основе изучения изменчивости черного саксаула. Автореф. канд. дисс. Алма-Ата, 1962.

Драгавцев В. А. К оценке наследуемости селекционных признаков с минимальной наследуемостью. — Тезисы докладов совещания по лесной генетике, селекции и семеноводству. Петрозаводск, Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1967.

Драгавцев В. А., Острикова В. М. Клинальные модели растительных популяций и метод оценки уровней механизма акклиматизации. — Генетика, 1966, № 3.

Острикова В. М. Изучение наследуемости некоторых физиологических признаков на модельной популяции яблонь. — Физиолого-генетические исследования при акклиматизации растений в Казахстане. Алма-Ата, 1969.

Петров С. А. Анализ изменчивости признаков в популяциях сосны обыкновенной. — Научно-производственная конференция по вопросам лесного и лесокультурного дела в Казахстане. Тезисы докл. Алма-Ата, «Кайнар», 1964.

Петров С. А. Популяционно-генетический анализ изменчивости некоторых признаков и свойств спонтанных гибридов тополей в Северном Тянь-Шане. — Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1970.

Петров С. А., Драгавцев В. А. Методика изучения генетической изменчивости популяций древесных растений. — Лесоведение, 1969, № 5.

Плохинский Н. А. Наследуемость. Новосибирск, Изд-во АН СССР, 1964.

Проказин Е. П., Чудный А. В. Наследуемость уровня смолопродуктивности сосны обыкновенной. — Лесной ж., 1968, № 2.

Сахаров В. И. Принципы семеноводства сосны обыкновенной в лесах Кокчетау-Мунчактинского мелкосопочника. Автореф. канд. дисс. Алма-Ата, 1969.

Синская Е. Н. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях у высших растений, вып. 2. Л., Сельхозиздат, 1963.

Marquardt H. Theoretische Grundlagen der Samenplantage.— Forstarchiv, 1956, № 1—4.

Robertson F. W. Artificial selection in plants and animals.— Proc. Roy. Soc., 1966, № 995.

Sprague G. F., Tatum. General specific combining ability in single crosses of corn.— J. Amer. Soc. Agr., 1942, № 34.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

А. К. СКВОРЦОВ

ВНУТРИВИДОВЫЕ ЕДИНИЦЫ В БОТАНИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКЕ

Прежде всего попытаемся определить, что такое систематические единицы, или таксоны, вообще. В качестве наиболее общего определения можно принять такое: таксон — это часть живого вещества нашей планеты, состоящая из некоторого множества особей и вычленяемая по генетическому принципу — на основе прямо или косвенно доказуемого единства происхождения.

Понятие вида, как известно, получило в биологии определенность только благодаря трудам Линнея, который первым поставил и проблему отграничения видовой категории не только «сверху», т. е. от более крупных категорий, но и «снизу» — со стороны возможных более мелких категорий. Линней (Linnaeus, 1751) говорит о разновидностях, как об особом, отличном от вида понятии: «Разновидностей столько, сколько разных растений может вырасти из семян одного вида. Разновидность — это растение, измененное под влиянием случайной причины: климата, почвы, температуры». Таким образом, по Линнею, разновидность есть проявление индивидуальных качеств. За разновидность можно принять любой экземпляр растения, если его по каким-либо признакам можно отличить от других особей того же вида. Тогда как вид, по Линнею,— длительно и устойчиво существующее в природе образование, объективно отграниченное от других видов. Существование разновидности обусловливается преходящими внешними влияниями; по прекращении их действия отличительные свойства разновидности могут сгладиться. Таким образом, в понимании Линнея разновидность является категорией, совершенно неравнозначной виду. Следовательно, мнение, которое часто можно встретить в литературе, что линнеевский вид — это будто бы вид широкий, состоящий из целой системы подчиненных ему единиц, ошибочно.

С начала XIX в. получило развитие представление о подвидах и разновидностях как о постоянных составных частях вида, как о таксонах, меньших по объему, нежели вид, но принципиально вполне сравнимых с видом и надвидовыми таксонами. Подобно тому как род представляет собой систему видов, так

и вид представлялся как система разновидностей. Важнейшее значение в обосновании этих взглядов имели идеи Жюсье и старшего Де Кандоля о «субординации признаков». Согласно учению о морфологических типах и их метаморфозах (Гете, Кювье, Де Кандоль), и виды в то время отождествлялись с определенными типами. Роды представляются в качестве типов более обобщенных, чем вид, а разновидности — типов более детализированных.

В 20-х годах XIX в. выделение разновидностей приобретает массовый характер, а к 50-м годам понятие о виде как о сложной системе соподчиненных таксонов становится почти общепринятым. Линнеевское представление о целостности, естественности и объективной отграниченности видов в эту эпоху утрачивается. Торжество эволюционной теории во второй половине XIX в. еще более подчеркивает отсутствие каких-либо принципиальных различий между видом и разновидностью, условность и самих этих категорий и их разграничения. Сложная внутривидовая систематика достигла своей кульминации в известном многотомном труде Ашерсона и Гребнера (Aschersson, Graebner, 1913), который долгое время принимался за идеальный образец точности, детальности и основательности в ботанической систематике.

Поскольку в эпоху Де Кандоля — Ашерсона таксономические единицы понимались только как определенные типы структуры, для установления и распознавания этих единиц не нужно было знать отношения особей ни друг к другу, ни к внешним условиям. Если между особями отмечалось какое-либо морфофизиологическое различие, это само по себе уже считалось достаточным и для проведения различия таксономического. Таксономическое исследование практически отождествлялось с морфологическим и было направлено на поиски последней возможной ступени различения, поиски полной конечной однородности. Такое понимание таксонов получило позже название типологического. Следует отметить, что и взгляды ранних генетиков (на протяжении по крайней мере первой четверти XX в.) на вид и внутривидовые единицы носили чисто типологический характер.

С конца XIX в. начинает формулироваться новое понимание вида — популяционное. Сначала ботаника шла впереди зоологии, но затем стала отставать, и окончательный переход ботанической систематики на популяционные позиции завершается только сейчас. Особенно консервативной оказалась ботаническая систематика на внутривидовом уровне. До сих пор появляются работы (в частности, французские и венгерские), в которых мы встречаем сложную иерархию разновидностей, подразновидностей и форм на чисто типологической, «ашерсоновской» основе. Причин такого консерватизма ботанической внутривидовой систематики, по-видимому, две. Первая — внешняя «тщатель-

ность», «основательность», «детальность». Популяционисты долгое время не могли ничего противопоставить этому. Например, в школе В. Л. Комарова, где конечным таксоном являлся вид, установлением вида таксономическое исследование и заканчивалось: систематик здесь ставил точку и подводил черту. Это могло устраивать флориста, дающего обзор сразу нескольких сотен или даже тысяч видов. Исследователя же, имеющего дело с одним видом или с немногими, но зато детально их изучающего, такая позиция удовлетворить не могла. Вторая причина — экстраполяция приемов классификации сортов культурных растений на систематику диких. Даже еще П. М. Жуковский (1967) настаивал на том, что внутривидовая систематика диких растений должна строиться так же, как и систематика культурных, что тут нет никакой принципиальной разницы. Однако если считать основным механизмом эволюции тот, который был открыт Дарвином,— отбор, то глубокое различие в путях эволюции диких и культурных растений сразу станет ясным, ибо эволюция одних направляется отбором естественным, а других — искусственным. Систематика же, как известно, призвана отражать в своих построениях результаты эволюции.

В отечественной дендрологической и лесоводственной литературе до самого недавнего времени были попытки использовать типологический «ашерсоновский» подход к внутривидовой систематике диких видов. Например, ранораспускающиеся деревья дуба рассматривались как forma praecox, которая признавалась за особую таксономическую единицу, как и красношишечная ель, зеленокорая осина, гладкокорая или трещиноватокорая ольха и т. д. Если это особые систематические единицы, то, разумеется, естественно считать, что каждая обладает своим особым комплексом признаков и качеств. Отсюда и стремление изучать, в частности, лесоводственные качества этих разновидностей. Работ на эту тему появилось очень много, но результаты их оказались противоречивыми и потому в основном остались для науки мертвым капиталом. И это вполне понятно, ибо в основе их лежала ложная предпосылка: за таксон принималось не множество особей, объединенных общим происхождением, а всего лишь один произвольно выбранный признак.

Если подходить с популяционных позиций, то надо ставить вопрос не о свойствах разновидности как отдельного таксона, а лишь о наличии или отсутствии корреляции между теми или иными признаками в пределах тех или иных конкретных популяций. Разновидность же, понимаемая типологически, становится категорией не таксономической, а описательно-морфологической.

Иное дело категория подвида, за которой уже с конца XIX в. закрепилось представление как о географической расе (Коржинский, 1892). Однако нельзя не отметить, что серьезная критика подвида, данная П. В. Терентьевым (1957) на зоологическом

материале, может быть продолжена и на материале ботаническом. В частности, использование категории подвида в новейшей «Флоре Европы» («Flora», 1968) едва ли не в большинстве случаев вызывает серьезные возражения. Если оставить в стороне случаи географической изоляции, фрагментации ареалов, то придется признать, что в отечественной флоре сейчас вряд ли мы сможем набрать много примеров, когда использование категории подвида надежно обосновано или хотя бы даже просто согласно принято разными исследователями. Поскольку нет ясности и уверенности в отношении категории подвида, то предлагаемое некоторыми авторами введение еще одной категории — полувида — не только не сможет ничего прояснить, но лишь осложнит и запутает дело.

Итак, мы приходим к полному или почти полному отрицанию традиционных внутривидовых единиц ботанической систематики. Но это не значит, что мы, систематики, вслед за В. Л. Комаровым ставим после установления вида точку и отказываемся от изучения внутренней структуры вида. Мы только констатируем, что сложная и тонкая внутривидовая структура не может быть адэкватно отображена при помощи традиционной системы внутривидовых таксонов, построенной аналогично тому, как мы выражаем структуру рода с помощью секций, рядов и видов. Для отображения внутренней структуры вида нужны (и они появились) новые понятия. Предложено их было много, но оправдали себя популяции, экотипы, демы, клины. Все названные понятия выражают важное и интересное для систематика содержание, но еще не ясно, можно ли их считать таксономическими категориями, таксонами.

Понятие экотип отражает наличие некоторых морфофизиологических особенностей, имеющих приспособительный характер к определенным условиям среды. Экотипы, следовательно, могут возникать параллельно в разных частях ареала вида из разных исходных популяций, но тогда они не подходят под то общее определение таксона, которое мы дали вначале.

Популяция же, обладая единым генофондом, этому общему определению таксона удовлетворяет. Но вместе с тем ясно, что популяция не может быть так строго очерчена, как вид, род или секция. Поэтому давать популяциям формальный таксономический статус, давать им латинские названия нерационально. Популяцию можно назвать **необлигатным, или несовершенным,** таксоном (taxon imperfectum) в отличие от вида и надвидовых групп, являющихся облигатными, или совершенными, таксонами (taxa perfecta). Но если мы считаем, что популяцию можно принять за таксономическую группу (пусть несовершенную), то возникает проблема соподчинения (или включения энкапсиса). И тут было бы полезным ввести в употребление термины: м и к р о п о п у л я ц и я (сейчас обычно говорят об «элементарных популяциях»), а затем м е з о-, м а к р о- и м е г а п о п у л я ц и я.

Не стремясь придать им строго фиксированный объем и формальные латинские названия, этими понятиями можно было бы пользоваться для обозначения разной величины популяций. В частности, мегапопуляцией можно было бы называть значительные географические фрагменты вида, которые, однако, не совсем укладываются в рамки понятия подвида.

Демы — понятие, предложенное более 30 лет назад англичанами (Gilmour, Gregor, 1939; Heywood, Davis, 1963). Дем, как и экотип, — не таксон. Это совокупность особей, обладающих каким-либо общим свойством: морфологическим признаком (морфодем), химической особенностью (хемодем), геном (генодем), хромосомным набором (цитадем), местонахождением (топодем) и т. д. Практикуемое сейчас изучение популяций преимущественно биометрическими методами усредняет, нивелирует характеристику признаков. Между тем даже внутри самой малой популяции всегда имеются значительные различия и в генотипах, и в фенотипах, которые, несомненно, имеют важный биологический и эволюционный смысл и нуждаются в выявлении и изучении. Это важно для понимания и видовой структуры, и процессов микроэволюции. И понятие дема явится полезным инструментом, который должен получить гораздо большую, нежели он имеет сейчас, известность и употребление.

ЛИТЕРАТУРА

Жуковский П. М. Природа и объем вида у культурных растений. — Бот. ж., 1967, т. 52, № 10.

Коржинский С. И. Флора востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях. Томск, 1892.

Терентьев П. В. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости. — Вестн. ЛГУ, 1957, № 21.

Aschersson P., Graebner P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora, IV. Leipzig, 1913.

Flora Europaea, vd. 2. Ed. T. C. Tutin. Cambridge, 1968.

Gilmour J. S. L., Gregor J. W. Demes: a suggested new terminology.— Nature, 1939, N 144.

Heywood V. H., Davis P. H. Principles of angiosperm taxonomy. Edingburgh, 1963.

Linnaeus C. Philosophia botanica. Stock holmiae, 1751.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

И. Д. ЮРКЕВИЧ, Д. С. ГОЛОД, В. И. ПАРФЕНОВ,
Е. А. СИДОРОВИЧ, К. Д. ЧУБАНОВ

ФОРМОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ЛЕСАХ БЕЛОРУССКОЙ ССР

Проблема внутривидовой систематики — одна из важнейших в современной биологии. А. Л. Тахтаджян (1965), Л. Ф. Правдин (1964, 1967), С. А. Мамаев (1969) и другие считают, что познание структуры вида, его биологических особенностей начинается с изучения и оценки основных признаков, амплитуды их изменчивости на разных этапах развития растения в онтогенезе.

Региональные исследования по изучению внутривидовой изменчивости древесных растений позволяют отобрать в природе высокопродуктивные популяции и дают ценный материал для разработки теоретических основ и практических методов лесной генетики и селекции. Эффективность применения селекции в лесоводстве будет достигнута за счет использования формового разнообразия и ценных особенностей популяций главнейших древесных пород, отличающихся сильным полиморфизмом и относительно устойчивыми морфолого-биологическими признаками. Это подтверждают результаты первых исследований по внутривидовой изменчивости древесных пород и наследуемости признаков потомством (Яблоков, 1949, 1952; Пятницкий, 1954; Альбенский, 1959; Правдин, 1964; Мамаев, 1969; Andersson, 1947; Lindquist, 1948; Rubner, 1957; Rohmeder, Schönbach, 1959; Gustafsson, 1962). В европейской части СССР в этом отношении интересны ель, сосна, дуб, береза, осина, характеризующиеся большой изменчивостью морфологических признаков, биологических свойств и хозяйственных качеств. В последние десять лет при лесотипологическом изучении формационной структуры лесов Белоруссии на основе биогеоценотического и эколого-географического принципов детально исследована внутривидовая фенотипическая изменчивость ели европейской, дуба черешчатого и скального, осины, березы бородавчатой и пушистой.

Ель. На территории Белорусской ССР естественные еловые фитоценозы представлены елью европейской (*Picea abies* (L.) Karst.), их площадь 647,2 тыс *га*, или 9,0% от лесфонда. Это одна из основных формаций лесной растительности БССР. Здесь ель достигает южного предела своего естественного сплошного распространения.

В лесах Белоруссии ель характеризуется большой изменчивостью морфологических признаков и биологических свойств, отличается интенсивным формообразованием, особенно в зоне сопряженности ее ареала с другими породами. В естественных фитоценозах нами изучены внутривидовые биологические формы ели по времени начала вегетации, цвету женских стробилов, строению и цвету коры, типу ветвления и габитусу крон, строению зрелых шишек и типу семенных чешуй.

Ель европейская представлена двумя основными формами, различающимися сроками вегетации — рано- и позднораспускающейся. Выделенные формы встречаются не только в разных географических широтах, но и в различных типах леса. Начало вегетации позднораспускающейся ели наступает при большей сумме эффективных температур (+5° С и выше): на севере и в центральной части республики — на 42—45%, у южной границы своего сплошного распространения (в Полесье) — на 53—55% и выше. Весеннее пробуждение, а также охвоение и созревание семян у ели ранораспускающейся наступают на 7—8 дней раньше, чем у позднораспускающейся. В составе фитоценозов ель ранораспускающаяся преобладает (68%).

По окраске женских цветков (стробилов) и молодых шишечек нами выделены красношишечная (*Picea abies* f. *erythrocarpa* Purk.) и зеленошишечная (*P. abies* f. *chlorocarpa* Purk.) формы. Отмечена переходная форма ели с зелено-розовыми шишками (*P. abies* f. *dichroa*). Для ранораспускающейся характерны в основном красные женские цветки и молодые шишки, в то время как у позднораспускающейся преобладает зеленая окраска женских стробилов. Зацветают указанные формы почти одновременно. Близость сроков цветения создает благоприятные условия для перекрестного опыления и естественной гибридизации, благодаря чему в природе существует множество вариаций ели, различающихся по окраске женских колосков и молодых шишек и сходных как с красношишечной, так и с зеленошишечной формами.

Участие этих биологических форм в составе еловых лесов изменяется с географической широтой. Во всех частях ареала преобладает ель красношишечная. Установлено, что на северо-востоке Белоруссии, в зоне максимального распространения ели, f. *erythrocarpa* занимает 61,8%, а у южной границы ареала (в Полесье) — 91,4%, f. *dichroa* — 8,6 и 10,1%, f. *chlorocarpa* — 29,6 и 8,6% соответственно. Во всех типах ельников эти формы растут примерно в одинаковых соотношениях. Коэффициент вариации не превышает 15%.

Основной диагностический признак, определяющий строение и габитус кроны,— тип ветвления. По его характеру выделены и описаны три основные совместно произрастающие формы ели: гребенчатая (*Picea abies* f. *pectinacea*), компактная (*P. abies* f. *compacta*) и плоская (*P. abes* f. *plana*). В составе фитоцено-

зов f. *pectinacea* 17%, f. *compacta* 49% и f. *plana* 34%. В высокопродуктивных типах ельников ель гребенчатая по числу особей занимает около 21%, компактная — 48%. Эдификаторная роль первой в типах леса с избыточным увлажнением почв (долгомошный, осоково-сфагновый и осоковый) снижается, а ели с плоским ветвлением — повышается до 36—40%. Компактная ель отличается повышенным ростом и продуктивностью.

По строению коры выделены и описаны следующие формы: гладкокорая (*Picea abies* f. *glabocortea*), чешуйчатокорая (*P. abies* f. *rimosocortea*), пластинчатокорая (*P. abies* f. *laminosocortea*) и ольховиднокорая (*P. abies* f. *alnetocortea*). Основное лесообразующее значение имеет *f. rimosocortea* (в составе фитоценозов до 72%). Гладкокорая ель больше распространена в кисличных и брусничных типах леса, в мшистом и особенно в черничном ельниках ее участие понижается. Для чешуйчатокорой, пластинчатокорой и ольховиднокорой форм характерна обратная зависимость. Установлено, что f. *glabocortea* больше повреждается корневой гнилью (*Fomes annosus* Fr.), отличается сравнительно быстрым ростом и ранним наступлением кульминации среднего прироста (65—70 лет), в то время как у f. *rimosocortea* кульминация прироста наступает на 15—20 лет позднее.

По строению шишек и виду семенных чешуй выделены биологические формы, объединенные в две таксономические группы: с крупными округло-чешуйчатыми (*typica*, *biloba*, *obtusata*, *cuneata* и *orbiculata*) и мелкими вытянуто-чешуйчатыми шишками (*acuminata*, *apiculata*, *ligulata*, *deflexa*, *spathulata*). На территории Белоруссии они распространены неравномерно, замещают друг друга по направлению с северо-востока на юго-запад ареала ели. На севере республики вторая группа в составе фитоценозов составляет лишь 5—17%, в то время как на юге (в Полесье) ее участие возрастает до 85%.

Отмечена экологическая приуроченность этих форм. Так, ель с вытянуто-чешуйчатыми шишками доминирует (58—85%) в еловых фитоценозах на минеральных супесчаных и песчаных почвах со сравнительно глубоким уровнем грунтовых вод, а с округло-чешуйчатыми больше представлена (45—77%) в фитоценозах, произрастающих на влажных торфяно-болотных почвах. В благоприятных условиях первая значительно превосходит по росту вторую. Разница в таксационных показателях в возрасте 40—70 лет в среднем составляет по высоте 14—25% и по диаметру 14—32%.

Уточнение внутривидовой таксономической структуры ели позволило выделить среди ее популяций три подвида: горная, карпатская (*Picea abies* ssp. *acuminata*), центрально-европейская, или горная альпийская (*P. abies ssp. alpestris*), обыкновенная, или восточноевропейская (*P. abies* ssp. *abies*).

Д у б. Естественные дубовые фитоценозы представлены в основном дубом черешчатым (*Quercus robur* L.), и лишь в западной части, преимущественно в Беловежской пуще, незначительно распространены фитоценозы из дуба скального (*Quercus petraea* Liebl.). Площадь дубовых лесов БССР в настоящее время составляет 4,5% от всех лесов республики. Дубравы в основном сосредоточены в южной и центральной частях республики (85—90%).

Формовое разнообразие дуба черешчатого начали изучать несколько раньше других древесных пород. Первые работы выполнены в начале 50-х годов (Юркевич, 1960; Саутин, 1953; Смирнова, 1955; Шкутко, 1957).

Нами выделены две экологические формы дуба черешчатого: ранораспускающаяся (*Quercus robur* f. *praecox*) и позднораспускающаяся (*Q. robur* f. *tardiflora*). Изучение распространения и экологической приуроченности форм показало, что повышенные элементы рельефа с дерново-подзолистыми супесчаными почвами (дубняки орляковые) занимает главным образом дуб позднораспускающийся (93—98%). Эта форма также преобладает на блюдцах, в лощинах и западинах с дерново-подзолистыми заболачиваемыми почвами (дубняки злаковые), но здесь уже примешивается до 20% ранней формы дуба. В понижениях, на границе с черноольшаниками на богатых дерново-подзолистых, супесчано-суглинистых и перегнойно-карбонатных почвах с проточным увлажнением (дубняки снытевые, крапивные) господствует дуб ранней формы (82—99%). На свежих дерново-подзолистых супесчаных почвах, занимающих среднее положение по рельефу (дубняки кисличные), произрастают обе формы с некоторым преобладанием ранней. Выявленная экологическая приуроченность экотипов дуба черешчатого имеет региональный характер и должна учитываться при создании культур этой ценной породы в условиях Белоруссии.

Исследования показали, что хотя ранняя и поздняя формы дуба закономерно приурочены к рельефу и почвенно-грунтовым условиям, в среднем в южной части Белоруссии (в Полесье) преобладает поздняя, а в дубравах северной части — ранняя формы. Следует отметить, что на севере БССР по существу уже нет типичной поздней формы, так как разница в сроках облиствения и цветения у этих форм очень мала (2—3 дня). Это подтверждает мнение В. Н. Сукачева о том, что позднораспускающаяся форма дуба черешчатого является южной разновидностью.

Наряду с анализом внутривидовой изменчивости дуба мы изучали возможность интрогрессивной гибридизации между дубом черешчатым и скальным, произрастающими совместно в лесах Беловежской пущи — в зоне сопряженности ареалов. Популяция *Q. petraea* представлена здесь чистыми и смешанными с *Q. robur* 120—140-летними насаждениями. Тип леса — дубняк

грабово-кисличный. В качестве диагностических взяты морфологические признаки листьев и желудей, а также строение коры. Используя графический метод сравнения статистически обработанных замеров (Иентис-Шаферова, 1959) ряда морфологических признаков, а также фенологические исследования этих видов, мы подтвердили возможность интрогрессивной гибридизации и выявили некоторые особенности межвидового скрещивания.

Установлено, что у *Q. petraea*, как и у *Q. robur*, имеются рано- и позднораспускающиеся группы особей. Разница в сроках наступления фенофаз этого вида составляет 17—25 дней. У ранораспускающихся групп деревьев облиствение и цветение наступают на 2—5 дней раньше, чем у *Q. robur*. *Q. petraea* не имеет резко обособленных фенологических групп деревьев (фенологических форм), так как наряду с рано- и позднораспускающимися отмечены промежуточные (переходные) группы, проходящие развитие в течение всего фенологического спектра.

О с и н а. Осиновые леса составляют 3,5% площади лесов Белоруссии. Они преимущественно производные от ельников и дубрав. Экологическая приспособленность осины очень ограничена, поэтому осиновые фитоценозы менее разнообразны, чем ассоциации других мелколиственных производных лесов.

Первые работы по изучению формового состава осины начаты и касались в основном южной части республики (Орленко, Арещенко, 1957; Арещенко, 1958). Затем проведены аналогичные работы для северной и восточной частей Белоруссии (Петровский, 1963). В результате изучения внутривидового разнообразия осины выделены и подробно охарактеризованы следующие формы: серо-, зелено-, светло- и темнокорая, по срокам вегетации — рано- и позднораспускающиеся. Установлено, что зеленокорая осина растет наиболее интенсивно и значительно меньше повреждается сердцевинной гнилью: средний прирост к возрасту рубки на 25—28% выше, а повреждаемость — на 70—75% ниже других выделенных форм.

Осиновые фитоценозы в основном представлены серокорой формой, зеленокорая обычно растет в примеси, иногда преобладает в насаждении (в кисличном типе леса). Светло- и темнокорая осины встречаются редко.

Е. Г. Орленко (1961) установил, что большинство особей зеленокорой осины (73%) относится к полиплоидам ($2n=57$), тогда как серокорая — обычный диплоид. Из двух фенологических форм осины — рано- и позднораспускающейся — последняя главным образом представлена зеленокорой формой и лишь частично серокорой. Разница в сроках распускания листьев 13—14 дней. Позднораспускающаяся осина отличается более интенсивным ростом. Таким образом, здесь наблюдается, с одной стороны, параллельная изменчивость морфологических признаков и биологических свойств, а с другой — корреляционная

связь между изменчивостью признаков и биологическими особенностями.

Б е р е з а. Березовые леса широко распространены в Белоруссии (16% от всех лесов) и по площади уступают лишь соснякам. Естественные фитоценозы образуют береза бородавчатая, или повислая (около 52%), и береза пушистая (48%), незначительную площадь занимают фитоценозы, в составе которых имеется береза карельская.

В Белоруссии селекционные исследования этих видов начаты в 1956 г. И. Д. Юркевичем и В. С. Гельтманом в Полесье, а затем были продолжены К. Д. Чубановым в центральной и северной частях республики. Позднее на территории Могилевской и Брестской областей А. Я. Любавской изучалась карельская береза.

В результате наших исследований выявлена внутривидовая изменчивость берез бородавчатой и пушистой, определена их принадлежность к конкретному виду по данным биометрии и цитоанализа, прослежена связь изменчивости признаков с экотопами, а также определена диагностическая ценность таксономических признаков. В результате отмечены наиболее перспективные формы для использования в лесном хозяйстве республики.

У березы бородавчатой выделено семь форм по типу трещиноватости и цвету коры, три — по типу листовой пластинки и, кроме того, одна из форм карельской березы, являющейся разновидностью березы бородавчатой. У березы пушистой выделено три формы по цвету коры и семь по типу листовой пластинки. Наиболее распространенные формы березы бородавчатой в лесах БССР ромбовидно- и продольнотрещиноватая.

Как показал анализ хода роста модельных деревьев важнейших форм березы бородавчатой по типу коры, наиболее быстрорастущими в одинаковых условиях являются гладкокорая и ромбовиднотрещиноватая, наименее быстрорастущей — груботрещиноватая. Среди форм березы пушистой дифференциация по росту в высоту не выражена. Вместе с тем установлено, что береза пушистая при совместном произрастании с бородавчатой в орляковом, черничном, кисличном, снытевом типах леса заметно отстает в росте.

Для выяснения достоверности определения той или иной формы листьев березы пушистой в пределах особи произведена статистическая обработка методом случайной выборки до 250 образцов из разных частей кроны модельных деревьев основных параметров листьев ряда форм данного вида, а для сравнения — одной из наиболее распространенных форм листьев березы бородавчатой — тупоугольнолистной. Данные обработки свидетельствуют о незначительном варьировании их важнейших признаков, что позволяет судить об устойчивости выделенных форм.

Кроме того, статистическая обработка и графический анализ форм листьев, плодов и плодовых чешуек всей популяции берез бородавчатой и пушистой по методу диаграмм Я. Иентис-Шаферовой позволили определить в данной популяции характер изменчивости и степень устойчивости признаков. Установлено, что наиболее надежным диагностическим признаком может служить угол верхушки листа. По углу основания пластинки листа у березы бородавчатой выделено три морфологических типа листовой пластинки: остроугольно-, тупоугольно- и выемчатолистная формы. По большинству признаков плодов популяция березы бородавчатой варьирует значительно больше, чем пушистой, и из всех признаков репродуктивных органов наиболее надежным для определения внутривидовой принадлежности является положение верхнего края крылышка плода. Плодовые чешуйки по большинству признаков оказались более изменчивыми у березы пушистой. У плодов и чешуек выделено по четыре основных морфологических типа.

При селекции особое внимание уделено формам с промежуточными признаками видов *Betula pendula* Roth. и *Betula pubescens* Ehrh., а также березам с особо крупными листьями. С давних пор ботаники считали формы берез с промежуточными признаками гибридными, а процессы гибридизации берез бородавчатой и пушистой, по их мнению, широко распространены в природе (Регель, 1871; Сукачев, 1911, 1914: Gunnarsson, 1925). Однако их выводы основаны на описании внешних морфологических признаков и не затрагивают генетической основы. После того как в 1925 г. обнаружили разное число хромосом у берез бородавчатой и пушистой (у первой $2n=28$, у второй $2n=56$), появился более надежный критерий для определения вида березы. Постепенно, с развитием селекционно-генетических экспериментов, мнение о возможностях естественной (интрогрессивной) гибридизации в значительной степени изменилось, и теперь стало ясно, что данный вопрос может быть разрешен только с учетом конкретной природной обстановки. В частности, одно из необходимых условий образования гибридов — совпадение сроков цветения берез бородавчатой и пушистой.

Для определения видовой принадлежности упомянутых форм берез привлечены данные цитологического анализа и пятилетних фенологических наблюдений. Для анализа взято пять наиболее интересных форм берез. Хромосомные числа подсчитывали в материнских клетках пыльцы, а также в соматических клетках всходов. Полученные данные свидетельствуют, что проанализированные формы имеют число гомологичных пар хромосом, свойственное тому или иному виду березы.

Результаты фенонаблюдений показали, что сроки цветения обоих видов, за редким исключением, не совпадают: береза бородавчатая цветет на 3—4 дня раньше, а в отдельные годы (с неблагоприятными погодными условиями) разрыв между

сроками резко увеличивается. При этом сумма эффективных температур, необходимая для зацветания березы бородавчатой, значительно меньше, чем для пушистой. Таким образом, возможность переопыления их маловероятна. Даже наличие в воздухе пыльцы одного вида во время цветения другого может привести к межвидовому переопылению лишь в единичных случаях. Кроме того, женские цветки березы пушистой слабо восприимчивы к пыльце березы бородавчатой.

Наиболее перспективными для лесохозяйственного производства являются быстрорастущие формы березы бородавчатой — гладкокорая и ромбовиднотрещиноватая. Их следует оставлять при рубках ухода, так как они более пригодны для лесохозяйственной селекции и улучшения формового состава березняков. Особую ценность, с учетом развития селекционно-генетических экспериментов, может представить карельская береза, а также крупнолистная форма березы пушистой.

ЛИТЕРАТУРА

Альбенский А. В. Селекция древесных пород и семеноводство. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1959.

Арещенко В. Д. Ход роста осиновых насаждений Белоруссии. — Сборник научных работ по лесному хозяйству Белорусского научно-исследовательского института лесного хозяйства, 1958, вып. 12.

Иентис-Шаферова Я. Графический метод сравнения растительных форм. — Ж. Польской академии наук, 1959, т. 4, вып. 1.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости. — Закономерности формирования и дифференциации вида у древесных растений. Свердловск, 1969 (Урал. фил. АН СССР).

Орленко Е. Г., Арещенко В. Д. Формы осины в лесах БССР и их использование в лесном хозяйстве. Гомель, Изд-во Бел. НИИЛХ, 1957.

Орленко Е. Г. Цитологические исследования зеленокорой и серокорой форм осины, произрастающих в лесах Белоруссии. — Сборник ботанических работ Белорусского отделения Всесоюз. бот. о-ва, 1961, вып. 3.

Петровский П. Я. Типы и ассоциации осиновых лесов северо-восточной части БССР. Автореф. канд. дисс. Минск, 1963.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. — Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., «Наука», 1964.

Правдин Л. Ф. Направление и содержание работ по изучению природного разнообразия древесных пород и их значение для лесной селекции. — Лесоведение, 1967, № 3.

Пятницкий С. С. Селекция дуба. М. — Л., Гослесбумиздат, 1954.

Регель Э. Русская дендрология. — Вестн. Имп. Российского о-ва садоводства, 1871, вып. 2.

Саутин В. И. Изучение экологических и лесоводственно-биологических особенностей рано- и позднораспускающейся форм дуба черешчатого в дубравах БССР. Автореф. канд. дисс. Минск, 1953.

Смирнова В. А. Экологические типы дуба черешчатого, произрастающего в БССР. Автореф. канд. дисс. Минск, 1955.

Сукачев В. Н. К систематике сибирских берез. — Труды Бот. музея Имп. академии наук, 1911, т. 4, № 3.

Сукачев В. Н. О *Betula pubescens* Ehrh. и близких к ней видах в Сибири.— Изв. Имп. академии наук, 1914, т. 6, № 3.

Тахтаджян А. Л. Теоретическое и практическое значение систематики растений и пути ее развития. — Ж. общ. биол., 1965, № 1.
Шкутко Н. В. Основные вопросы лесосеменных хозяйств в дубовых насаждениях БССР. Автореф. канд. дисс. Минск, 1957.
Юркевич И. Д. Дубравы Белорусской ССР и их восстановление. Изд. 2-е. Минск, 1960.
Яблоков А. С. Воспитание и разведение здоровой осины. М. — Л., Гослесбумиздат, 1949.
Яблоков А. С. Селекция древесных пород с основами лесного семеноводства, ч. 1. Генетика. М. — Л., Гослесбумиздат, 1952.
Andersson E. Case of asyndesis in Picea abies.— Hereditas, 1947, vol. 33.
Gunnarsson J. G. Monografi över Skandinavies *Betulae*. Malmö, 1925.
Gustafsson A. Genetic och växtförädling i skogsbrukets tjänst.— Svenska Skogsvardsfören. Tidskr., 1962, N 2.
Lindquist B. Genetics in Swedish Forestry practics. Stockholm, 1948.
Rohmeder E., Schönbach H. Genetic und Züchtung der Waldbäume. Hamburg — Berlin, 1959.
Rubner K. Ergebnisse eines heute 20-jährigen Fichtenherkunftsversuches, I. Teil. Die Flachen in Bayern.— Silvae Gen., 1957, № 6.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

Е. Г. БОБРОВ

ИНТРОГРЕССИВНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В РОДЕ PICEA A. DIETR.

Систематика рода *Picea*, классификация его видов и даже различение их часто затруднены из-за гибридизации, которая у елей далеко не редка. Однако обычные случаи гибридизации как в природе, так и в дендрариях, т. е. в условиях культуры, не имеют большого значения. Они важны только тем, что показывают генетическую близость видов и физиологическую совместимость их, даже если они принадлежат к разным секциям рода.

Явление интрогрессивной гибридизации, наконец признанное для этого рода, вызывает классификационные затруднения. Впервые интрогрессивная гибридизация у елей описана автором статьи (Бобров, 1944), позднее и канадскими исследователями.

В настоящее время на обширных территориях Европейской России, в приатлантических и тихоокеанских областях Северной Америки, а также, по-видимому, на Дальнем Востоке распространены ели, видовая принадлежность которых не определена. Известны гибриды между видами в естественных условиях произрастания, получены они и при искусственном скрещивании в питомниках и дендрариях. В обзоре Дэллимора и Джексона (Dallimore, Jacqson, 1966) упомянуты следующие гибриды:

1. *P. hurstii* — естественный гибрид между *P. engelmannii* и *P. pungens*.

2. *P. lutzii* — естественный гибрид в Аляске, на п-ве Кинай, где произрастают вместе *P. glauca* и *P. sitchensis*. Эти виды были искусственно скрещены и в Европе. Интересно то, что названные виды относятся к разным секциям рода.

3. *P. saaghii* — гибрид *P. jezoensis* и *P. glauca*, т. е. видов японского и американского, из разных секций; он впервые отмечен в 1917 г.

4. *P. notha* — гибрид *P. hondoensis* и *P. glehnii*, известен в культуре и, вероятно, может быть обнаружен в природе на Дальнем Востоке, где эти виды произрастают совместно. Родители принадлежат разным секциям рода.

5. *P. mariorica* — гибрид американской *P. mariana* и сербской *P. omorika*; получен в Германии в питомнике в 1925 г.

6. *P. mariana*×*P. glauca* — естественный гибрид, известный в Миннезоте.

7. *P. glehni*×*P. jezoensis* — гибрид, известный в культуре. Может быть, здесь речь идет о *P. X notha*, один из родителей которой *P. jezoensis*, которую некоторые авторы не отличают от *P. hondoensis*.

Этим число гибридных елей, несомненно, не исчерпывается. В последнее время в печати появилось сообщение о гибридизации одного из американских видов с тяньшанской *Picea schrenkiana*. Отмечены и совершенно неожиданные случаи гибридизации *Picea*. В литературе (Gaussen, 1966) есть указание на гибридизацию *P. sitchensis* с *Tsuga heterophylla*, причем сообщается, что этот гибрид (*Tsuga-Picea hookeriana*) распространен в верхнем поясе прибрежных хребтов Скалистых гор от Аляски до Калифорнии.

Госсен (Gaussen, 1966) указывает также на скрещивание названного гибрида с *P. engelmannii*. Этот тройной гибрид (*Tsugo-Picea crassifolia*) встречается в Калифорнии и Неваде. Им же описан случай гибридизации китайской *Tsuga chinensis* с видом и родом из юго-восточной Азии — *Keteleeria evelyniana*. Их гибрид значительно распространен в одном горном районе Южного Китая. Как ни удивительны эти факты, они свидетельствуют о возможности межродовой гибридизации у хвойных. По-видимому, можно не сомневаться в гибридизации *Picea* и *Tsuga*, в частности двух указанных елей из секции Gasicta и некоторых тсуг из секции Hesperopeuce. Межродовая гибридизация *Picea-Tsuga* дает основание предполагать, что она могла происходить в прошлом, в неогене и даже в палеогене, и не только в Скалистых горах, но и в других далеких областях, например, в Северной Азии или в Европе, где тсуги были широко распространены в третичное время.

Мысль о возможности гибридизации между *Picea* и *Tsuga* в далеком прошлом, может быть, позволит объяснить происхождение елей-оморик (sect. Omorika). Несмотря на различия этих родов по ряду признаков (строение пыльцы и др.), нельзя не заметить некоторого сходства их в устройстве шишек, сложенных деревянистыми, относительно рыхло расположенными чешуями. Можно предположить также, что в такой гибридизации, вероятно, принимали участие разные виды тсуг.

Шишка современной *Tsuga mertensiana* (Bong.) Carr. похожа на шишку кавказской ели *Picea orientalis* (L.) Link. Причем последняя настолько отличается по облику от елей-оморик, что авторы новейших сводок исключают кавказскую ель из оморик и помещают среди видов типовой секции. Мы склонны оставить кавказскую ель среди оморик.

Ранее нами (Бобров, 1944) показано гибридное смешение

нескольких пар видов, связанное с событиями плейстоцена, когда происходило заселение растениями площадей, освободившихся от ледникового покрова. Это — результат гибридизации отдельных пар видов при их встречных миграциях на протяжении многих веков и даже тысячелетий.

Гибридное смешение видов наиболее выражено на севере Европейской России парой видов рода *Picea*: западно-европейским — *P. abies* (L.) Karst. и сибирским — *P. obovata* Ledeb.

По мере отступания ледника и уменьшения перигляциальной зоны для *P. abies* и *P. obovata* появилась возможность расселения: для европейского вида — на северо-восток, для сибирского — на запад. Расширение их ареалов в период потепления сменялось редукцией с наступлением новых оледенений. Пульсация ареалов, смыкавшихся в межстадиалы, завершилась слиянием их после отступания последнего ледника. При продвижении на запад *P. obovata* встретилась в эрратической области с расселявшейся на северо-восток *P. abies*, где и началось их гибридное смешение, давшее большое разнообразие переходных или промежуточных между ними форм.

Специальное изучение переходных форм, проведенное Д. Н. Даниловым (1943), показало трансгрессивность их признаков. Автор пришел к заключению, что «при движении в широтном направлении от Урала к западным границам... происходит непрерывное и постепенное возрастание признаков *P. excelsa* и угасание признаков *P. obovata*. Средний угол заострения семенных чешуй при этом изменяется совершенно закономерно: с уменьшением долготы на 1° он уменьшается примерно на 3°. Кроме формы чешуй, изменяется и величина шишек: длина и вес их к западу непрерывно увеличиваются» (стр. 201).

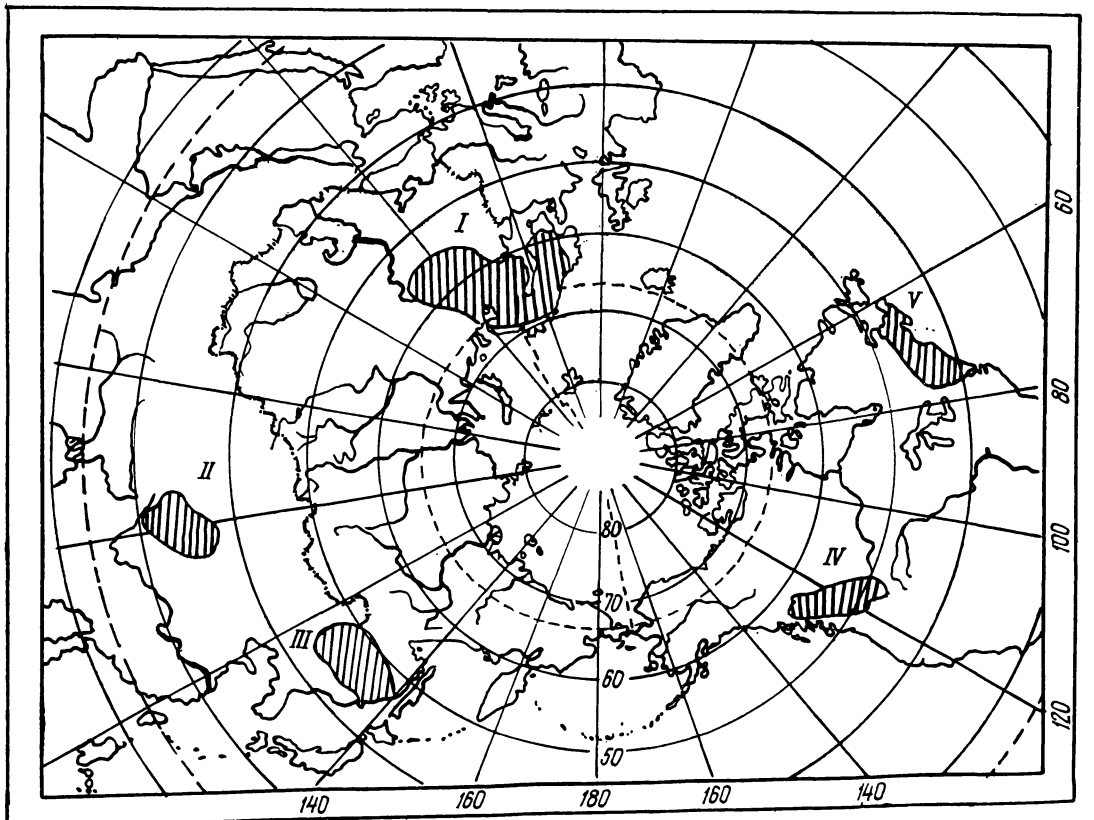
Явление широкой гибридизации видов характерно не только для севера европейской части СССР, оно должно проявляться и в других местах земного шара, где формирование растительного покрова протекало в сходных условиях (Бобров, 1944). Условия эти — встречные миграции физиологически совместимых видов, длительный по времени процесс их гибридного взаимодействия и наличие относительно свободных местообитаний, на которых гибридные потомки могли расселяться. Позднее (Бобров, 1961) показано, что гибридное смешение видов широко распространено в Байкальской Сибири, в связи с чем в ее флоре можно насчитать десятки единиц, гибридный генезис которых несомненен. Это роды *Larix*, *Betula* и *Adenophora*, из которых описано много «видов», фактически являющихся гибридами. Аналогичное явление описано в Соединенных Штатах Андерсоном (Anderson, 1949) под названием «интрогрессивной гибридизации». Он дал этому явлению генетическое определение, обозначив интрогрессивной гибридизацией «инфильтрацию зародышевой плазмы вида в таковую другого, как следствие гибридизации и повторного обратного скрещивания».

Несомненно, что «интрогрессивная гибридизация» Андерсона и «гибридное смешение видов» Е. Г. Боброва определяют одно и то же явление, но разные его аспекты. Первый определяет его как генетик, а второй — как систематик и ботанико-географ.

Имеются сведения об интрогрессивной гибридизации в роде *Picea* и за рубежом. О гибридизации *P. glauca* (Moench) Voss. и *P. engelmannii* Engelm. в Британской Колумбии было опубликовано специальное исследование Гармана (Garman, 1957), в котором обстоятельно описаны морфологические особенности того и другого видов (заметим, что они относятся к разным секциям), «промежуточных вариантов» и распространение всех их в Британской Колумбии. Спустя два года вышла из печати работа Гортона (Horton, 1959), в которой показано, что описанная Гарманом гибридизация — типичный случай интрогрессивной гибридизации. Особенно интересна карта, на которой показана часть юго-западной Канады и северо-запада США, где соприкасаются области распространения *P. glauca* и *P. engelmannii,* а также распространение их промежуточных форм на большей части Британской Колумбии, в высокогорьях юго-западной Альберты и на небольших высокогорных участках штата Монтаны.

Интрогрессивная гибридизация елей в Северной Америке не ограничивается небольшой частью Скалистых гор. В 1964 г. была опубликована работа об интрогрессии двух видов *Picea* на другой стороне континента (Morgenstern, Ferrar, 1964). Исследована область контакта *P. mariana* (Mill.) Britt., Stearn et Pogg. и *P. rubens* Sarg. на крайнем юго-востоке Канады и крайнем северо-востоке США, на территориях, расположенных к востоку от Великих озер. Специальное исследование многих популяций в природе, с гибридологическим анализом их, и наблюдения в питомниках показали интрогрессию того и другого видов. Авторы подчеркнули при этом, что интрогрессия этих видов началась с плейстоценового оледенения. Пространственное выражение интрогрессии на западе и востоке континента очень значительно и мало уступает интрогрессии видов *Picea* в Европейской России и Скандинавии. На карте (см. рисунок) показано, что территории, занятые теми и другими интрогрессантами, простираются приблизительно на 1000 *км* при 300—500 *км* в поперечнике. Таким образом, интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* не редкость, а скорее норма.

Просматривая в 1961 г. гербарный материал по *P. obovata* с верхнего Амура, т. е. с юго-восточной окраины ареала этого вида, мы заметили его своеобразие. В образцах обнаружены пылившие экземпляры, что дало возможность подвергнуть их специальному исследованию. Отобранную пыльцу исследовал Д. Б. Архангельский (1962), подтвердивший наше предположе-



Области интрогрессивной гибридизации видов *Picea*.

I — *P. abies* (L.) Karst. и *P. obovata* Ledeb.; *II* — *P. obovata* Ledeb. и *P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr — на севере; *P. obovata* Ledeb и *P. korajensis* Nakai — на юге, а также *P. ajanensis* и *P. koraiensis* — на юге Советского Приморья; *III* — *P. asperata* Mast. и *P. likiangensis* (Franch.) E. Pritz.; *IV* — *P. glauca* (Moench) Voss. и *P. engelmannii* Engelm.; *V* — *P. mariana* (Mill.) Britt., Sterns a. Pogg и *P. rebens* Sarg.

ние о гибридности этих экземпляров. Он указал, что в препаратах большое количество деформированных пыльцевых зерен.

Поэтому мы имеем все основания предположить интрогрессивную гибридизацию *P. obovata* на Амуре и в прилежащей Маньчжурии в области контакта сибирской ели с елью аянской *P. ajanensis*.

Далее на восток, в Маньчжурии, на Советском Дальнем Востоке, в его материковой части, и на Корейском п-ве в интрогрессию вступают *P. ajanensis* и *P. korajensis*. Видимо, описанные в 1941 г. из Кореи виды *P. tonaiensis* Nakai, *P. pungsanensis* Yyeki ex Nakai и *P. intercedens* Nakai являются гибридами, так же как и *P. komarovii* Vassil из Советского Приморья. В то же время установленная в 1943 г. Накаем *P. mandshurica* Nakai предположительно является продуктом гибридного смешения *P. obovata* и *P. korajensis*. Все это можно выяснить лишь при специальном исследовании популяций елей в природе.

Интрогрессивную гибридизацию указанных пар видов на Дальнем Востоке следует поставить в связь с событиями четвертичного времени. Горное оледенение осложнилось здесь опусканием окраины континента на 2500—3000 *м*. Сложившийся к этому времени в высокогорьях растительный покров из темнохвойных лесов, сместившись в низкогорья и равнины, мог вступить в непосредственный контакт с таковым прилежащих равнин, и произошло гибридное смешение елей.

Обращает на себя внимание и еще одна территория, где, очевидно, проявляется интрогрессивная гибридизация видов *Picea*. Это обширные горные районы в провинциях Хубей и Сечуань в Южном Китае. В интрогрессию предположительно включены виды из рядов Asperatae и Likiangenses, относящиеся к разным секциям рода. Об этом свидетельствует очень большое число установленных из этих провинций «видовых» единиц и незначительные их различия. Например, для провинции Сечуань насчитывают 16 видов рода *Picea*.

Интрогрессивную гибридизацию елей в Южном Китае также можно связать с событиями плейстоцена. В противоположность дальневосточным, эти территории в четвертичное время энергично поднимались, а горные оледенения были связаны здесь с изменением условий увлажнения. Этим, очевидно, и вызваны смещения сложившегося к концу плиоцена растительного покрова, приведшие к интрогрессии видов *Picea*.

Из сказанного можно заключить, что явление интрогрессивной гибридизации для видов рода *Picea* очень характерно, имеет большое научное значение и заслуживает особого внимания лесоводов, так как открывает возможность широкого подбора для культуры форм (нотоморф)), в том или ином отношении более продуктивных. Заметим также, что в самое последнее время канадские исследователи обратили внимание на химические отличия гибридов по сравнению с исходными видами.

ЛИТЕРАТУРА

Архангельский Д. Б. Некоторые палинологические данные о явлении интрогрессивной гибридизации. — Бот. ж., 1962, т. 47, № 7.

Бобров Е. Г. Об особенности флоры эрратической области. — Сов. бот., 1944, № 2.

Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири. — Бот. ж., 1961, т. 46, № 3.

Данилов Д. Н. Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* Link.— Бот. ж., 1943, т. 28, № 5.

Anderson E. Introgressive hybridization. N. Y., 1949.

Dallimore W., Jacqson A. B. A Handbook of Coniferae and Ginkgoaceae. Ed. S. G. Harrison. London, 1966.

Garman E. H. The occurence of spruce in the interior of British Columbia.— Techn. Publ. Dept. Lands a. Forets. Brit. Columb. Forest. Service, 1957, vol. 49.

Gaussen H. Les Gymnosperms actuelles et fossiles, vol. 8. Toulouse, 1966.

Horton K. W. Characteristics of subalpine spruce in Alberta.— Techn. Note Dept. North. Affairs a. Nat. Resources, Forestry Branch, 1959, vol. 76.

Morgenstern E. K., Farrar J. L. Introgressive hybridization in red spruce and black spruce.— Techn. Rep. Fac. Forest. Univ. Toronto, 1964, vol. 4.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

Н. З. ВОРОНЧИХИН

ВАРЬИРОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ХИМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА СЕВЕРЕ ПЕРМСКОЙ ОБЛАСТИ

На севере Пермской области произрастает сосна обыкновенная, подвид сибирская, выделенная Л. Ф. Правдиным (1964) в климатип «уральский». Изменчивость сосны обыкновенной на Урале подробно изучена С. А. Мамаевым (1965а, б, 1968, 1969, и др.). Исследуя биологические особенности пыльцы сосны западноуральской популяции из Гайнского района Пермской области, С. А. Мамаев (1965б) пришел к выводу, что от восточноуральских популяций она отличается меньшей всхожестью и большей чувствительностью к тепловому воздействию. Сосна сильно реагировала на тепловой режим, снижая энергию прорастания и абсолютную всхожесть при создании менее благоприятных условий прорастания, т. е. при длительном воздействии повышенных температур. Он объясняет это тем, что западноуральская сосна сформировалась в географическом районе с более мягкими климатическими условиями.

Диагностическими показателями для выделения разновидностей сосны обыкновенной могут служить и такие признаки, как сезонное изменение окраски хвои, ее анатомическое строение (Правдин, Щербина, 1961; Правдин, 1964).

Задача нашего исследования — показать некоторые морфолого-анатомические и химические признаки сосны обыкновенной, произрастающей в северной части средней тайги западного склона Урала, в связи с изучением варьирования выхода живицы при подсочке. С этой целью заложены четыре пробные площади в разных типах леса в Гайнском и Чердынском районах Пермской области (табл. 1).

Установлено, что диаметр деревьев в сходных условиях произрастания значительно варьирует. В близких типах леса (сосняк лишайниковый и брусничниковый) или в одноименных типах, но из разных районов, наблюдаются примерно одинаковые амплитуды колебаний. Значительно отличаются коэффициенты вариации лишь между крайними типами леса (табл. 2).

Высота древостоев менее изменчива, чем распространение грубой корки, протяженность кроны или ее диаметр. Коэффици-

Таблица 1

Характеристика исследуемых участков

№ пробной площади	Тип леса	Состав древостоя	Возраст, лет	Бонитет	Полнота	Средние	
						диаметр, *см*	высота, *м*
	Веслянский лесхоз Гайнского района						
1	Сосняк лишайниковый	10С	VIII/159	IV	0,6	32	19,6
2	Сосняк брусничниковый	8С2ЛседБ	VI/110	III	0,6	28	20,6
3	Сосняк черничниковый	10СедБ	VI/112	III	0,7	24	21,5
	Чердынский лесхоз Чердынского района						
4	Сосняк черничниковый	8С2БедЕ, Ос	VI/110	III	0,7	34	23,5

ент вариации распространения грубой корки увеличивается от худших условий произрастания (сосняк лишайниковый) к лучшим (сосняк черничниковый). В спелых насаждениях он не зависит ни от высоты дерева, ни от их возраста, а является, очевидно, результатом влияния условий произрастания. Протяженность кроны и ее диаметр подвержены большей дифференциации в сосняке брусничниковом.

По исследованиям Л. Ф. Правдина (1964), на севере Пермской области произрастает сосна с шишками продолговатой, конической и широкой формы. Нами в насаждениях обнаружено шишек с продолговатой формой (с соотношением осей 2,1 и выше) 5,5%, конической (2,09—1,8) — 60,2% и широкой (1,79 и ниже) — 34,3%. По структуре семенных чешуй в насаждениях обнаружены шишки f. *plana,* f. *qibba,* f. *reflexa.* В чистом виде

Таблица 2

Изменчивость (величина коэффициента вариации) некоторых морфологических признаков сосны обыкновенной, %

№ пробной площади	Ствол		Распространение грубой корки	Крона	
	диаметр	высота		протяженность	диаметр
1	20,4	11,2	22,1	20,3	23,7
2	21,8	13,4	24,0	27,9	32,9
3	16,6	6,3	33,9	21,2	29,2
4	15,0	10,0	29,0	23,4	23,8

встречается только f. *plana*, другие имеют смешанные семенные чешуи: f. *plana* — f. *gibba*, f. *plana* — f. *reflexa* и f. *gibba* — f. *reflexa*.

Интересны шишки с покровными семенными чешуями крючковатой формы, которые характерны для сосны крючковатой, кавказской (Правдин, 1964). В условиях севера Пермской области крючковатая форма чешуй полностью заметна на той стороне шишки, которая обращена к солнцу, другая сторона, как правило, имеет гладкую поверхность или в виде пирамидки. Очевидно, недостаток тепла в этом районе препятствует полному развитию шишек этой разновидности сосны. По-нашему мнению, это подтверждает данные С. А. Мамаева (1965а, б) о том, что сосна, произрастающая на севере Пермской области, сформировалась в районах с более теплыми климатическими условиями. Интересно также, что шишки с крючковатым апофизом мельче.

Для более полной характеристики исследуемых насаждений сосны на участке № 2 (сосняк брусничниковый) изучены некоторые анатомические показатели хвои:

	$M_{ср}$	C, %
Хвоя, *мм*		
длина	39,4	12,4
ширина	1,22	10,7
толщина	0,63	9,2
Смоляные каналы		
количество, шт.	7,69	23,5
диаметр, *мк*	40,3	19,4
Паренхима, *мм*		
ширина	0,66	14,8
толщина	0,27	13,0
количество в поле 0,08 *мм*²	8,28	15,3
Устьица, *мк*		
ширина	29,7	12,0
толщина	12,0	12,6

Примечание. Количество устьиц в поле 1 *мм*² 103,5 шт.; хвоя живет 4 года, смоляные каналы примыкают к гиподерме.

Очень высок коэффициент варьирования выхода живицы в сосняке лишайниковом:

№ пробной площади	Выход живицы на 1 *дцм*²/*г*	
	$M_{ср}$	C, %
1	33,4	53,8
2	38,4	45,0
3	27,1	48,3
4	34,7	37,1

Нами в содружестве с Институтом физико-органической химии (г. Минск) проведен анализ живицы от 92 сосен. Результаты обработаны методами вариационной статистики, которые позволили выявить следующие закономерности:

1. С увеличением содержания α-пинена в скипидаре сокращается до минимума или исчезает совсем Δ^3-карен, и наоборот.

Количество деревьев с содержанием в скипидаре α-пинена более 81% на пробе составило около 24%, а с содержанием свыше 55% Δ^3-карена 5,4%.

2. Скипидар с преобладанием в составе Δ^3-карена имеет более высокий коэффициент рефракции, чем скипидар с преобладанием α-пинена.

И. И. Бардышев, К. П Веденеев (1968) установили, что в зависимости от физического и химического состава скипидара можно выделить несколько разновидностей сосны. Так, для Горьковской области они выделили одно дерево с содержанием в скипидаре более 31% β-пинена и одно — с содержанием дипентена более 10,2%. По нашим данным, с β-пиненом выше 40% обнаружено пять деревьев, или 5,4%, с дипентеном (10,7—27,1%) — шесть деревьев (6,5%) и одно с содержанием филандрена 15,4%.

Таким образом, приведенные данные служат дополнительным подтверждением выводов Л. Ф. Правдина (1964), С. А. Мамаева (1965а, б) о том, что на севере Пермской области произрастает особая разновидность сосны обыкновенной, которую в отличие от других целесообразно назвать «пермской». В ее насаждениях наблюдается изменчивость количественного и качественного состава скипидара. Это позволяет создать плантации сосны с определенным содержанием компонентов (α-пинена, β-пинена, дипентена, филандрена).

ЛИТЕРАТУРА

Бердышев И. И., Веденеев К. П. К вопросу о химическом составе скипидаров из индивидуальных деревьев сосны обыкновенной. — Сборник трудов ЦНИЛХИ, 1968, вып. 19.

Мамаев С. А. Вариации сосны обыкновенной по окраске генеративных органов и их коррелятивные связи с морфологическими признаками деревьев. — Внутривидовая изменчивость древесных растений. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1965а, вып. 47.

Мамаев С. А. Биологические особенности пыльцы сосны из различных районов Урала. — География и динамика растительного покрова. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1965б, вып. 42.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. I. Формы изменчивости.— Материалы по внутривидовой изменчивости и систематике растений. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1968, вып. 60.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости. — Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1969, вып. 64.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М., «Наука», 1964.

Правдин Л. Ф., Щербина К. Г. Динамика содержания хлорофилла в хвое и жирность семян сосны обыкновенной разного географического происхождения. — Вопросы лесоводства и лесоведения. Труды Ин-та леса и древесины АН СССР, 1961, т. 50.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

Л. Н. ГРИБАНОВ

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ В КУЛЬТУРАХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Изменчивость сосны в культурах зависит от ряда факторов. В своих исследованиях мы попытались выяснить роль таких факторов, которые связаны как с особенностями происхождения семян, так и с условиями формирования культур в процессе их роста. Прежде всего оценим экологическую изменчивость культур, т. е. влияние типов леса, в которых собирались семена, на быстроту роста культур сосны.

В 1941 г. В. Е. Смирновым (Лебяженская лесная опытная станция) были собраны семена сосны в основных типах леса ленточных боров на Обь-Иртышском междуречье. В 1944 г. по 100 сеянцев, выращенных из этих семян, высажены на лесокультурную площадь с уровнем грунтовых вод на глубине 1,5—2,0 *м*. До 1959 г. у каждого саженца ежегодно измерялся прирост в высоту с точностью до 0,1 *см*. Результаты этих исследований (табл. 1) показывают, что деревья, выращенные из семян, в разных типах леса имеют примерно одинаковую высоту. Поэтому собирать семена таких древесных видов, как сосна обыкновенная, в определенных типах леса в целях повышения биологической продуктивности выращиваемых древостоев вряд ли целесообразно.

Выяснение влияния возраста материнских деревьев сосны на качество семян и рост потомства также представляет большой

Таблица 1

Средняя высота 18-летних древостоев сосны из семян разных типов леса

Тип леса, по Л. Н. Грибанову (1965)	$M_{ср} \pm m$	σ	C, %
Сухой бор низких пологих всхолмлений	6,82±0,103	1,023	15
Бор-зеленомошник	6,52±0,092	0,977	15
Свежий бор полого-покатых всхолмлений	6,25±0,092	0,942	15
Влажный бор пониженных аллювиальных озерных террас	6,34±0,114	1,159	18

Таблица 2

Влияние возраста материнских деревьев сосны в ленточных борах на качество семян

Класс возраста материнских растений	Всхожесть, %	Энергия прорастания, %	Средний семенной покой, дни	Средний, $M_{ср} \pm m$	Лимиты варьирования		
					максимум	минимум	разница
III (55 лет)	98	98	5,9	9,81±0,23	11,0	7,5	3,5
V (92 года)	98	98	4,8	9,88±0,20	11,2	7,1	4,1
VI (111 лет)	97	97	4,3	10,73±0,28	13,5	6,6	6,9
VII (130 лет)	98	98	4,1	9,64±0,21	13,0	7,8	5,2
IX (172 года)	98	98	4,0	9,55±0,22	14,0	6,2	7,8
X (194 года)	98	98	3,9	10,16±0,54	15,3	7,4	7,9

интерес. По данным И. В. Седельниковой (1960), возраст материнских деревьев (в пределах 55—194 года) на всхожесть семян и их абсолютный вес не влияет, в то же время лимиты варьирования веса 1000 семян с возрастом материнских деревьев от III (55 лет) до X (194 года) класса увеличиваются, а средний семенной покой при проращивании в лаборатории уменьшается (табл. 2). Вместе с тем сила проростков, способность пробиться через слой покрывающего песка с возрастом материнских деревьев закономерно уменьшаются, причем тем отчетливее, чем толще слой песка. Так, если принять число проростков, пробившихся через полусантиметровый слой песка, за 100%, то при толщине 2 *см* количество пробившихся на поверхность всходов с увеличением возраста материнских деревьев уменьшается следующим образом:

Класс	Число всходов, %
III	— 4
V	— 5
VI	—16
VII	—38
IX	—72

При посадке сеянцев из семян, продуцированных деревьями разного возраста, на лесокультурную площадь в типе сухого бора низких пологих всхолмлений (уровень грунтовых вод на глубине 5—7 *м* от дневной поверхности) наблюдалась следующая закономерность их роста в высоту.

В течение первых четырех лет жизни статистически достоверное преимущество роста в высоту наблюдалось у сеянцев из семян деревьев III—V классов возраста. В последующем эта

Таблица 3

Сохранность культур сосны в зависимости от первоначальной густоты посадки, %

Густота посадки, *шт/м²*	1949 г.	1951 г.	1959 г.	1967 г.
100	70	43	30	25
50	69	54	38	33
25	64	63	53	45
10	61	43	41	33

закономерность наблюдается менее отчетливо и разница в средней высоте культур достоверна только для сосенок, выращенных из семян, продуцированных деревьями III класса возраста. На 13-й год жизни различий в высоте и по диаметру (на высоте 1,3 *м*) потомства деревьев разных классов возраста не наблюдается. В то же время варьирование как высоты, так и диаметра с возрастом материнских деревьев закономерно увеличивается и достигает максимума у потомства сосен VI класса возраста, после чего также закономерно уменьшается.

Осенью 1948 г. Ключевской лесхоз Алтайского края по нашей просьбе произвел посадку двухлетних сеянцев сосны на площадки 1×2 *м*, с расстоянием в рядах 10 *м* и между рядами 5 *м*. Густота посадки была 100, 50, 25 и 10 сеянцев на 1 *м²*. Всего таким образом было засажено 6 *га* в свежем бору полого-покатых песчаных всхолмлений (уровень грунтовых вод 4—5 *м*). С момента посадки никакого ухода за культурами не производилось. Интенсивность самоизреживания посадок в зависимости от их первоначальной густоты приведена в табл. 3. Происходило постепенное расчленение первоначально равномерносомкнутых древостоев на более или менее обособленные биогруппы из разного количества деревьев.

Изучение этих культур в 1967—1969 гг. показало, что ход роста деревцев в высоту протекал таким образом, что положение их в ранжированном ряду по этому показателю не оставалось постоянным, а изменялось в полном соответствии с установленной Г. Р. Эйтингеном (1934) и позднее подтвержденной нашими исследованиями (Грибанов, 1959) закономерностью процесса перегруппировки сосны в древостоях по высоте. Общее количество деревьев, отличавшихся быстрым ростом, к моменту исследования осталось неизменным. Вместе с тем незначительно увеличивалось число деревьев, постепенно отстающих в росте, и значительно уменьшалось количество экземпляров, изменение ранга которых по высоте не подчиняется отчетливо выраженной закономерности.

В целом можно констатировать отсутствие отчетливо выраженной зависимости между изменением количества деревьев в

Таблица 4

Ход роста исследованных культур сосны и варьирование средней высоты

Густота посадки, *шт/м²*	Возраст культур, лет	Средняя высота, *см*	Основное отклонение, ±σ	Коэффициент вариации, *C*, %	Лимиты варьирования высоты, *см*	
					максимум	минимум
100	5	0,40±0,02	0,22	55	1,29	0,09
	10	1,53±0,09	0,78	51	3,69	0,39
	15	3,27±0,18	1,60	49	7,51	0,51
	21	4,54±0,23	2,07	45	10,2	1,19
50	5	0,26±0,02	0,18	69	0,94	0,04
	10	1,25±0,06	0,66	50	3,14	0,28
	15	3,00±0,15	1,44	48	6,72	0,64
	21	4,31±0,21	2,06	48	9,08	1,08
25	5	0,38±0,03	0,24	63	1,30	0,02
	10	1,80±0,10	0,80	44	4,40	0,38
	15	3,94±0,18	1,50	38	7,30	0,40
	21	5,17±0,23	1,90	36	9,25	1,25
10	5	0,39±0,03	0,22	56	0,86	0,06
	10	2,03±0,12	0,74	36	3,56	0,84
	15	4,11±0,18	1,20	29	7,40	2,00
	21	5,90±0,23	1,50	26	9,50	3,30

Таблица 5

Количество биомассы среднего дерева и на 1 *га* в 21-летних культурах разной густоты

Густота посадки, *шт/м²*	Сохранность, %	Средние		Вес на среднее дерево, *кг*							Вес в переводе на 1 *га*, *т*
		высота, *см*	диаметр, *мм*	Пень	Ствол	Сучья	Хвойная лапка	Вся надземная часть	Корни	Всего	
100	33	352,6	37,1	0,21	6,79	0,86	0,92	8,78	1,13	9,91	130,8
50	55	351,3	39,0	0,32	6,36	0,70	1,72	9,10	1,55	10,65	117,1
25	72	526,2	42,0	0,46	8,44	0,90	1,50	11,3	1,57	12,87	92,7
10	50	566,9	86,0	0,51	14,66	4,11	4,47	23,75	5,55	29,30	58,6

разных категориях и группах по характеру изменения их высотного ранга с возрастом древостоев и первоначальной густотой посадки.

Данные табл. 4 показывают, что интенсивность роста в высоту с повышением густоты посадки уменьшается. Варьирование высоты деревьев с возрастом посадок наиболее сильно уменьшается в более редких посадках. Так, в посадках густотой 100 *шт/м*^{2} с увеличением возраста с 5 до 21 года коэффициент вариации высоты снизился всего на 10%, при 50 *шт/м*^{2} — на 21%, 25 *шт/м*^{2} — на 27% и 10 *шт/м*^{2} — на 30%. Вместе с тем лимиты варьирования высоты в посадках разной густоты за это же время увеличились соответственно на 5, 8, 11,5 и 24%.

Изучение общей биомассы, продуцированной древостоями разной первоначальной густоты, в возрасте 21 года показало, что в среднем на одно дерево она была тем выше, чем реже были посадки. Однако увеличение биомассы среднего дерева в более редких посадках компенсировалось в обратном направлении уменьшением количества продуцирующих экземпляров на единице площади. В результате общее количество биомассы в переводе на 1 *га* увеличивается прямо пропорционально первоначальной густоте посадки (табл. 5).

Таким образом, для установления общих закономерностей фенотипической изменчивости видов древесных растений в природных и созданных человеком популяциях необходимо прежде всего выяснить нормы реакции некоторых генотипов на изменение сочетаний экологических факторов и их режимов на разных этапах формирования, роста и развития древостоев.

ЛИТЕРАТУРА

Грибанов Л. Н. Процесс перегруппировки стволов сосны по высоте.— Науч. докл. высшей школы, 1959, № 1.

Седельникова И. В. Влияние возраста сосновых насаждений на качество выращиваемого посадочного материала. — Лесоводы Казахстана к 40-летию республики. Алма-Ата, 1960 (Казах. с.-х. ин-т).

Эйтинген Г. Р. Рубки ухода за лесом в новом освещении. Изд. 2. М., Гослестехиздат, 1934.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

Г. В. ГУКОВ

ПОПУЛЯЦИИ ЛИСТВЕННИЦЫ ПРИМОРСКОЙ НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ И ЕЕ МЕСТО В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *LARIX*

Лиственница на Дальнем Востоке изучена недостаточно — не ясна самостоятельность отдельных видов, не уточнены их ареалы и лесоводственные свойства. Наименее изучена лиственница приморская (*Larix maritima* Suk.). Впервые она описана В. Н. Сукачевым (1931) как самостоятельный вид по гербарным экземплярам, собранным И. К. Шишкиным по побережью Татарского пролива в долине р. Ботчи. Характерными признаками нового вида, отделяющими его от широко распространенной на Дальнем Востоке лиственницы даурской (*L. dahurica* Turcz.), В. Н. Сукачев считал наиболее крупные размеры шишек, большее число чешуй, общую овальную форму шишек и красноватый цвет молодых годичных побегов. Однако самостоятельность нового вида не была признана В. Л. Комаровым (1934), который считал, что лиственница приморская встречается вкрапленно в ареале *L. dahurica* и отличается от нее слишком незначительно, чтобы считаться особым видом. В последующем Б. П. Колесников (1946) и Н. В. Дылис (1961) подтвердили видовую самостоятельность лиственницы приморской, изучив особенности ее филогенезиса в общей истории развития лиственниц Дальнего Востока. В. В. Уханов, производивший обработку рода *Larix*, также признал *L. maritima* особым видом с определенным ареалом и морфологическими отличиями («Деревья и кустарники СССР», 1949).

Следует отметить, что после сборов И. К. Шишкина, по гербарным экземплярам которого был описан данный вид, и кратких описаний растительности долин рек Ботчи и Коппи В. М. Савича (1928), лиственницу приморскую специально никто не изучал. Таксономическое описание нового вида В. Н. Сукачевым основывалось на ограниченном фактическом материале, собранном без определенной системы. Приводимые отличительные диагностические признаки (длина и ширина шишек, число чешуй и т. д.) в роде *Larix* подвержены значительной изменчивости и поэтому требуют точных биометрических оценок. Краткость диагноза и недостаточность исходного материала не да-

Таблица 1

Сравнительная характеристика популяций лиственницы приморской

Показатели	Коппинская	Ботчинская
Высота деревьев, *м*	25—30 (35)	25—27 (30)
Форма кроны	Яйцевидно-пирамидальная, густая, компактная, высокоподнятая	Продолговато-пирамидальная, более распростертая
Длина шишек, *см*		
среднепопуляционная	25,73±0,22	20,6±0,14
пределы варьирования	20,0—29,0	17,1—24,5
Ширина шишек, *см*		
среднепопуляционная	22,0±0,11	15,2±0,09
пределы варьирования	24,2—19,7	17,0—13,7
Отношение ширины шишек к ее длине в открытом (сухом) состоянии	0,85	0,74
Число чешуй		
среднепопуляционное	28,5±0,33	24,6±0,24
пределы варьирования	24—35	20—69
Длина хвои, *см*	2,7—3,6	2,5—3,4
Число клеток гиподермы в хвое	51—92 (71)	59—85 (68)

вали возможности составить ясное представление о структуре и объеме нового вида *L. maritima* Suk.

С целью более полного изучения внутривидовой изменчивости, а также выяснения многих биологических и лесоводственных свойств в 1969—1970 гг. проведены исследования лиственницы приморской в lucus classicus, т. е. в районе ее описания. Полевые работы велись в бассейнах двух небольших рек, впадающих в Татарский пролив,— Ботчи и Коппи. Пробные площади размером 0,5—1,0 *га* закладывали в наиболее характерных типах лиственничных лесов с полным проведением всех геоботанических описаний. Для изучения закономерностей варьирования признаков и особенностей их географической изменчивости на каждой пробной площади с трех—пяти средних по развитию деревьев собирали гербарные образцы и зрелые шишки (последние — не менее 100 штук с каждого дерева). Все количественные признаки обработаны методами вариационной статистики.

Данные обработки показали, что, несмотря на различия экологических условий и внутреннюю неоднородность, популяции лиственницы приморской образуют резко очерченную видовую систему, отличающуюся как по анатомическим и морфологическим признакам, так и по многим лесоводственным свойствам от соседних видов.

Сравнение количественных и некоторых качественных показателей лиственниц, произрастающих в бассейнах рек Коппи и Ботчи, выявило различия по многим признакам (табл. 1). Это

позволило предварительно выделить для лиственницы приморской две популяции, названия которым даны по бассейнам рек — коппинская и ботчинская.

Более крупными размерами деревьев и шишек обладают лиственницы коппинской популяции. Эти особи характеризуются и лучшими лесоводственными свойствами — большей энергией роста, слабой повреждаемостью грибными болезнями и вредными насекомыми.

Характерная особенность распространения лиственничников Дальнего Востока — наложение ареалов различных видов лиственниц и образование широкой полосы контактов, что приводит к межвидовой гибридизации и вторичному видообразованию путем длительного естественного отбора. Некоторые исследователи (Дылис, 1961, и др.) указывают на гибридогенное происхождение дальневосточных видов лиственниц — Любарского, амурской, Комарова и др.

По нашим предварительным данным, в пределах ареала лиственницы приморской (бассейны рек Коппи и Ботчи) произрастает только один вид — лиственница амурская, гибриды их не обнаружены. Это связано, по-видимому, с тем, что оба вида произрастают в различных экологических условиях, что приводит к разновременному цветению и препятствует переносу пыльцы с деревьев одного вида на другой. Лиственница приморская занимает хорошо дренированные почвы долин рек, а также склоны различных экспозиций и крутизны, не переносит застойного увлажнения и на болотах различных типов не растет. Лиственничные «мари», занимающие огромные пространства в северных районах Дальнего Востока, в районе исследования образованы лиственницей амурской. Весной почва на таких переувлажненных участках оттаивает намного позже почв соседних склонов, позднее начинается сокодвижение и цветение (когда лиственница приморская уже отцвела). Высота деревьев лиственницы амурской на марях редко превышает 15 *м*, что также влияет на дальность разноса пыльцы и возможность перекрестного опыления.

В. Н. Сукачев (1931) при обработке гербарных образцов, собранных И. К. Шишкиным в бассейне р. Ботчи на моховом болоте, отнес их к особому экотипу лиственницы приморской, свойственному торфяным болотам — oec. vel. ecad. *sphagnosa* Suk. По нашим данным, между лиственницами амурской и приморской, кроме красноватого цвета молодых побегов, нет общих сближающих признаков, и эти виды следует рассматривать как самостоятельные и давно отдифференцированные (табл. 2).

Лиственница приморская интересна для лесной селекции и в целом для лесного хозяйства. Ее деревья обладают большой скоростью роста, полнодревесностью и высокой очищаемостью стволов от сучьев. Она почти не повреждается грибными болез-

Таблица 2

Сравнительная характеристика лиственниц приморской и амурской из бассейна р. Коппи

Показатели	Лиственница приморская	Лиственница амурская
Условия местопроизрастания	Дренированные поймы, склоны различной крутизны и экспозиции, водоразделы	Ровные и пониженные участки с процессами почвенного заболачивания
Высота деревьев, *м*	25—30 (35)	10—15
Форма кроны	Яйцевидно-пирамидальная	Рыхлая, редкая, большей частью неправильная
Форма шишек	Овальные и яйцевидные	Сплюснуто-шаровидные, шаровидные и овальные
Длина шишек, *мм*		
открытых (сухих)	25,73±0,22	13,95±0,12
закрытых (намоченных)	30,73±0,20	16,90±0,10
Ширина шишек, *мм*		
открытых	22,0±0,11	15,2±0,13
закрытых	14,4±0,13	11,5±0,13
Отношение ширины шишек к ее длине		
в открытом состоянии	0,85	1,09
в закрытом состоянии	0,47	0,68
Семенные чешуи		
число	28,5±0,13	21,5±0,22
форма	Плоские, прямые	Ложковидные, прямые или внутрь загнутые
длина, *мм*	12,5±0,10	9,67±0,03
ширина, *мм*	11,5±0,05	7,55±0,03
Длина хвои, *см*	2,7—3,6	2,1—3,2
Форма поперечного сечения хвои	Сверху выпуклая, снизу с ясным килем	Двояковыпуклая
Число клеток гиподермы в хвое	51—92 (71)	49—80 (60)
Опушение почек на брахибластах	Редкие пигментированные волоски по окружности почек, реже голые	Почки голые, открытые
Длина кроющих чешуй	Довольно длинные (3/4 длины семенных чешуй), хорошо заметны во всех шишках	Достигают половины длины семенных чешуй, в шишках большей частью незаметные
Окраска молодых побегов	Красноватые или розовые	Красноватые или розовые
Опушение молодых побегов	Голые, редко с одиночными волосками	Голые

нями — на всех растущих деревьях не было обнаружено ни одного плодового тела гриба. Спиленные деревья в возрасте более 200 лет также не имели признаков грибных заболеваний. Лишь шишки и семена незначительно (до 10—15%) повреждаются еловой шишковой огневкой (*Dioryctria abietella* F.).

Несмотря на ценные качества, лиственница приморская в культуре малоизвестна. Первые сведения о ее лесоводственных свойствах приведены в работе В. Н. Сукачева (1931). Он отмечает, что молодые саженцы лиственницы легко переносят суровые климатические условия г. Ленинграда, не повреждаются морозами и заморозками. Растут саженцы лиственницы приморской очень быстро (годичный прирост достигает 177 *см*). В трехлетнем возрасте ее деревья в три раза превосходят по высоте лиственницу сибирскую такого же возраста с Южного Урала. По нашим данным, срубленное модельное дерево лиственницы приморской из коппинской популяции к 50 годам имело высоту 23 *м*. Подобную энергию роста показали и другие модельные деревья, взятые из различных типов леса коппинской популяции.

Таким образом, лиственница приморская обладает рядом ценных свойств и является хорошим объектом для лесной селекции при решении проблемы повышения производительности лесов.

ЛИТЕРАТУРА

Деревья и кустарники СССР, т. 1. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1949.

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. — Изменчивость и природное разнообразие. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Колесников Б. П. К систематике и истории развития лиственниц секции Pauciseriales Patschke. — Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 2. М., Изд-во АН СССР, 1946.

Комаров В. Л. Хвойные (Coniferales). — Флора СССР, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1934.

Савич В. М. Типы растительного покрова севера Приморья. — Материалы по изучению колонизации районов Дальневосточного края, вып. 1. Владивосток, 1928.

Сукачев В. Н. О двух новых ценных для лесного хозяйства древесных породах. — Труды и исследования по лесному хозяйству и лесной промышленности, вып. 10. Л., 1931.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

В. М. ДОЛГОШЕЕВ

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ СРЕДНЕГО УРАЛА

У сосны обыкновенной описано много форм, в том числе и по строению коры. Одни считают перспективной узкокронную форму, другие — ширококронную, поэтому необходимо дальнейшее изучение этих форм в различных физико-географических районах. Большая работа в этом направлении проведена Н. А. Коноваловым и Е. А. Пугач (1968), С. А. Мамаевым (1969).

Для выявления перспективности этих разновидностей в условиях южной тайги Среднего Урала нами в 1970 г. исследована изменчивость некоторых морфологических признаков: полнодревесность ствола, угол отхождения ветвей и их толщина, длина и густота хвои. Пробная площадь включала три типа сосняков: брусничниковый, ягодниковый и долгомошниковый (табл. 1), и была расположена в Уральском учебно-опытном лесхозе.

Сначала была определена селекционная структура древостоя. С этой целью у 400 деревьев замерены диаметры кроны и протяженность по стволу, на основании этого вычислен типичный размер, оказавшийся равным по диаметру проекции кроны 2,5 *м* и протяженности по стволу 5 *м*. Все биотипы с проекцией кроны, больше типичной для данного класса продуктивности, отнесены к ширококронным формам, а меньше типичной — к узкокрон-

Таблица 1

Характеристика пробных площадей

Показатели	Сосняк		
	брусничниковый	ягодниковый	долгомошниковый
Состав насаждения	10С+Б	10С+Б ед.Лп.	9С1Б ед. Лп.
Возраст, лет	80	80	80
Бонитет	III	II	IV
Полнота	0,8	0,8	0,7
Средняя высота, *м*	17	21	16
Средний диаметр, *см*	16,3	18	15,3
Средний объем ствола, $м^3$	0,172	0,285	0,167
Количество стволов на 1 *га*, шт.	1600	1320	1720

Таблица 2

Основные таксационные показатели узкокронной и ширококронной форм сосны обыкновенной

Форма	$Д_{1,3}$, *см*	Высота, *см*	Объем ствола, $м^3$	Видовое число в 1/1000	Коэффициент формы			
					q_1	q_2	q_2	q_4
Узкокронная .	17,4	20,7	0,237	0,483	0,854	0,697	0,484	0,671
Ширококронная	17,2	18,1	0,176	0,428	0,778	0,623	0,448	0,615

ным. В свою очередь типичный средний размер крон составил у узкокронных деревьев по диаметру проекции кроны 1,7 *м* и по протяженности 6,5 *м*, у ширококронных 3,8 и 3,7 *м* соответственно. В результате такой дифференциации в сосняке-брусничнике III бонитета узкокронных форм оказалось 12%, ширококронных — 88% от общего числа стволов; в сосняке ягодниковом II бонитета — 23 и 77%, а в сосняке-долгомошнике IV бонитета — 4 и 96% соответственно, т. е. с увеличением класса продуктивности доля участия узкокронных форм возрастает.

Для изучения изменчивости полнодревесности взято 10 модельных деревьев в возрасте 80 лет. Для более удобного сравнения сбежистости стволов брали все модели попарно (одна — для узкокронной, вторая — для ширококронной формы) одинакового диаметра на высоте груди, а две пары моделей имели и одинаковый диаметр на высоте 1,3 *м*, и одинаковую высоту.

При расчете необходимого числа наблюдений для исследования изменчивости морфологических признаков выделенных форм использован коэффициент вариации для высоты ствола — 11%, для протяженности кроны — 34% (Мамаев, 1969). При точности опыта 3,5 и 1,7% число моделей для изучения полнодревесности оказалось равным $\frac{(11^2)}{(3,5)^2} = 10$, для изучения размеров крон $\frac{(3,4)^2}{(1,7)^2} = 398$. Средние объемы стволов, видовые числа и коэффициенты формы моделей приведены в табл. 2.

Узкокронная форма сосны превосходит ширококронную по полнодревесности на 25,7%, видовому числу — на 12,8%, среднему коэффициенту формы — на 9,1%, по высоте — на 13,1%. Большая полнодревесность ее объясняется меньшей сбежистостью ствола и в большинстве случаев большей высотой. Характерно, что наибольший коэффициент у этой формы q_3, который находится в зоне кроны. Этим, видимо, и объясняется различная полнодревесность двух исследуемых форм.

Изменчивость хвои изучали на побегах 1970 и 1969 гг. Взято 4000 хвойных пучков из средней части кроны десяти модельных деревьев. Результаты замеров и биометрической обработки показали, что длина хвои узкокронных форм на 27% короче, чем

Таблица 3

Статистические показатели изменчивости морфологических признаков узкокронной и ширококронной форм сосны

Признак	Ширококронная			Узкокронная			
	N	$M \pm m$	P	N	$M \pm m$	P	t
Длина хвои, *см*	2000	4,7±0,17	3,6	2000	3,5±0,20	5,7	4,5
Угол отхождения сучьев от ствола, *град* . .	250	70±2,00	2,9	250	50±2,50	5,0	6,2
Густота хвои на 1 $см^2$, шт.	2000	11,5±0,09	0,8	2000	10,5±0,07	0,7	8,7
Толщина сучьев, *см* . .	250	2,8±0,12	4,3	250	2,2±0,10	4,5	3,8
Средний диаметр проекции кроны, *м* . . .	100	3,8±0,40	10,5	100	1,7±0,50	29,4	3,3
Протяженность кроны по стволу, *м* . . .	100	3,7±0,51	13,8	100	6,5±0,44	6,8	41,8
Текущий годичный прирост по высоте (за последние 5 лет), *см*	50	28,0±6,40	22,8	50	43,0±4,00	9,3	2,0

у ширококронных, а типичный их размер соответственно равен 4,7 и 3,5 *см*. Различия достоверны ($t=4,5$). Изменчивость густоты хвои менее существенна: на 1 $см^2$ у узкокронной формы приходится 10,5, у ширококронной — 11,5 пучка хвои. Средний угол отхождения ветвей от ствола у ширококронных 70°, у узкокронных 50°, а толщина сучьев соответственно 2,8 и 2,2 *см*, т. е. у последних сучья более тонкие. Биометрическая характеристика изменчивости исследуемых морфологических признаков приведена в табл. 3.

Данные табл. 3 показывают, что различия морфологических признаков узкокронной и ширококронной форм сосны существенны. Эти разновидности являются наследственными, так как узкокронные формы встречаются и в высокополнотных насаждениях, и при значительном расстоянии от соседних деревьев (5—7 *м*), т. е. когда влияние крон соседних особей исключено. В свою очередь ширококронные биотипы встречаются и в первом, и во втором случае.

Таким образом, узкокронную форму надо считать более перспективной по полнодревесности в условиях южной тайги Среднего Урала.

ЛИТЕРАТУРА

Коновалов Н. А., Пугач Е. А. Основы лесной селекции и сортового семеноводства. М., «Лесная промышленность», 1968.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости. — Закономерности формирования и дифференциации вида у древесных растений. Свердловск, 1969 (Урал. фил. АН СССР).

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

В. М. ЗВЕРЯЧЕНКО, М. С. НЕКРАСОВ

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРНЫХ ПРИЗНАКОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В БЕРЕЗОВЫХ КОЛКАХ ЛЕСОСТЕПИ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

Влияние экологических условий на изменчивость структурных признаков древесных растений в условиях естественных насаждений подробно освещено в литературе для умеренной зоны Европы. Менее изучены в этом аспекте древесные растения Западной Сибири (Мамаев, 1968). Особый интерес приобретает данный вопрос при создании лесных культур сосны обыкновенной под пологом березового колка и на межколочном участке. Это вызвано необходимостью улучшения состава фитоценозов лесостепи Северного Казахстана путем введения в них наиболее ценных древесных растений.

Структурная изменчивость растений (по классификации С. А. Мамаева, 1968) включает большое число анатомических и морфологических признаков. Цель данной статьи — изучить изменчивость охвоенности верхушечного побега, веса и длины однолетней ростовой хвои, высоты и прироста в высоту ствола у деревьев сосны обыкновенной искусственных насаждений в различных экологических условиях.

Исследования проводили в Пригородном и Приишимском лесхозах Северо-Казахстанской области, расположенных в лесостепной зоне на юге Западно-Сибирской низменности. Климат Северо-Казахстанской области резко континентальный и недостаточно увлажнен. Среднегодовые многолетние суммы осадков от 225 до 340 *мм*. Особенность осадков — их континентальный ход с максимумом в июне — июле и минимумом в феврале — марте.

Опыты заложены в 1964—1966 гг. весенней посадкой в борозды двухлетних сеянцев сосны обыкновенной под пологом березового древостоя порослевого происхождения на межколочном участке и свежей вырубке. Тип леса — березняк злаковый (Демидовская, 1961): состав 10Бед.Ос; полнота 0,5; средний возраст березы в колке 35 лет, средняя высота 16 *м*, средний диаметр 21 *см*.

Так как без выяснения различий в почвенном покрове невозможно научное прогнозирование динамики развития будущего

преобразованного фитоценоза, необходимо остановиться на изучении почв под лесными колками, на свежих вырубках и межколочном участке.

Исследования показали, что опытные участки неоднородны по морфологическому, механическому и физико-химическому составу почвы. Так, под пологом березового насаждения — серая лесная почва, на свежей вырубке — серая лесная и солодь, на межколочном участке — чернозем выщелоченный, среднегумусный, среднемощный, суглинистый.

По сравнению с черноземом выщелоченным межколочного участка почвы под лесными насаждениями подвержены заметному влиянию древесных растений. Понижается уровень горизонта вскипания: в серой лесной супесчаной почве на 10 *см*, а в солоди дерновой суглинистой — на 20 *см*. Процентное содержание CO_2 карбонатов в метровом почвенном слое в первом случае ниже в 7 раз, во втором — в 2 раза. Несколько больше подкисляется реакция почвенного раствора верхнего горизонта и в целом метрового слоя.

В серой лесной почве выше содержание питательных веществ и обменных оснований в нижележащих горизонтах (от 50 до 100 *см*). Обменного азота на 8,3%, подвижного на 57,1%, общего калия на 9,1%, обменных оснований (кальция и магния) на 45% больше в солоди, подвижных форм фосфора в 5,4 раза, а калия в два раза больше в серой лесной почве. По составу воднорастворимых солей почвы почти не отличаются.

Содержание частиц менее 0,01 *мм* в верхних генетических горизонтах серой лесной почвы и солоди дерновой на 47% выше по сравнению с лежащими ниже, что, очевидно, можно объяснить дефляцией мелкозема с межколочного участка (сельскохозяйственных полей) и осаждением этого мелкозема в колке.

Изучение температуры и влажности почвы показало, что верхние горизонты (0—22 *см*) и в целом метровый слой почвы под лесным колком холоднее на 1—4° С, а влажность их выше на 6—8%. Это влияет на вынос карбонатов в лесном колке на большую глубину по сравнению с межколочным участком, так как с повышением температуры растворимость углекислого кальция уменьшается.

Таким образом, наиболее благоприятные лесорастительные условия для роста и развития сосны обыкновенной, особенно в первые годы жизни после посадки, складываются под пологом березового насаждения и на свежей вырубке.

За ростом и развитием сосны обыкновенной наблюдали в течение четырех лет. Полученные данные обработаны методом вариационной статистики (Дворецкий, 1961; Меркурьева, 1963) и дисперсионного анализа (Доспехов, 1965). Для каждого вида наблюдений брали по сто замеров.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРНЫХ ПРИЗНАКОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Изучению различных форм внутривидовой изменчивости у сосны обыкновенной посвящен ряд работ (Правдин, 1964; Мамаев, 1965; Вересин, 1963; Альбенский, 1959; Пятницкий, 1966; Яблоков, 1962; Schwerin, 1906; Gordon, 1880, и др.). Эти сведения относятся главным образом к естественным и искусственным насаждениям сосны обыкновенной на открытых площадях. Наши же опыты поставлены в условиях влияния на растения сосны специфической экологической обстановки березового колка. Цель — проследить изменения некоторых структурных признаков сосны в зависимости от лесорастительной обстановки.

Результаты изучения длины хвои и прироста в высоту сосны на свежей вырубке приведены в табл. 1. Дисперсионный анализ подтвердил, что многолетние средние данные существенно различаются по годам и в зависимости от типа почвы. Однако в 1967 г. по приросту в высоту и в 1970 г. по длине хвои различия между серыми лесными почвами и солодями несущественны, что, очевидно, связано с влиянием каких-то посторонних факторов. Длина хвои на солодях больше, чем на серых лесных почвах, а по приросту в высоту наблюдается обратная закономерность. Это можно объяснить тем, что в худших почвенных условиях замедляется отток ассимилятов и передвижение продуктов обмена к точкам роста. Лучший результат по средней высоте за четыре года (62,7±2,1 *см*) наблюдается у сосны на серой лесной почве, на солодях — ниже на 21,5%.

Длина хвои у сосны под пологом леса и на межколочном участке (табл. 2) существенно различается: хвоя длиннее в условиях древостоя. Прирост в высоту на обоих участках примерно одинаков. Возможно, положительное влияние светового режима на межколочном участке сглаживается угнетающим действием вейника наземного не только за счет надземной его части (покрытие 84%), но и посредством корневых выделений. Разрыв в средних многолетних значениях высоты ствола сосны между открытым участком и березовым колком составляет 8,3% в пользу последнего.

На основании приведенных данных среднюю многолетнюю длину хвои в зависимости от лесорастительных условий можно расположить в убывающем порядке следующим образом: березовый колок (5,4±0,1 *мм*), свежая вырубка (46,0±0,1 и 50,4±±0,1 *мм*) и межколочный участок (38,0±0,2 *мм*).

Решающий фактор для жизни растений, особенно в первые годы, — влагообеспеченность. В связи с этим мы решили проследить изменение длины хвои в зависимости от количества выпадающих осадков. Количество осадков брали не за календарный год, а за промежуток времени от позднелетне-осеннего периода предыдущего года, который, как известно, влияет на

Таблица 1

Изменчивость структурных признаков сосны обыкновенной в культурах, заложенных на свежих вырубках весной 1966 г.

Год наблюдений	Длина хвои, *мм*				Прирост в высоту, *см*			
	Серая лесная почва		Солодь дерновая		Серая лесная почва		Солодь дерновая	
	лимиты	$M \pm m$	лимиты	$M \pm m$	лимиты	$M \pm m$	лимиты	$M \pm m$
1967	12,0—93,0	37,2±0,1	13,0—98,0	41,1±0,1	1,1—26,9	15,3±0,8	2,1—28,2	13,1±0,6
1968	25,0—87,0	52,1±0,2	32,0—95,0	57,0±0,2	16,0—70,0	25,9±0,7	6,0—36,0	17,8±0,5
1969	26,0—65,0	41,4±0,2	26,0—85,0	48,2±0,1	10,0—47,0	26,0±0,5	9,5—41,0	21,8±0,7
1970	25,0—87,0	53,1±0,1	37,0—76,0	55,2±0,1	8,0—52,0	28,0±0,6	11,0—55,0	23,4±0,6
Среднее за 4 года .	12,0—93,0	46,0±0,1	13,0—98,0	50,4±0,1	1,1—70,0	23,8±0,6	2,1—55,0	19,0±0,6
	$НСР_{0,95}=3,12$				$НСР_{0,95}=3,0$			

Таблица 2

Изменчивость структурных признаков сосны обыкновенной в предварительных культурах под пологом березового колка и на межколочном участке (посадка 1964 г.)

Год наблюдений	Длина хвои, *мм*				Прирост в высоту, *см*			
	Лесной колок		Межколочный участок		Лесной колок		Межколочный участок	
	лимиты	$M \pm m$	лимиты	$M \pm m$	лимиты	$M \pm m$	лимиты	$M \pm m$
1967	15,0—60,0	53,1±0,2	10,0—50,0	23,1±0,1	4,0—22,0	11,1±0,7	1,5—33,0	11,8±0,4
1968	35,0—111,0	67,0±0,2	23,0—81,0	49,0±0,2	3,0—26,0	9,5±0,4	3,5—25,0	8,4±0,6
1969	19,0—86,0	53,1±0,1	12,0—65,0	34,2±0,2	4,5—32,5	15,8±0,7	3,0—28,0	10,1±0,5
1970	33,0—100,0	60,4±0,1	22,0—70,0	45,6±0,1	6,0—39,0	23,4±0,8	8,0—48,0	22,8±0,7
Среднее за 4 года .	15,0—111,0	58,4±0,1	10,0—81,0	38,0±0,2	3,0—39,0	15,0±0,6	1,5—48,0	13,3±0,6
	$НСР_{0,95}=7,6$				$НСР_{0,95}=2,9$			

Таблица 3

Изменение длины хвои сосны обыкновенной в зависимости от количества выпавших осадков, *мм*

Годы	Осадки, *мм*	Березовый колок	Свежая вырубка	Межколочный участок
1966—1967	270	53,1±0,1	37,2±0,1	23,1±0,1
1967—1968	376	67,1±0,2	52,1±0,2	49,0±0,2
1968—1969	354	53,1±0,1	41,4±0,2	34,2±0,2
1969—1970	456	60,4±0,1	53,1±0,1	45,6±0,1

рост и развитие древесных растений в начале следующего года, до конца вегетационного периода данного года. В результате наметилась четкая тенденция зависимости увеличения длины хвои от количества выпавших осадков (табл. 3).

Коэффициент изменчивости колебался от 16 до 41%, достоверность выводов доказана ($t>3$), а точность показателей многолетнего полевого опыта лежит в пределах от 1 до 5%.

Из табл. 4 видно, что на межколочном участке вес хвои больше на 47,3%, охвоенность верхушечных побегов — на 24%. Это, вероятно, связано со световым режимом. Наблюдаемые годичные колебания по этим показателям, а также по количеству боковых побегов в мутовке предшествующего года связаны не только с метеорологическими условиями, но и, очевидно, с изменениями физиологического состояния самих сосенок, особенно вегетативных почек.

* * *

1. Под пологом березового колка с полнотой 0,5 создаются более благоприятные лесорастительные условия для роста и развития сосны обыкновенной в первые годы после посадки по сравнению с межколочным участком и свежими вырубками.

Таблица 4

Характеристика вегетативных органов сосны обыкновенной в различных экологических условиях

Показатель	Березовый колок		Межколочный участок	
	1969 г.	1970 г.	1969 г.	1970 г.
Вес 100 шт. хвоинок, *г*	0,813	1,550	1,575	2,290
Охвоенность верхушечных побегов, *шт*/10 *см*	97	92	144	104
Количество боковых побегов в мутовке предшествующего года, шт. .	9	4	9	5

2. Условия внешней среды сильно влияют на структурные признаки сосны обыкновенной. В условиях свежих вырубок на солодях высота сосны на 21,5% ниже, а длина хвои на 8,7% больше, чем на серых лесных почвах. Однако длину хвои нельзя считать комплексным индикатором лесорастительных условий. Последнее объясняется тем, что с увеличением длины хвои (на 34,9%) под пологом леса уменьшается ее вес (на 47,3%) и охвоенность главного побега текущего года (на 24%).

3. Наблюдается зависимость длины хвои от количества выпадаемых осадков за промежуток времени от позднелетне-осеннего периода предыдущего года до конца вегетационного периода данного года.

ЛИТЕРАТУРА

Альбенский А. В. Селекция древесных пород и семеноводство. М. — Л., Гослесбумиздат, 1959.

Вересин М. М. Лесное семеноводство. М. — Л., Гослесбумиздат, 1963.

Дворецкий М. Л. Практическое пособие по вариационной статистике. Йошкар-Ола, 1961.

Демидовская Л. Ф. Колочные леса Северного Казахстана, их типы и особенности возобновления. Автореф. канд. дисс. Алма-Ата, 1961.

Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., «Колос», 1965.

Мамаев С. А. Вариации сосны обыкновенной по окраске генеративных органов и их коррелятивные связи с морфологическими признаками деревьев. — Внутривидовая изменчивость древесных растений. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1965, вып. 47.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. I. Формы изменчивости. — Материалы по внутривидовой изменчивости и систематике растений. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1968, вып. 60.

Меркурьева Е. К. Основы биометрии. М., Изд-во МГУ, 1963.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. — Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., «Наука», 1964.

Пятницкий С. С. Селекция основных лесообразующих древесных пород на Украине. — Лесное хозяйство и промышленное потребление древесины в СССР. Доклады к VI Мировому лесному конгрессу. М., «Лесная промышленность», 1966.

Яблоков А. С. Селекция древесных пород. М., 1962.

Gordon G. The Pinetum. London, 1880.

Schwerin F. Notizen über Coniferen.— Mitt. Dtsch. dendz. Ges., 1906, № 15.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

Ю. Н. ИСАКОВ

ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ ОТНОСИТЕЛЬНОГО УРОВНЯ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ НА ПРИМЕРЕ ЦЕНТРАЛЬНОГО ПРИРОСТА У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Обратную зависимость между изменчивостью признака и уровнем гетерозиготности и прямую — между мощностью дерева и уровнем гетерозиготности отмечают многие исследователи (Лобашев, 1963; Брюбейкер, 1966; Уильямс, 1968; Кушнер, 1969; Шеппард, 1970).

Определение уровня гетерозиготности у сосны обыкновенной мы осуществляли в два этапа:

1. В первом приближении устанавливали характер и направление связи между мощностью дерева и изменчивостью центрального побега.

2. Высчитывали коэффициенты наследуемости и повторяемости прироста у двухлетних сеянцев сосны (полусибсов по матери).

Объектом исследования выбрали постоянный лесосеменной участок сосны в Чебаркульском лесхозе Челябинской области, заложенный в производственных культурах сосны местного происхождения 18-летнего возраста. Местоположение участка ровное. Одинаковый возраст всех деревьев в опыте и примерно одинаковые условия их роста дают основание говорить об элиминации влияния возрастной и о значительном снижении влияния экологической изменчивости. Изменчивость оценивали по коэффициенту вариации (C,%) годичных центральных побегов, которые находились на восходящем участке кривой хода роста по высоте в интервале от 10 до 18 лет. У 108 деревьев сосны измерены высота, диаметр на высоте груди, прирост, диаметр проекции кроны, число шишек. В 1968 г. с плодоносящих деревьев собраны и обмерены шишки. Потомство каждого дерева выращивали отдельно по схеме случайных блоков.

Коэффициенты наследуемости прироста в высоту у двухлеток сосны по полусибсовому потомству определяли несколькими методами (Драгавцев, 1963; Лепер, Никоро, 1966), показатель материнского эффекта (П. М. Э.) — решением системы уравнений вида

$$\left.\begin{aligned} r_{op} &= 0{,}5h^2 \\ r_{HS} &= 0{,}25h^2 + p^2 \end{aligned}\right\},$$

где r_{op}, r_{HS} устанавливали экспериментально, а p^2=П. М. Э. Необходимо отметить, что истинный материнский эффект находится при проведении диаллельных скрещиваний. Данные измерений обрабатывали методами, принятыми в биометрии.

Измерение основных признаков деревьев показало, что, за исключением диаметра на высоте груди, распределение их носит нормальный характер. Непараметрический критерий А. Н. Колмогорова и Н. В. Смирнова вычисляли по формуле $\lambda = \frac{d_{max}}{\sqrt{n}}$ (Лакин, 1968). Однако распределение коэффициентов вариации годичных побегов было явно асимметричным. Его значение при $n=108$ оказалось положительным и равным $A=0{,}655\pm0{,}23$. Лимиты коэффициентов вариации колебались от 6 до 32%. Условно все деревья в опыте были разделены на три группы по уровню изменчивости осевого побега: незначительный (6—15%), средний (16—24%) и сильный (25—32%). Между морфологическими признаками деревьев и коэффициентами вариации годичных побегов у них найдены коэффициенты корреляции и корреляционные отношения (табл. 1).

Существующая между степенью изменчивости и длиной побега отрицательная зависимость носит более общий характер, о чем свидетельствуют данные С. А. Мамаева и В. М. Яценко (1968) по боярышнику сибирскому.

Очевидно, можно ответить на вопрос об относительной гетерозиготности деревьев в опыте, используя коэффициенты наследуемости, которые определяли как для отдельных групп деревьев, предположительно различающихся между собой уровнем гетерозиготности, так и для всех деревьев опыта в целом. В качестве примера ниже приведен расчет коэффициента повторяемости центрального прироста у материнских деревьев сосны.

У групп деревьев со слабой и средней изменчивостью признака в метамерах дерева приросты варьируют значительно меньше, чем в пределах насаждения (табл. 2). Статистически это подтверждено в 99% случаев из 100. У третьей группы деревьев нулевая гипотеза не отвергается, различия между дисперсиями недостоверны, приросты в метамерах дерева варьируют почти так же, как и в насаждении. Коэффициенты повторяемости (H^2) обратно пропорционально зависят от уровня изменчивости центральных приростов.

Данные табл. 3 показывают, что значения некоторых показателей наследуемости выходят за верхний предел, равный единице. Значение материнского эффекта в одном случае отрицательно. Несоответствие между различными оценками генотипа может свидетельствовать о незначительном вкладе в наследование степени аддитивной доли. Обращает на себя внимание

Таблица 1

Зависимость между коэффициентами вариации прироста годичных побегов и другими признаками

Коэффициенты	Высота дерева	Диаметр ва высоте груди	Плодоношение
Корреляции . . .	—0,376±0,083	—0,358±0,084	—0,053*±0,163
Корреляционного отношения . .	0,605±0,061	0,408±0,081	0,317*±0,160

* Показатель недостоверен.

повышение показателя наследуемости $h^2_{r_{повт}}$ с увеличением уровня изменчивости центрального прироста у материнских деревьев. Это может указывать на то, что деревья, объединенные в группы по изменчивости центрального побега, различаются по уровню гетерозиготности. Сходство потомков сосен со

Таблица 2

Дисперсионный анализ изменчивости длины центрального побега у сосны в зависимости от уровня изменчивости

Уровень изменчивости центрального побега у групп деревьев сосны	Изменчивость	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Дисперсия	F	Коэффициент генотипического разнообразия H^2
Слабый (r=6—15%)	Между деревьями	3813	31	123,00		
	Внутри деревьев	8988	224	40,12	3,06* / 1,86	0,205
	Общая	12801	255	—		
Средний (r=16—24%)	Между деревьями	9008	44	204,73		
	Внутри деревьев	32936	315	104,55	1,96 / 1,76	0,107
	Общая	41944	359	—		
Сильный (r=25—32%)	Между деревьями	4526	15	301,73		
	Внутри деревьев	19998	112	178,55	1,69 / 1,75	0,079
	Общая	24524	127	—		

* В числителе — F фактическое, в знаменателе — F табличное при 1%-ном уровне значимости.

Таблица 3

Коэффициенты наследуемости и повторяемости центральных приростов у деревьев сосны, различающихся уровнем изменчивости центрального побега

Уровень изменчивости центрального прироста у материнских деревьев	Показатели наследуемости в узком смысле				H^2	П.М.Э.
	$h^2_A 2r$	$h^2_A 2R$	h^2_A 4HS	$h^2_{r_{повт}}$		
Слабый	1,568	0,243	1,124	0,232	0,205	—0,111
Средний	0,498	0,051	0,780	0,312	0,107	0,073
Сильный	0,544	0,092	2,696	0,724	0,079	0,538
Для популяции в целом	0,672	0,022	1,304	0,447	—	0,16

слабоизменчивым признаком (гетерозиготных по большему числу аллелей) гораздо меньше ($h^2_{r_{повт}} = 0{,}232$), чем в группе менее гетерозиготных деревьев, где $h^2_{r_{повт}} = 0{,}724$. В таком случае с уменьшением уровня гетерозиготности материнских деревьев должен возрастать удельный вес значения материнской наследственности в потомстве. Вычисленные значения показателя материнского эффекта подтвердили это.

Показатели наследуемости для популяции и для ее составных частей (см. табл. 3) могут сильно различаться. Если это подтвердится дальнейшими опытами, необходимо будет дифференцированно подходить к выбору методов селекции даже в пределах популяции. Очевидно, плюсовые деревья обладают большей степенью гетерозиготности, тогда как минусовые (деревья, возникшие в результате близкородственного скрещивания или самоопыления) являются «более» гомозиготными. Сходные взгляды высказывают Винцент (Vincent, 1967), Н. А. Картель и Е. Д. Манцевич (1970).

Таким образом, предпринята попытка подойти к изучению у сосны обыкновенной относительного уровня гетерозиготности такого признака, как прирост в высоту, используя данные, полученные на многих видах животных и растений о связи между изменчивостью признака особи и уровнем гетерозиготности ее по данному признаку, а также коэффициенты наследуемости прироста в широком и узком смысле.

Данные нашего опыта не противоречат гипотезе, согласно которой деревья сосны, имеющие более низкий коэффициент изменчивости центрального прироста, относятся к особям гетерозиготным по большему числу активных аллелей, и наоборот. Дальнейшие исследования помогут выявить и уточнить другие генетические моменты у сосны, а также выбрать оптимальную схему селекции для конкретного случая.

ЛИТЕРАТУРА

Брюбейкер Дж. Л. Сельскохозяйственная генетика. М., 1966.

Драгавцев В. А. Феногенетический анализ изменчивости в растительных популяциях. — Вестн. АН Казах. ССР, 1963, № 10.

Кушнер Х. Ф. Генетическая природа гетерозиса.— Проблемы зоотехнической генетики. М., «Наука», 1969.

Картель Н. А., Манцевич Е. Д. Генетика в лесоводстве. Минск, «Наука и техника», 1970.

Лепер П. Р., Никоро З. С. Генетико-математические основы оценки племенных качеств животных. Новосибирск, «Наука», 1966.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., «Высшая школа», 1968.

Лобашев М. Е. Генетика. Л., Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1963.

Мамаев С. А., Яценко В. М. Изменчивость некоторых количественных признаков боярышника сибирского, произрастающего в восточной части Челябинской области. — Материалы по внутривидовой изменчивости и систематике растений. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1968, вып. 60.

Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. М., «Колос», 1968.

Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М., «Просвещение», 1970.

Vinsent G. Selekce v lesnich porostech a jeji geneticke podklady.— Lesnicky časopis, 1967, № 4.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

М. В. КРУКЛИС

ХАРАКТЕРИСТИКА КАРИОТИПОВ НЕКОТОРЫХ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ ЭВОЛЮЦИЕЙ

Общепризнано, что кариотип вида является сравнительно постоянным признаком. В связи с этим кариологические данные (число, морфология и поведение хромосом) наряду с результатами классических морфолого-географических исследований все чаще приобретают значение систематического критерия при выяснении спорных вопросов таксономии и филогении. Изучение кариотипов позволяет во многих случаях вскрыть генетические механизмы эволюционного процесса. Особое внимание уделяется исследованию хромосомного полиморфизма, роли кариотипических изменений в процессе видообразования.

Многочисленными исследованиями установлено, что голосемянные, и в частности хвойные, характеризуются постоянством хромосомных чисел и значительным однообразием морфологии хромосом (K. Sax, H. Sax, 1933; Flory, 1936; Darlington, Wylie, 1955; Khoshoo, 1961, и др.). Исключение составляет сем. *Podocarpaceae* (Hair, Beuzenberg, 1958). Здесь наблюдается значительная вариабельность в числе хромосом, обусловленная, по-видимому, типичными робертсоновскими изменениями с центромерной ассоциацией или диссоциацией хромосом.

Большинство родов сем. *Pinaceae* имеют гаплоидное число хромосом ($n=12$), за исключением *Pseudotsugo* ($n=13$) и *Pseudolarix* ($n=22$) (Durrieu-Vabre, 1958; Mergen, 1961). С учетом такой стабильности числа и морфологии хромосом сем. *Pinaceae* — сложный и специфичный объект при сравнительно-кариологических исследованиях.

В данной статье рассмотрены кариологические особенности одного вида ели (*Picea obovata* Ldb.) и четырех видов лиственницы (*Larix sibirica* Ldb., *L. czekanowskii* Sz., *L. dahurica* Turcz., *L. leptolepis* Gord.). Полученные результаты подтверждают единообразие числа и строения хромосом у изученных видов *Picea* и *Larix*. Они согласуются также с опубликованными данными по кариологии этих родов (K. Sax, H. Sax, 1933; Santamour, 1960; Morgenstern, 1962; Šimak, 1962, 1964, 1966; Burley, 1965, и др.).

При изучении кариотипа *Picea obovata* установлено, что он характеризуется постоянным гаплоидным числом хромосом, равным 12; девять хромосом (I—IX) изобрахиальные и три — гетеробрахиальные. Согласно величине индекса центромеры хромосомы I—VI можно рассматривать как метацентрические, хромосомы VII—X — как субметацентрические. Наиболее четко гетеробрахиальность выражена у хромосом XI и XII, которые могут быть отнесены к группе субакроцентрических. Точно идентифицировать гомологичные пары в группе мета- и, частично, субметацентрических хромосом ели сибирской нельзя вследствие незначительных различий как по длине хромосом этой группы, так и по величине их центромерного индекса. В этих группах при распределении хромосом по принципу уменьшения их относительной (а также абсолютной) величины вполне возможны перестановки хромосом местами. У субметацентрических (IX и X) и субакроцентрических (XI и XII) хромосом можно постоянно индивидуализировать (т. е. опознать) каждую пару гомологов безошибочно, поскольку они существенно различаются по сочетанию основных параметров (относительной длине и индексу центромеры).

В группе метацентрических наблюдаются вторичные перетяжки. Наиболее часто их имеют II и III хромосомы. Эпизодически вторичные перетяжки можно встретить и у других хромосом изобрахиальной группы.

По основному хромосомному набору ель сибирская сходна с другими видами *Picea*. Кариологическая характеристика известна примерно у 20 видов этого рода (Santamour, 1960; Morgenstern, 1962; Burley, 1965 и др.). Но кариотип ели сибирской отличается от описанных кариотипов других видов тем, что хромосомные наборы многих особей *P. obovata* включают добавочные хромосомы (В-хромосомы). О встречаемости В-хромосом в кариотипах хвойных и других классов голосемянных в литературе данных не было. Только в 1970 г. появилась работа, в которой сообщается о В-хромосомах у *Sequoia sempervirens* (Saylor, Simans, 1970). В то же время у многих видов печеночников, мхов и покрытосемянных добавочные хромосомы отмечались давно (A. Löve, D. Löve, 1948; Darlington, Wylie, 1955; Battaglia, 1964; Müntzing, 1966; Blondon, 1968).

Кариологическое исследование ели сибирской показало, что 25—30% растений имеют добавочные хромосомы. У растений с одной, двумя и тремя добавочными хромосомами в кариотипе, произрастающих в одной и той же популяции, каких-либо фенотипических различий пока не выявлено. Тем не менее малое участие в исследуемых популяциях особей с двумя и тремя добавочными хромосомами в кариотипе (3—4%) предполагает неблагоприятное влияние их на жизнедеятельность организма — в результате естественного отбора это приводит, вероятно, растения с таким кариотипом к элиминации.

P. obovata часто рассматривается как более древний вид по сравнению с *P. abies* (L.) Karst., и возможно, что последняя возникла от *P. obovata* (Сукачев, 1938; Горлова и др., 1958). Имеется и другое предположение, что евразиатские ели филогенетически имеют один возраст (Зайков, 1968). В целом хронологический возраст рода *Picea* очень велик.

Присутствие в кариотипе В-хромосом у некоторых видов, например у *Secale* и *Poa* (Nygren, 1957; Müntzing, 1958), может показывать примитивность вида или расы. Если провести подобную аналогию и для видов *Picea*, то можно полагать, что наибольшая частота встречаемости добавочных хромосом будет наблюдаться у восточноазиатских видов, где, вероятно, находится центр происхождения почти всех хвойных (Li, 1953), и в частности *Picea* (Wright, 1955). Но для видов *Picea*, произрастающих в данном районе (*P. koyamai* Shirasawa, *P. asperata* Master, *P. jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr. и др.), пока известны только хромосомные числа $n=12$ (Santamour, 1960).

О филогенетической классификации видов *Picea* нет до сих пор единых согласованных представлений. Палеоботанические материалы в комплексе с данными ботанико-географических исследований еще во многих случаях не в состоянии установить и объяснить филогенетические связи между видами. Более того, часто трудно отличить примитивные признаки от прогрессивных и проследить происхождение и эволюцию последних. Возможно, что обнаружение В-хромосом в кариотипе одного из представителей хвойных позволит в дальнейшем более углубленно познать филогенетические особенности рода *Picea*.

Кариологическое исследование *Larix sibirica, L. czekanowskii, L. dahurica* и *L. leptolepis* показало, что гаплоидное число их хромосом равно 12. Шесть из них (I—VI) — метацентрические (или изобрахиальные), остальные шесть (VII—XII) — субакроцентрические (или гетеробрахиальные). В пределах каждой из этих двух групп достоверная идентификация хромосом затруднительна, поскольку относительная длина их и индекс центромеры варьируют незначительно и их величины в отдельных случаях могут перекрываться значениями этих параметров соседних хромосом. Исключение составляют хромосомы, имеющие какие-либо дополнительные, отличающие их характеристики, например, наличие вторичных перетяжек.

Шесть хромосом лиственницы сибирской относятся к группе метацентрических и шесть — субакроцентрических. Встречаемость вторичных перетяжек приурочена в основном к III—IV метацентрическим хромосомам; в группе субакроцентрических вторичные перетяжки не наблюдаются. Наши данные, полученные при исследовании кариотипа *L. sibirica*, сходны с ранее опубликованными результатами Шимака (Šimak, 1964) для этого вида.

Для кариотипа лиственницы даурской характерны шесть

крупных метацентрических хромосом (I—VI) и шесть меньших по величине субакроцентрических (VII—XII). Вторичные перетяжки локализуются наиболее часто на коротких плечах III—IV и на длинном плече VII, чего не наблюдается у лиственницы сибирской.

У хромосомного набора лиственницы Чекановского (естественного гибрида между лиственницей сибирской и даурской) выявить какие-либо специфические видовые отличия не удалось. Для одних особей характерен кариотип *L. sibirica*, для других — кариотип *L. dahurica*. Изучение кариотипической изменчивости *L. czekanowskii* показало, что потомство от одного дерева при свободном (неконтролируемом) опылении может быть представлено как особями с кариотипом, характерным для *L. sibirica*, так и особями с кариотипом *L. dahurica*.

Исследование кариотипа *L. leptolepis* по числу хромосом, их относительной длине, центромерному индексу, встречаемости и локализации вторичных перетяжек выявило его сходство с кариотипом *L. sibirica*.

Говорить более определенно о подобии или различии изученных кариотипов лиственниц пока нельзя. Вполне вероятно, что у этих видов имеются и другие кариологические отличия, как, например, различная общая длина диплоидного (или гаплоидного) набора хромосом и, соответственно, различия по количеству ДНК в ядре. Поэтому в дальнейшем необходимы более тонкие и точные морфометрические исследования хромосом с обязательным привлечением данных других методов кариологического анализа.

Проведенное изучение хромосомных наборов лиственниц сибирской, Чекановского, даурской и японской показывает их значительное сходство по количеству, относительной величине и морфологии хромосом. Возможно, что это является отражением их тесной взаимосвязи, которая проявляется также в значительном сходстве внешней морфологии растений этих видов и в легкой скрещиваемости их при естественной и искусственной гибридизации. Например, по наблюдениям Н. В. Дылиса (1961), в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке явные межвидовые гибриды отмечаются при контакте ареалов сибирской и даурской, даурской и курильской, даурской и приморской лиственниц.

Анализируя данные, полученные по кариологии рода *Larix*, исследованные виды можно условно разделить на три группы:

1. *L. griffithiana*, в кариотипе которой имеется только одна хромосома со вторичной перетяжкой (III или IV).

2. *L. leptolepis, L. sibirica* и *sukaczewii* — более часты две хромосомы со вторичной перетяжкой (III—IV).

3. *L. dahurica* и *L. decidua*, у которых вторичные перетяжки можно наблюдать у трех хромосом (III—IV и VII).

Сходство кариотипов изученных видов, по-видимому, нельзя

объяснять только родственными связями, поскольку они относятся к различным сериям (Сукачев, 1924), т. е., возникнув от одного общего предка, эти виды лиственниц на каком-то этапе филогенетического развития дивергировали. Это позволяет предполагать, что такое сходство кариотипов некоторых видов *Larix*, географически изолированных и отличающихся соответственно по ряду эколого-морфологических признаков, свидетельствует о параллельной изменчивости их по кариотипическим признакам.

Являются ли вторичные перетяжки хромосом хвойных примитивным структурным признаком кариотипа или признаком более совершенным, приобретенным в процессе эволюции, неизвестно. Рассматривая проблему эволюции хромосом простейших, Х. Рис. (цит. по Райкову, 1967), например, считает более примитивными генетические системы, у которых отсутствуют продольная дифференциация центромеры, вторичные перетяжки и т. д. Вероятно, есть подобные (а может быть, и противоположные) данные и для генетических систем растений.

Если допустить, что наличие вторичных перетяжек у рода *Larix* — прогрессивный структурный признак хромосом, то *L. griffithiana* необходимо будет рассматривать как филогенетически самый древний вид, *L. leptolepis, L. sibirica* и *L. sukaczewii* — как филогенетически более специализированные виды, а *L. dahurica* и *L. decidua* — как наиболее молодые среди группы кариологически исследованных видов *Larix*.

Как уже отмечалось, центром происхождения большинства хвойных является, вероятно, юго-восточная Азия (Li, 1953; Florin, 1963, и др). Однако точно неизвестно, какими путями шло расселение видов рода *Larix* из центра происхождения в Северную Азию, Европу и Северную Америку и в какой геологический период это происходило. Вполне вероятно, что *L. griffithiana*, один из наиболее южных видов лиственниц со сравнительно ограниченным ареалом в Гималаях, является также и одним из наиболее древних видов этого рода. Современные ареалы *L. leptolepis. L. sibirica* и *L. sukaczewii* находятся несколько дальше и севернее от своего вероятного центра происхождения.

Зарождение *L. dahurica* как вида происходило в северо-восточной Азии, и дальнейшее ее расселение шло с северо-востока на запад, юго-запад и юг, сопровождаясь оттеснением *L. sibirica*, ранее занимавшей эту область. Предполагается, что ареал *L. dahurica* продолжает увеличиваться и в настоящее время, что свидетельствует о прогрессивности и молодости этого вида. *L. decidua* — наиболее удаленный от центра происхождения европейский вид *Larix*. И как вид, сформировавшийся вдали от центра происхождения прародительской формы, он также, по-видимому, может быть отнесен к молодому, филогенетически продвинутому.

Таким образом, кариотипические особенности изученных видов рода *Larix* в некоторой степени согласуются с вероятными филогенетическими связями, существующими между этими видами. Однако для более определенного установления подобных взаимосвязей необходим всесторонний цитогенетический анализ структуры популяций многих видов *Picea* и *Larix*, а также и других хвойных. При этом желательно знать изменения в строении хромосом, которым они подвергаются в ходе эволюции. В настоящее время многими исследователями констатируется, что эволюция кариотипа может идти как в направлении увеличения асимметричности хромосом, так и в обратном направлении (Левитский, 1937; Чуксанова, 1969; Krith, 1970, и др.).

В каком же направлении идет процесс изменения хромосом в эволюции хвойных, и в частности у Pinaceae? Это семейство включает девять родов. Распределив их по степени увеличения асимметричности кариотипов, получим следующий ряд: *Pinus* (12 изобрахиальных хромосом или 11 изобрахиальных и 1 гетеробрахиальная), *Cedrus* (соответственно 11 и 1), *Tsuga* (9 и 3), *Picea* (9 и 3), *Abies* (7 и 5), *Larix* (6 и 6), *Pseudotsuga* (5 и 7), *Pseudolarix* (2 и 20).

Если придерживаться точки зрения, что преобладание изобрахиальных (мета- и субметацентрических) хромосом в кариотипе данного семейства характеризует примитивные виды, а преобладание гетеробрахиальных (субакро- и акроцентрических) свойственно более молодым видам (а это является более вероятным для сем. *Pinaceae*), то хромосомные наборы видов *Pinus* и *Cedrus* должны рассматриваться как наиболее примитивные в этом семействе, а кариотипы *Larix, Pseudotsuga* и *Pseudolarix* — как более дифференцированные. Однако делать какие-либо определенные выводы о примитивности или молодости того или иного вида или рода только на основании данных кариологии нельзя. Для таких выводов необходимо знание других биологических особенностей анализируемых групп растений, как, например, по анатомии, эмбриологии, биохимии и т. д.

Учитывая, что кариологический анализ в большинстве случаев может быть ключом к установлению возможных направлений эволюционного процесса и быть также дополнительным аргументом при изучении таксонов, систематическое положение которых неясно, то желательно расширение исследований по кариологии древесных видов, цитогенетические особенности которых пока изучены очень слабо.

ЛИТЕРАТУРА

Горлова Р. Н., Сукачев В. Н., Чижиков Н. В. Новые данные о флоре неоплейстоцена. — Докл. АН СССР, 1958, т. 123, № 5.

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Зайков Г. И. К филогенезу и географии ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). — Изв. Омского отд. Всесоюз. геогр. о-ва, 1968, вып. 9.
Левитский Г. А. Очерк генетической цитологии. — Теоретические основы учения об изменчивости. Пособие по селекции, вып. 1. М., 1937.
Райков И. Б. Кариология простейших. М., «Наука», 1967.
Сукачев В. Н. К истории развития лиственниц. — Лесное дело. М. — Л., «Новая деревня», 1924.
Сукачев В. Н. История растительности СССР, т. 1. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1938.
Чуксанова Н. А. Об изменчивости величины и формы хромосом в эволюции покрытосемянных растений. — Цитология, 1969, т. 11, № 7.
Battaglia E. Cytogenetics of B-chromosomes.— Caryologia, 1964, vol. 17, N 1.
Blondon F. Les chromosomes B ou chromosomes accessoires.— Bull. Ecole nat. super. agron. Nancy, 1968, vol. 10, № 2.
Burley J. Karyotype analisis of Sitka spruce, *Picea sitchensis* (Bong.).— Carr. Silvae Genetica, 1965, Bd 14, H. 4.
Darlington C. D., Wylie A. P. Chromosome atlas of flowering plants. London, 1955.
Durrieu-Vabre. Chromosomes de Pseudotsuga Douglasii Carriere.— C. R. Acad. Sci., 1958, vol. 246, N 26.
Florin R. The distribution of conifer and taxad genera in time and space.— Acta Horti Bergiani, 1963, vol. 20, N 4.
Flory W. S. Chromosome numbers and phylogeny in the gymnosperms.— J. Arnold Arboretum, 1936, vol. 17.
Hair J. B., Beuzenberg E. J. Chromosomal evolution in the Podocarpaceae.— Nature, 1958, vol. 181.
Keith J. Chromosome changes in plant evolution.— Taxon, 1970, vol. 19, N 2.
Khoshoo T. N. Chromosome numbers in Gymnosperms.— Silvae Genetica. 1961, Bd 10, H. 1.
Li H. L. Present distribution and habitats of the conifers and taxads.— Evolution, 1953, vol. 7.
Löve A., Löve D. Chromosome numbers of Northern plant species. Reykjavik, 1948.
Mergen F. The chromosomes of Pseudolarix amabilis. Cytologia, 1961, vol. 26, N 2.
Morgenstern E. K. Note on chromosome morphology in *Picea rubens* Sarg. and *Picea mariana* (Mill.).— P. S. P. Silvae Genetica, 1962, Bd 11, H. 5, 6.
Müntzing A. A new category of chromosomes.— Proc. Intern. Congr. Genet., 1958, vol. 1.
Müntzing A. Accessory chromosomes.— Bull. Bot. Soc. Bengal, 1966, vol. 20, N 1.
Nygren A. *Poa timoleontis* Heldr., a new diploid species in the section Bolbophorum A. and Gr. with accessory chromosomes only in the meiosis.— Kungl. Lantbrukshogskolans Ann., 1957, vol. 23.
Santamour F. S. New chromosome counts in Pinus and *Picea*.— Silvae Genetica, 1960, Bd 9, H. 3.
Sax K., Sax H. Chromosome number and morphology in conifers.— J. Arnold Arboretum, 1933, vol. 14.
Saylor L. C., Simons H. A. Karyology of *Sequoia sempervirens*: karyotype and accessory chromosomes.— Cytologia, 1970, vol. 35, N 2.
Šimak M. Karyotype analysis of *Larix decidua* Mill. from different provenances.— Medd. fran Statens Skogsforskningsinstitut, 1962, N 51.
Šimak M. Karyotype analisis of Siberian larch (*Larix sibirica* Ldb. and *Larix Sukaczewii* Dyl.).— Studia Forestalia Suecica, 1964, N 17.
Šimak M. Karyotype analisis of *Larix Griffithiana* Carr.— Hereditas, 1966, vol. 56, N 1.
Wright J. W. Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy.— Forest Sci., 1955, vol. 1, N 5.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

Л. И. МИЛЮТИН

ИНТРОГРЕССИВНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ ЛИСТВЕННИЦ СИБИРСКОЙ И ДАУРСКОЙ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

Интрогрессивная гибридизация в природе впервые описана американским генетиком Андерсоном (Anderson, Hubricht, 1938). Стеббинс (Stebbins, 1967) определял ее как перенос генетического материала сквозь неполно развитые межвидовые барьеры, обычно через частично стерильные F_1 гибриды, посредством повторяющегося обратного скрещивания и отбора хорошо адаптированных типов обратного скрещивания.

Интрогрессивная гибридизация возможна только в той части географического ареала вида, которая перекрывается частью ареала близкородственного вида, и только тогда, когда условия среды обеспечивают в экологической нише преобладание интрогрессивных типов. Это преобладание, как правило, наблюдается не в стабилизированных условиях произрастания исходных видов, а в сильно нарушенных (под воздействием антропогенных, климатических и других факторов).

Естественная гибридизация лиственниц сибирской и даурской освещалась в работах многих исследователей, среди которых прежде всего следует назвать Н. В. Дылиса (1947, 1959, 1961). Впервые этот процесс описан как интрогрессивная гибридизация Е. Г. Бобровым (1961).

Наши исследования интрогрессивной гибридизации сибирской и даурской лиственниц проводились главным образом в Прибайкалье и Забайкалье, где проанализировано 24 древостоя указанных видов и 41 гибридное насаждение лиственницы Чекановского. Исследованиями охвачены и некоторые другие районы, в частности в бассейнах рек Подкаменной и Нижней Тунгуски (профили Байкит — Суринга, Ванавара — Чемдальск — Угоян, Туруханск — Большой Порог), а также четыре насаждения лиственницы юго-западной Якутии (по материалам, присланным Б. А. Карпелем). Всего изучено 79 популяций [1], из которых детально проанализировано 36, в том числе 13 гибридных популяций лиственницы Чекановского.

[1] Здесь и далее в тексте термином «популяция» обозначаются локальные или местные популяции в понимании К. М. Завадского (1968).

Методика анализа подробно описана нами ранее (Милютин, Круклис, 1968). Применяли метод гибридных индексов и другие приемы «полиграфического анализа» гибридных популяций (Anderson, 1949). В наших исследованиях указанная методика была дополнена: вычисляли не только суммарный индекс каждой особи, но и средний индекс популяции. Подобный прием использовался ранее зоологами (Sibley, 1950, цит. по Майру, 1968). Применение средних индексов популяций позволило в числовых величинах отразить степень развития гибридизационных процессов в каждой популяции, что облегчило сравнение их между собой. По нашему мнению, средние индексы могут быть использованы не только при изучении процессов естественной гибридизации, но и при исследовании межпопуляционной изменчивости «чистых» видов.

Интрогрессивная гибридизация лиственниц сибирской и даурской имеет некоторые особенности, характерные для данных видов. Контакт ареалов этих лиственниц и зона их гибридизации протяженностью около 3000 *км* — от правобережья низовьев р. Енисея до Монголии. Очевидно, и исходные виды, и образуемый ими гибридный цикл на этом огромном расстоянии неоднородны — различаются по своей экологии, морфологии и т. д. Это сказывается и на особенностях гибридизационного процесса. Поэтому необходимо учитывать, что применение метода гибридных индексов должно ограничиваться определенным крупным регионом (Прибайкалье и Забайкалье, Средне-Сибирское плоскогорье и т. д.), а не распространяться на всю зону гибридизации. Например, разработанная для условий Забайкалья шкала гибридных индексов непригодна для бассейна р. Подкаменной Тунгуски, так как размеры шишек сибирской лиственницы здесь значительно меньше, чем в Забайкалье. Следует отметить, что зона гибридизации в южной части имеет ширину 150—200 *км* и более, а в северной (бассейны рек Подкаменной и Нижней Тунгуски) лишь 50—100 *км*. По нашему мнению, более узкая полоса гибридизации на севере объясняется как особенностями биологии лиственницы в этих районах (более редкое плодоношение, худшее качество семян и т. д.), так и, главным образом, меньшей нарушенностью экологических ниш под влиянием антропогенных факторов.

По исследованиям Н. В. Дылиса (1959), сибирская и даурская лиственницы выходят на стык своих ареалов по строго определенным в экологическом отношении местообитаниям: сибирская — по теплым сухим, даурская — по более холодным, сырым. Этот вывод Н. В. Дылиса подтвердился лишь для районов Забайкалья. В более северных районах указанная закономерность проявляется иначе.

В зоне гибридизации на северо-западном побережье Байкала наши исследования (Коропачинский, Милютин, 1964) подтвердили отмеченную для данного района особенность взаимоотно-

шений исходных видов лиственниц (Сукачев, Поплавская, 1914). При продвижении на юго-запад вдоль Байкала в верхнем и среднем поясе гор незначительно преобладает лиственница даурская и близкие к ней гибриды. Лиственница сибирская, наоборот, получает преимущество при продвижении на северо-восток в нижних частях склонов и прибрежных участках. Указанную закономерность можно наблюдать лишь при изучении состава популяций лиственницы на обширной территории. Насаждения же, расположенные в непосредственной близости друг от друга (например, на рядом лежащих склонах разной экспозиции), не имеют резких отличий и не отражают закономерные связи между условиями роста и характером гибридов, которые отметил Н. В. Дылис (1959) в Забайкалье.

В бассейнах Подкаменной и Нижней Тунгуски экологические особенности лиственниц сибирской и даурской проявляются в том, что граница ареалов этих видов почти совпадает с пределами распространения сплошной вечной мерзлоты с небольшими островами талого грунта (Милютин, Кутафьев, 1967). И в Забайкалье граница сибирской лиственницы в значительной степени совпадает с пределами островного распространения многолетней мерзлоты мощностью не менее 20 *м* («Атлас Забайкалья», 1967). Это, по-видимому, объясняется не только экологическими особенностями данных видов, но и путями их эволюции, связанными в прошлом с процессами оледенения.

В связи с экологическими особенностями лиственниц сибирской и даурской необходимо коснуться еще одного вопроса. Нередко в литературе взаимоотношения каких-либо двух видов описывают по-разному: одни авторы характеризуют их как естественную гибридизацию, другие — как постепенную, так называемую клинальную изменчивость, соответствующую изменениям условий среды.

Не рассматривая данный вопрос в целом, следует отметить, что у лиственниц сибирской и даурской оба процесса наблюдаются одновременно: естественная гибридизация этих двух экологически различающихся видов идет на фоне клинальной изменчивости ряда признаков — длины шишек, числа семенных чешуй и т. д. Это подтверждается данными об изменчивости этих признаков (Коропачинский, Милютин, 1964).

Характерно, что при гибридизации лиственниц сибирской и даурской интрогрессия особенно отчетливо проявляется в сильно нарушенных местообитаниях. Так, например, два насаждения лиственницы даурской с явными у многих особей признаками сибирской располагались на окраинах сел, где пасли скот. По-видимому, на отдельных локальных участках происходит как интрогрессия даурской лиственницы в зону сибирской, так и обратный процесс. Но в целом, как показывают литературные материалы и наши данные, в зоне контакта даурская лиственница имеет ряд преимуществ: чаще плодоносит, имеет лучшее

качество семян, большую устойчивость к суровым условиям среды, и благодаря им в процессе естественной гибридизации с сибирской лиственницей постепенно «оттесняет» последнюю на запад.

Анализ структуры популяций — основной метод изучения процессов интрогрессивной гибридизации, поэтому он занимал важное место в наших исследованиях. Использование метода гибридных индексов позволило детально изучить структуру каждой популяции, которую отображали при помощи блок-диаграмм, диаграмм рассеивания и других приемов «полиграфического анализа». В обобщенном виде структура популяций выражается ее средним индексом.

Популяции лиственниц сибирской, даурской и Чекановского отличаются по встречаемости особей с диагностическими признаками данных видов. В популяциях лиственницы сибирской, например, чаще встречаются особи с крупными опушенными шишками и т. д. Однако различаются популяции указанных видов и по признакам, которые не считаются диагностическими.

В популяциях лиственниц Забайкалья наблюдается, например, своеобразное распределение деревьев по цвету шишек. В насаждениях сибирской лиственницы зеленошишечные особи встречаются редко, единичными экземплярами, а в некоторых популяциях вообще не были обнаружены; в популяциях даурской они наблюдаются гораздо чаще, составляя в среднем примерно одну четверть всех деревьев (с колебаниями от 12 до 40%). Зеленошишечные деревья лиственницы Чекановского встречаются чаще, чем сибирской, но реже лиственницы даурской.

При изучении опушенности молодых побегов лиственниц Забайкалья не установлено какой-либо закономерности в проявлении этого признака. Голые побеги (в том числе и побеги с очень редкими единичными волосками) встречаются в среднем у 65% деревьев с колебаниями в различных популяциях от 40 до 94%. Для лиственниц Забайкалья в целом характерны молодые побеги светлых тонов. Большое разнообразие окраски позволило разделить ее на три группы: наиболее светлую, переходную и относительно темную. В популяциях даурской лиственницы преобладают особи с побегами более темной окраски (49—95%), деревья со светлыми побегами встречаются редко (0—26%). В популяциях сибирской, наоборот, чаще встречаются особи с побегами светлой окраски (53—94%), а деревья с темными побегами составляют меньшинство (3—24%). В популяциях лиственницы Чекановского четкого распределения деревьев по окраске побегов не наблюдается: темных — 30—82%, светлых — 3—63%. Деревья с побегами, относящимися по окраске к переходной группе, обнаружены в популяциях всех видов и не проявляют какой-либо видовой приуроченности.

По исследованиям в Забайкалье внутрипопуляционная из-

менчивость количественных признаков (длина и ширина шишек, число семенных чешуй, длина хвои и число хвоинок в пучке) характеризуется низким и средним уровнями изменчивости (Мамаев, 1970). Коэффициенты вариации С (в пределах популяции) следующие: длины шишек — 9—18%, ширины шишек — 8—17%, числа чешуй — 8—22%, длины хвои — 5—31%, числа хвоинок в пучке — 7—15%. Изменчивость этих признаков в пределах дерева почти достигает уровня популяционной изменчивости, а коэффициент вариации числа хвоинок в пучке в пределах дерева (10—19%) даже превосходит этот показатель в пределах популяции (7—15%).

Интересно, что изменчивость указанных количественных признаков в популяциях «чистых» видов гибридных популяций лиственницы Чекановского практически одинакова. Повышенная изменчивость (C=5—31%) в гибридных по сравнению с популяциями исходных видов (C=6—14%) обнаружена лишь у длины хвои. Таким образом, в популяциях лиственницы Чекановского некоторые признаки и свойства — длина хвои, период сезонного роста (Баценко и др., 1964) — обладают повышенной изменчивостью, другие же не выходят за пределы изменчивости популяций исходных видов.

Приведенные в статье данные показывают, что исследования процесса интрогрессивной гибридизации лиственниц сибирской и даурской дают важный материал для познания изменчивости, систематики и эволюции этих видов.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Забайкалья. М. — Иркутск, 1967 (ГУГК).

Баценко А. А., Милютин Л. И., Петренко Е. С., Круклис М. В. Динамика сезонного прироста лиственницы в высоту в различных районах Восточной Сибири. — Бот. ж., 1964, т. 49, № 11.

Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири. — Бот. ж., 1961, т. 46, № 3.

Дылис Н. В. Сибирская лиственница. — Материалы к систематике, географии и истории. М., 1947 (МОИП).

Дылис Н. В. О генетико-селекционном и ботанико-географическом значении контакта ареалов лиственниц сибирской и даурской. — Сообщения Ин-та леса СО АН СССР, 1959, вып. 11.

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., «Наука», 1968.

Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Интрогрессивная гибридизация лиственниц сибирской и даурской в южной части их ареалов. — Селекция древесных пород в Восточной Сибири. М., «Наука», 1964.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.

Мамаев С. А. Закономерности внутривидовой изменчивости семейства *Pinaceae* на Урале. Автореф. докт. дисс. Свердловск, 1970.

Милютин Л. И., Круклис М. В. Опыт анализа гибридных популяций лиственницы в Забайкалье. — Лесоведение, 1968, № 3.

Милютин Л. И., Кутафьев В. П. О границе между ареалами лиственниц сибирской и даурской. — Изв. СО АН СССР, серия биол. мед. наук, 1967, вып. 2.

Сукачев В. Н., Поплавская Г. И. Ботанические исследования северного побережья Байкала в 1914 году. — Изв. Академии наук, серия VI, 1914, т. 8, № 17.
Anderson E. Introgressive hybridization. N. Y., 1949.
Anderson E., Hubricht L. Hybridization in Tradescantia. III. The evidence for introgressive hybridization.— Amer. J. Bot., 1938, vol. 25.
Stebbins G. L. Yr. Variation and evolution in plants. N. Y., 1967.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

В. Н. НИКОНЧУК

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ СТРУКТУРЫ ИСКУССТВЕННЫХ И ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЛИСТВЕННИЦЫ СУКАЧЕВА

Важность изучения популяции как основной структурной единицы вида, как формы существования вида, его реакции на условия внешней среды подчеркивали Н. П. Дубинин (1966), К. М. Завадский (1957), А. И. Ирошников (1970), С. А. Мамаев (1965, 1970), Л. Ф. Правдин (1964, 1967), Е. Н. Синская (1948, 1964) и др.

В настоящее время в европейской части СССР и во многих районах за Уралом создаются искусственные лесные насаждения на больших площадях. Древостои искусственного происхождения, как правило, растут лучше естественных и представляют большую ценность для народного хозяйства, однако их строение изучено недостаточно.

Наиболее полно структура природных популяций лиственницы сибирской исследована А. И. Ирошниковым (1970). Автор показал цельность популяции как единого сообщества организмов, дающего нормальные, или близкие к таковым, ряды распределения по многим морфологическим признакам и биологическим свойствам. Это доказывает наличие свободного перекрестного переопыления между различными формами. Наиболее приспособленные к условиям каждой конкретной популяции формы господствуют в древостое.

Мы попытались сопоставить некоторые популяции лиственницы Сукачева по их структуре. Природные популяции лиственницы Сукачева изучали в Веслянском (Пермская обл.) и Верхнекамском (Кировская обл.) лесхозах. Культуры этой природы изучены в Смоленской (Сычевский леспромхоз) и Калужской (Козельский лесхоз) областях (Гроздов, 1936; Гроздов и др., 1935; Моисеев, 1956, 1958; Никончук, 1956; Яблоков, 1934). В таблице приведены данные по одной — двум наиболее характерным пробным площадям в каждом лесхозе. При этом каждый участок культур (пробная площадь) рассматривается как особая популяция.

Число деревьев на пробных площадях колеблется от 50 до 300, в основном около 200. У каждого дерева описаны особен-

Характеристика древостоев лиственницы Сукачева в природных и культурных популяциях

Лесхоз	Заложено проб	№ пробы	Характер участка	Состав	Возраст	$H_{ср}$, м	$d_{ср}$ м	Бонитет, класс	Полнота	Число стволов лиственницы на 1 га
Веслянский	5	1	Сомкнутый разновозрастный древостой	8С1Л1Б	120	19,0	20,0	III	0,6	91
Верхнекамский	5	1	Недоруб лиственницы после выборки сосны	8Л1С1Б	80	20,0	32,0	II—III	0,1	22
Сычевский ЛПХ	8	1	Культуры	10Л+Б	123	35,0	54,3	Ia	0,6	166
		2	Культуры	8Б1Е1Б	68	27,3	30,9	Ia	0,7	312
		5	Аллея	8Ле2ЛС*	68	21,8	45,1	I	0,3	58
Козельский	6	4	Культуры	8Л2Д	68	27,5	37,7	Ia	0,8	213
		6	Аллея	10Л	60	20,0	52,0	I	0,2	45

* Ле — лиственница европейская, ЛС — лиственница Сукачева.

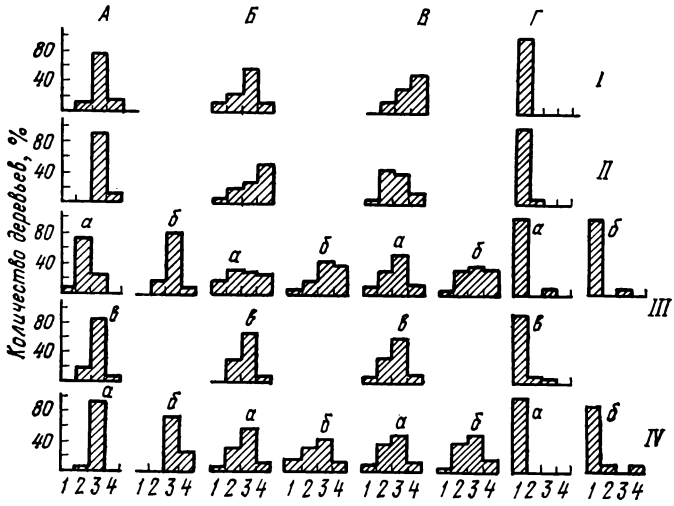


Рис. 1. Распределение деревьев лиственницы Сукачева по архитектонике крон в веслянской (I) и верхнекамской (II) природных и в сычевской (III) и козельской (IV) культурных популяциях

Сычевский леспромхоз: *а* — проба 1, *б* — проба 2, *в* — проба 5; Козельский лесхоз: *а* — проба 4, *б* — проба 6;
Признаки: *А* — угол ветвления (*1* — около 45°, *2* — около 60°; *3* — 80°; *4* — более 90°); *Б* — толщина сучьев (*1* — очень толстые, *2* — толстые, *3* — средней толщины, *4* — тонкие); *В* — густота кроны (*1* — очень плотная, *2* — плотная, *3* — средней плотности, *4* — рыхлая); *Г* — форма кроны (*1* — типичная, *2* — елевидная, *3* — плакучая, *4* — прочие).

ности архитектоники кроны, структура коркового слоя коры, взяты образцы побегов с шишками. В культурах дополнительно описывали фенологическую форму по срокам весеннего распускания почек и осеннего листопада. Более полное обследование деревьев выполнено по архитектонике крон. Этот признак описан для 2500 деревьев в возрасте от 60 до 200 лет, что позволило получить достоверные оценки соотношения отдельных форм в насаждении. Характеристика архитектоники крон включает следующие категории признаков:

1. Форма кроны. Разделена на два типа — типичную, елевидную (Дылис, 1961), и плакучую.
2. Угол отхождения сучьев от ствола — четыре типа.
3. Толщина сучьев — четыре типа.
4. Густота кроны — четыре типа.

Небольшое количество легко различаемых типов в каждой категории позволило с достаточной точностью определить их в натуре и получить ряды большой численности (рис. 1). Из диаграмм встречаемости деревьев с различными углами ветвления видно (см. рис. 1, *А*), что при явном преобладании типов с горизонтальным или близким к таковому ветвлением (баллы *2*

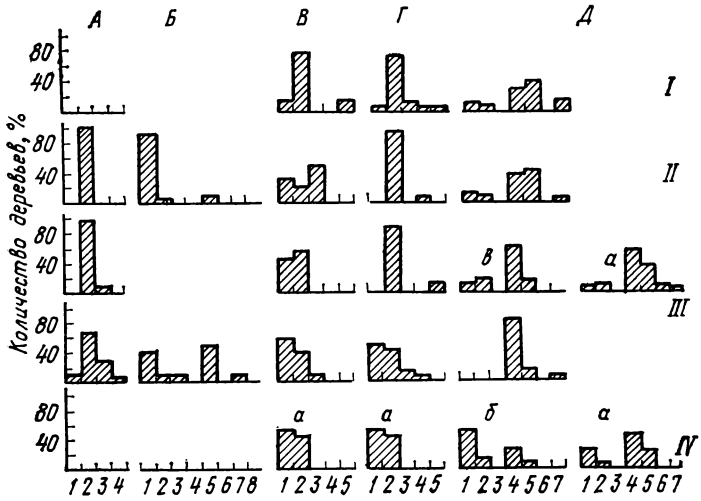


Рис. 2. Распределение деревьев лиственницы Сукачева по морфологическим признакам генеративных и вегетативных органов в веслянской (I) и верхнекамской (II) природных и в сычевской (III) и козельской (IV) культурных популяциях.

Сычевский леспромхоз: *а* — проба 2, *б* — проба 5, *в* — проба 1; Козельский лесхоз: *а* — проба 6, *б* — проба 4.

Признаки: *А* — окраска молодых шишек (*1* — розовая, *2* — зеленая, *3* — бело-зеленая, *4* — белая); *Б* — форма вершины чешуи зрелой шишки (*1* — округлая, *2* — прямо срезанная, *3* — косо срезанная, *4* — широко и сильно выемчатая, *5* — широко и слабо выемчатая, *6* — узко и сильно выемчатая, *7* — узко и слабо выемчатая, *8* — внезапно суженная); *В* — окраска однолетних удлиненных побегов (*1* — бело-соломенная, *2* — охристая и светло-бурая, *3* — светло-розовая, *4* — темно-розовая, *5* — коричнево-розовая); *Г* — опушение однолетних удлиненных побегов (*1* — голые, *2* — длинные, редко расположенные волоски, *3* — небольшие участки коротких волосков, *4* — густое опушение в нижней и редкое (или голые) в верхней части побега, весь побег густо опушен короткими волосками); *Д* — тип строения коркового слоя коры (*1* — широкогребенчатая, *2* — узкогребенчатая, *3* — толстокорая, *4* — широкочешуйчатая, *5* — узкочешуйчатая, *6* — ольховидная, *7* — сосновидная).

и *3*) как в природных, так и в культурных популяциях можно встретить в сомкнутых культурах отдельные деревья с ветвями, направленными косо вверх, тогда как в древостоях меньшей густоты их нет. Наличие таких деревьев свидетельствует не только о зависимости строения кроны от густоты древостоя, но и о различном происхождении культур. Сравнение аллейных и сомкнутых посадок дачи Грязна (Козельский лесхоз) и дачи Загон (Сычевский леспромхоз) сходного возраста показывает, что в редких аллеях ветви деревьев сильнее отвисают книзу, а кроны первого типа совсем не встречаются.

Распределение деревьев по толщине сучьев (см. рис. 1, *Б*) также не всегда соответствует нормальному. Последнее наблюдается лишь на Весляне и в культурах дачи Грязна. Верхнекамская лиственница, растущая в смешении с сосной, разно-

возрастна, и в ее популяциях преобладают деревья с тонкими ветвями. Сомкнутые культуры дачи Загон также имеют много тонковетвистых особей. Распределение деревьев по густоте крон (см. рис. 1, *В*) в большинстве случаев близко к нормальному. Резкие отклонения, наблюдаемые в природных популяциях, легко объяснимы: известно, что кроны более молодых деревьев бывают гуще, чем старых. И действительно, в Веслянском лесхозе многие деревья на пробе 1 очень стары и находятся в стадии отмирания, тогда как в Верхнекамском большая часть деревьев энергично растет и имеет компактные плотные кроны. Это и отразилось на структуре приведенных диаграмм (см. рис. 1, *В*, *I* и *II*). Некоторые индивидуальные особенности распределения деревьев по данному признаку в Сычевском леспромхозе (пробы 1 и 2) позволяют предполагать также и возможность влияния происхождения семян. Елевидная и плакучая формы кроны (см. рис. 1, *Г*) чаще проявляются в аллеях и парках. В сомкнутых культурах и природных насаждениях они встречаются редко и не везде.

Изменчивость генеративных и вегетативных органов у лиственницы Сукачева изучали по окраске молодых шишечек в период цветения («Деревья и кустарники СССР», 1949; Дылис, 1947, 1961); по форме вершины семенной чешуи зрелой шишки, окраске и опушению однолетних удлиненных побегов (Дылис, 1961); по структуре коркового слоя коры. У лиственниц европейской, Сукачева и сибирской выделены две основные категории деревьев по плотности корки: а) с рыхлой пробковидной гребенчатой; б) с плотной деревянистой чешуйчатой. К первым отнесены типы с широко- и узкогребенчатой коркой, а также толстокорая и грубокорая формы, ко вторым — типы с широкочешуйчатой, ольховидной, сосновидной, узкочешуйчатой и гладкой коркой.

Изменчивость генеративных органов регистрировалась не везде, но там, где это сделано, видны большие различия в структуре древостоев (рис. 2, *А*). Так, в Верхнекамском лесхозе (проба 1) все цветущие деревья имели зеленые шишечки, тогда как в культурах дачи Загон на пробе 1 все деревья красношишечные, на 2-й — только зеленые и единично бело-зеленые, на 5-й (Дугинская аллея) встречаются шишечки четырех оттенков, но преобладают зеленые. Значит, семена для старых и более молодых посадок в даче Загон получены из разных мест. Данные А. И. Ирошникова (1970) показывают, что природные популяции лиственницы сибирской также очень неоднородны по данному признаку, что дает возможность использовать его для уточнения происхождения старых культур.

Из морфологических признаков строения зрелых шишек рассматривался лишь один — форма вершины семенной чешуи (см. рис. 2, *Б*). Из восьми типов, выделенных Н. В. Дылисом (1961), в Верхнекамском лесхозе встречены лишь три, тогда

Рис. 3. Распределение деревьев лиственницы Сукачева по фенологическим формам в культурах Сычевского леспромхоза Смоленской области.

I — проба 1, II — проба 2, III — проба 5. Признаки: *А* — осеннее пожелтение листьев (*1* — очень раннее, *2* — раннее, *3* — среднее, *4* — запаздывающее, *5* — позднее); *Б* — весеннее распускание листьев (*1* — раннее, *2* — позднее).

как в Дугинской аллее пять таких типов при иной частоте их встречаемости. Этот признак также можно использовать при диагнозе происхождения культур. Окраска и опушение однолетних удлиненных побегов довольно изменчивы, и соотношение форм по этому признаку различно на всех пробах (см. рис. 2, *В* и *Г*). В аллеях преобладают деревья с побегами белосоломенной окраски, а в культурах дачи Загон и естественном древостое на Весляне — охристые. В насаждениях Верхнекамского лесхоза имеются деревья с побегами обеих этих категорий, но преобладают особи с розоватой окраской. Из шести типов опушения побегов на Весляне обнаружены пять, в Дугинской аллее — четыре, а на остальных — лишь по два. Здесь также проявляется резкая индивидуальность каждой популяции по встречаемости и соотношению разных форм, причем пределы изменчивости в природных и культурных популяциях примерно одинаковы.

Структура коркового слоя коры (см. рис. 2, *Д*) зависит от многих факторов, в том числе от возраста и густоты древостоя. Так, в молодых и средневозрастных насаждениях лиственницы можно встретить деревья с ольховидной корой, а в перестойных — сосновидной. В сходных по возрасту и происхождению древостоях и редких аллеях гребенчатокорые и чешуйчатокорые типы распределяются по-разному — в густом древостое процент деревьев с гребенчатой пробковидной коркой несколько выше. Вместе с тем наблюдаются и значительные расхождения в соотношении типов коры вне зависимости от перечисленных выше причин. Так, на Козельском участке доля гребенчатокорых особей значительно выше, чем на Сычевском, Веслянском и Верхнекамском. Наличие редко встречаемой толстокорой формы в составе лиственничников Верхней Камы — важный структурный признак.

Лиственница Сукачева не имеет четко выраженных фенологических форм, однако распускание и осеннее пожелтение листьев, цветение и созревание шишек у разных деревьев проходят не одновременно. При этом соотношение частоты встречаемости по данным признакам подчиняется закону нормального распределения. Это можно наблюдать на примере соотношения осенних феноформ по пожелтению листьев, учтенного методом однократной оценки деревьев в середине развития фенофазы в культурах Сычевского леспромхоза (рис. 3, *А*).

* * *

1. Культурные популяции лиственницы Сукачева не беднее природных по формовому составу.

2. В структуре природных и культурных популяций встречаются отличительные признаки, индивидуально присущие каждой из них и пригодные для определения происхождения культур. Это окраска женских шишечек во время цветения, форма чешуй зрелых шишек, окраска и опушение удлиненных побегов, наличие в древостое елевидных и плакучих форм по кроне и толстокорой формы.

ЛИТЕРАТУРА

Гроздов Б. В. Лиственницы Западной области. М., Гослестехиздат, 1936.

Гроздов Б. В. и др. Экзоты Западной области, сб. 2. Смоленск, 1935 (ЗОНИ).

Деревья и кустарники СССР, т. 1. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1949.

Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., «Наука», 1966.

Дылис Н. В. Сибирская лиственница. М., 1947 (МОИП).

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Завадский К. М. Перенаселение и его роль в эволюции. — Бот. ж., 1957, № 3.

Ирошников А. И. Структура популяций и селекция древесных растений.— Вопросы лесоведения. Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1970, т. 1.

Мамаев С. А. Вариации сосны обыкновенной по окраске генеративных органов и их корреляционные связи с морфологическими признаками деревьев. — Внутривидовая изменчивость древесных растений. Труды Ин-та биол. Урал. фил. АН СССР, 1965, вып. 47.

Мамаев С. А. Внутривидовая систематика древесных растений и проблемы селекции. — Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, «Карелия», 1970.

Моисеев Р. Г. Опыт создания культур хвойных в Новодугинском лесничестве Андреевского лесхоза Смоленской области. — Труды Брянского лесохоз. ин-та, 1956, т. 7.

Моисеев Р. Г. Опыт создания культур хвойных пород на крупнопылеватых суглинках Новодугинского лесничества Андреевского лесхоза Смоленской области. Автореф. канд. дисс. Л., 1958.

Никончук В. Н. Семенная база для создания культур лиственницы в центральных областях европейской части СССР. — Внедрение лиственницы в лесные насаждения. М., Гослесбумиздат, 1956.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М., «Наука», 1964.
Правдин Л. Ф. Генетика и селекция в лесоводстве. — Лесное хозяйство, 1967, № 11.
Синская Е. Н. Динамика вида. М. — Л., Сельхозгиз, 1948.
Синская Е. Н. Об общих закономерностях эколого-географической изменчивости состава популяций дикорастущих и культурных растений. — Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1964, т. 36, вып. 2.
Яблоков А. С. Культура лиственницы и уход за насаждениями. М., Гослестехиздат, 1934.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

Е. Г. ОРЛЕНКО

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДОВ РАННЕЙ ДИАГНОСТИКИ В ИССЛЕДОВАНИЯХ НАСЛЕДСТВЕННЫХ СВОЙСТВ ЛЕСНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

В селекционном фонде Белорусской ССР насчитывается 1460 плюсовых деревьев и 782 *га* плюсовых насаждений сосны, ели, дуба и осины. В начале работ по отбору плюсовых деревьев сосны обыкновенной за эталон была взята узкокронная форма. Однако дальнейшие исследования показали, что в сосняках Белоруссии ширококронные сосны не только не уступают узкокронным, но в ряде случаев значительно обгоняют их в приросте, особенно по диаметру, а также имеют более высокие показатели объемного веса древесины. В связи с этим в плюсовом фонде ширококронная форма сосны составляет около 38%.

Группа плюсовых елей представлена различными формами по окраске и строению семенных чешуй шишек, типу строения кроны и коры. Наибольший процент деревьев составляют различные комбинации щетковидно-гребенчатых елей, которые, как правило, имеют лучшие показатели роста по высоте и диаметру по сравнению с деревьями с плоским типом ветвления кроны. По характеру строения семенных чешуй плюсовые ели представлены вариациями формы *Picea excelsa:* var. *acuminata* (72,6%), *P. excelsa* var. *europaea* (24,3%) и var. *obovata* (3,1%).

Категория плюсовых деревьев осины состоит из быстрорастущей, гнилеустойчивой зеленокорой формы. Плюсовые деревья дуба не отбирали, и в селекционный фонд эта порода включена в составе плюсовых насаждений (девять участков общей площадью 77,4 *га*).

Отбор плюсовых деревьев — первый этап в общем комплексе работ, направленных на повышение продуктивности будущих насаждений. Последующий (важный и трудоемкий) этап — испытание выдающихся деревьев с целью установления их наследственных свойств. Еще Н. И. Вавилов (1935) обращал внимание селекционеров на то, что под одинаковой внешностью фенотипов могут скрываться различные генотипы, и поэтому после фенотипического отбора необходим генетический анализ. Этот анализ в лесном хозяйстве сопряжен с определенными трудностями, так как у лесных древесных пород многие призна-

ки и свойства начинают проявляться только через несколько лет и даже десятилетий. Литературные данные (Rhomeder, 1961; Lücke, 1963) свидетельствуют о том, что от лучших деревьев не всегда можно ожидать хорошего потомства. В связи с этим у всех растений, отбираемых по внешнему виду, необходима проверка генетических возможностей и нормы реакции на окружающую среду.

Обычно селекционные работы выполняются на больших территориях, и отбираемые растения разделены огромными расстояниями. Это затрудняет объективную оценку каждого дерева. Поэтому при селекции желательно, чтобы потомства различных материнских деревьев выращивали на одном участке и сравнивали по целому ряду морфологических признаков и биологических свойств.

С этой целью в 1966 г. лесоводы Белоруссии приступили к исследованию генетических свойств плюсовых деревьев сосны и ели, зачисленных в республиканский селекционный фонд. Сравнение проводили с соответствующими показателями у смежных с плюсовыми средних деревьев из одних и тех же насаждений. В зависимости от плодоношения шишки с некоторых деревьев отстреливали дважды и даже трижды в разные годы с тем, чтобы проследить влияние отцовских компонентов на генотип материнского дерева, поставленного на проверку наследственных свойств.

У каждого дерева изучали характер и пределы изменчивости шишек, семян, крылаток и однолетних сеянцев, выращенных из этих семян на селекционном питомнике. При анализе более чем десяти тысяч шишек не удалось установить существенной разницы в морфологических признаках этих шишек, а также в свойствах семян у различных хозяйственных категорий деревьев. Сеянцы от плюсовых и средних деревьев имели близкие показатели роста в высоту. В то же время наблюдалась зависимость между ростом однолетних сеянцев сосны и ели и весом 1000 штук семян, из которых они были выращены. Однако на втором году жизни эта связь ослабевает и в возрасте 4—5 лет она исчезает.

Зависимость роста однолетних сеянцев от веса семян трудно использовать при селекционном отборе материнских деревьев сосны и ели, дающих быстрорастущее потомство. Это обусловлено, во-первых, тем, что быстрорастущие плюсовые деревья, как правило, имеют мелкие шишки с семенами, не превышающими по своим показателям семена средних деревьев в насаждении и, во-вторых, тем, что крупные семена обеспечивают быстрый рост растениям только в первые один — три года жизни. Это заставляет проводить многолетние наблюдения за потомством плюсовых деревьев на специальных «воспитательных» плантациях, которые были заложены в Белоруссии в период с 1966 по 1970 г. на 8 *га*. Плантация сосны заложена в Ленинском лес-

хозе (Гомельская обл.) в типе условий произрастания B_2 на площади 5,4 *га*, а ели — в Осиповичском лесхозе (Могилевская обл.) в типе условий произрастания B_3 на площади 2,6 *га*. На этих плантациях в двух-трехкратной повторности высажено свыше 36 тысяч растений от 1303 плюсовых и для сравнения смежных с ними средних деревьев из 74 лесхозов.

На плантациях ежегодно наблюдали за ростом потомства по высоте, срокам вегетации, морфологическим особенностям испытываемых растений в сравнении с материнскими деревьями. Установлено, что у сосны обыкновенной в четырехлетнем возрасте 20,5% саженцев от плюсовых и средних деревьев имели одинаковый прирост по высоте, 49,9% плюсовых превышали средние и 29,6% отставали от них. У ели обыкновенной в пятилетнем возрасте саженцы от материнских плюсовых деревьев росли в большинстве случаев (74,0%) несколько лучше средних, с незначительным превышением по высоте.

Наиболее показательно в раннем возрасте сравнение роста потомства не отдельных деревьев, а популяций в целом. Так, на плантации сосны самыми быстрорастущими оказались саженцы, выращенные из семян плюсовых деревьев, отобранных в южных районах БССР (51—53° с. ш.), т. е. близких по географическому происхождению к месту заложения плантации. По мере удаления источника семян от нее высота растений заметно снижается, одновременно ухудшается и качественное состояние саженцев. Так, если сосны, выращенные из семян южного происхождения, имеют до 60% быстрорастущих особей, то у потомства северных экотипов эта категория деревьев представлена только 19%. Количество медленнорастущих сосен увеличивается в обратном порядке примерно в четыре раза.

Сопоставление данных роста потомства ели из различных географических широт произрастания материнских деревьев не дало такой разницы, которая была подмечена для сосны. Некоторая разница в высоте саженцев обнаружена при сравнении потомства различных форм ели обыкновенной. Наилучшие показатели роста (с превышением до 15%) имели на воспитательной плантации саженцы *P. excelsa* var. *europaea* по сравнению с *P. excelsa* var. *acuminata*.

Данные измерений высоты саженцев на плантациях не всегда точно отражают характер роста того или иного потомства, так как средние показатели обычно сглаживаются значительными колебаниями показателей индивидуумов в пределах потомства одного дерева. Кроме того, отдельные плюсовые деревья дали неудовлетворительное потомство по сравнению с генотипами средних деревьев из определенных популяций. В то же время даже по результатам четырехлетних наблюдений удалось найти генотипы, показатели которых свидетельствуют о перспективности размножения некоторых плюсовых деревьев с целью повышения продуктивности лесов.

Данные дисперсионного анализа* диагностики быстроты роста генотипов сосны и ели на «воспитательных» плантациях

Фактор	*F* фактическое	
	для сосны	для ели
Быстрота роста		
Географическое происхождение семян	191,80	4,19
Хозяйственная категория материнских деревьев	1,32	0,37
Длина хвои	21,40	11,36
Размеры верхушечных почек	19,20	15,04
Число верхушечных почек	14,55	5,36
Размеры побегов в мутовке последнего года	10,85	3,62
Сроки заложения верхушечных почек	9,24	—
Сроки разверзания верхушечных почек	6,03	—
Ядерно-плазменное отношение	8,34	17,36
Вязкость цитоплазмы	7,16	8,00
Иммунитет		
pH клеточного сока	36,20	—
Вязкость цитоплазмы	8,82	—

* *F* табличное равно 5,32 при $P = 0,05$ и 11,26 при $P = 0,01$.

Использование методов ранней диагностики и математического анализа при оценке наследственности плюсовых деревьев позволило установить высокую зависимость быстроты роста саженцев сосны и ели на «воспитательных» плантациях от целого ряда морфологических признаков и биологических свойств (см. таблицу).

Длиннохвойные саженцы сосны с числом верхушечных почек свыше пяти, с ранними сроками их разверзания и поздними сроками заложения, с более длинными боковыми побегами оказались на плантации более быстрорастущими по сравнению с короткохвойными позднорастущими особями с ранними сроками заложения мелких немногочисленных верхушечных почек. У ели скорость роста связана с окраской и длиной хвои: самым быстрорастущим оказалось светлохвойное потомство с длинной хвоей.

При анализе быстроты роста ели и сосны в зависимости от размеров верхушечных почек, вязкости цитоплазмы и ядерно-плазменного отношения установлено, что растения с высокими показателями этих свойств характеризуются интенсивным ростом. От вязкости цитоплазмы зависит и иммунитет растений. Выявлена также высокая дисперсия между иммунитетом сосны против соснового вертуна и побегов вьюна и pH клеточного сока — понижение кислотности у саженцев. По таким показателям ранней диагностики, как количество и размеры смоляных ходов, влажность хвои побегов, содержание в них свободной

воды, на материале четырехлетнего потомства положительных результатов не получено.

В связи с тем, что в первые годы жизни потомства плюсовых деревьев на «воспитательных» плантациях не всегда можно уловить существенную разницу в росте и по другим показателям в сравнении со средними генотипами, в 1970 г. проведена специальная бонитировка генотипов по трехбалльной шкале учета быстроты роста, устойчивости против неблагоприятных факторов внешней среды, вредителей и болезней, количества и размеров почек, длины и угла отклонения боковых побегов от центрального стволика и длины хвои. С помощью ЭВМ «Наири» подсчитана наследуемость признаков каждого дерева, селекционная разница и возможное генетическое улучшение при размножении деревьев в будущем. Выявлено свыше 100 плюсовых деревьев сосны и ели с выдающимся потомством. В отдельных случаях наследуемость плюсовых деревьев составляла свыше 80%, а вычисленный коэффициент возможного генетического улучшения достигал для ели 27%, для сосны — 13%.

Таким образом, с помощью существующих методов ранней диагностики и математического анализа можно ускорить сроки испытания плюсовых деревьев в отношении наследуемости их продуктивности. К сожалению, число таких деревьев пока составляет около 13%. Однако следует отметить, что с возрастом растений сосны и ели на «воспитательных» плантациях увеличивается и число потомств плюсовых деревьев с интенсивным ростом. Так, в 1968 г. на плантации сосны зарегистрировано только 2,5% быстрорастущих саженцев, в 1969 г. — 11,6%, в 1970 г. — 13,1%.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. Теоретические основы селекции растений, ч. 1. М., 1935.

Lücke H. Sind gute Phänotypen bessere Vererber als schlechte? Eine Untersuchung bei Pinus silvestris.— Silvae Genetica, 1963, vol. 12, N 2.

Rhomeder E. Das Problem der Erkennbarkeit überdurchschnittlicher Wuchsveranlagung am Phänotyp der Mutterbäume.— Forstws. Gentralbl, 1961, Bd 80.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

П. П. ПОПОВ

О ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЕЛИ В УСЛОВИЯХ ПРЕДУРАЛЬЯ

В Пермской области ареалы ели европейской *Picea abies* (L.) Karst. и сибирской *P. obovata* Ledeb. совмещаются, в связи с этим наблюдается большое разнообразие промежуточных форм как результат естественной гибридизации и многократного расщепления в процессе эволюции гетерозиготных форм этих видов (Теплоухов, 1872; Сукачев, 1938; Данилов, 1943; Коновалов, 1951; Юргенсон, 1958; Панин, 1959; Мамаев, 1965; Карпенко, 1968; Мамаев, Некрасов, 1968). Если восточная граница промежуточных форм ели до некоторой степени ясна (Мамаев, Некрасов, 1968), то восточные рубежи ели европейской почти не изучены. Цель данной работы — продолжить изучение изменчивости ели в Предуралье.

Исследования проведены в лесхозах Красновишерском, Соликамском, Чусовском, Лысьвинском, Кунгурском, Кишертском, Сивинском, Октябрьском, Куединском Пермской области. Пробные площади (всего 31 шт.) заложены в основных типах ельников: разнотравном, кисличнике, черничнике, крупнопапоротниковом, липняковом, приручьевом, долгомошниковом. Описано 11 068 деревьев ели со второго класса возраста по восьмой. Более подробно охарактеризовано и использовано для различных исследований 3034 модельных дерева. Цифровой материал обрабатывали обычными методами вариационной статистики (Леонтьев, 1966).

В районе исследования наблюдается большое разнообразие елей по размерам шишек и форме семенных чешуй. Шишки ели европейской длиной 10—13 *см* и шириной 3—4 *см*. Верхний край семенных чешуй вытянут в виде острого угла, неправильно-зубчатый, чешуйки кожистой консистенции. Шишки этого типа встречаются редко (до 2—3% деревьев) в южной половине области. Шишки ели сибирской мелкие (5—7,5 *см*), овально-цилиндрической формы. Чешуйки широкие, по верхнему краю закругленные, цельнокрайние или со слабо выраженной зубчатостью, иногда слегка волнистые. Это самый распространенный вид в северной половине области (до 90%), меньше (до 21%) — в юго-западных районах.

Вариации шишек промежуточных форм ели можно объединить в 11 наиболее характерных типов, которые в свою очередь могут быть разделены на две группы. В одну группу включены вариации шишек, ближе стоящие к типичной *P. obovata* по форме семенных чешуй и размерам шишек. Они могут быть условно названы как *P. obovata* Ledeb. var. *uralensis*. Широко распространена эта форма ели в подзоне южной тайги (до 38%), меньше — в северной части области (9%). Вторая группа объединяет типы, ближе стоящие к *P. abies*. Для них более правильное название *P. abies* (L.) Karst. var. *uralensis*, как и была описана эта ель в Пермской области Ф. А. Теплоуховым (1872). Эти вариации ели больше приурочены к юго-западным районам области (до 62%).

Для изучения распространения деревьев с различными типами семенных чешуй в популяции ели использованы образцы шишек с 2734 деревьев. На территории Пермской области преобладает ель сибирская (61%), промежуточные формы составляют около 38%, ель обыкновенная встречается редко (до 2—3%). При анализе видовой структуры популяций ели наблюдается определенная закономерность: постепенное увеличение в составе древостоев промежуточных вариаций и ели европейской в направлении с севера на юг. Так, в северной части области промежуточных вариаций ели около 10% и все они типа *P. obovata* Ledeb. var. *uralensis*, ель сибирская составляет 90% всех деревьев, европейская здесь почти не встречается. В средней части (подзона южной тайги) переходных форм около 38%. В составе этой вариации преобладают (65—85%) шишки уральской формы ели сибирской и только 15—35% соответствуют по определению *P. abies* (L.) Karst. var. *uralensis*. Ель европейская встречается редко (до 1%), а сибирская составляет более 61%. В подзоне широколиственно-хвойных лесов (южная часть) основу популяции составляет ель промежуточных форм (до 62%), в основном *P. abies* (L.) Karst. var. *uralensis*, на долю ели сибирской приходится около 34%, ели европейской — до 4% от общего числа деревьев в древостоях.

Изменяется состав популяций ели и в направлении с востока на запад. Если в центральной части Среднего Урала промежуточных форм ели около 4%, а на западном склоне 23% (Мамаев, Некрасов, 1968), то в 60 *км* западнее их около 28%, а в западных районах области — около половины (49%).

Постепенное увеличение доли промежуточных форм в популяциях ели в направлении с севера на юг и с востока на запад и появление типичной ели европейской свидетельствуют о приближении восточной границы ареала последней, которая, по нашему мнению, проходит в пределах области, только в юго-западной части ее.

Изменчивость средней длины шишек ели прослежена по образцам, взятым со 198 деревьев. Средняя длина шишек ели

сибирской для равнинной части области равна 7 *см*, переходных форм — 8 *см*, ели обыкновенной — 10—11 *см*. Размеры шишек видов и промежуточных форм ели по лесорастительным районам области различны: длина шишек ели сибирской в подзоне средней тайги 6,40 *см*, южной — 6,85 *см*, широколиственно-хвойных лесов — 7,39 *см*; промежуточные формы, соответственно по районам, 6,71; 7,48; 9,08 *см*. Шишки ели европейской в подзоне широколиственно-хвойных лесов имеют длину 10,64 *см*. Различна длина шишек видов и промежуточных форм ели и в пределах лесорастительных районов. В северных районах области это различие выражено в меньшей степени, чем в южных. В подзоне средней тайги длина шишек ели сибирской несущественно отличается ($t=1{,}8$) от ели промежуточных форм. В подзоне широколиственно-хвойных лесов это различие достоверно ($t=3$—4). Шишки промежуточных форм ели Предуралья заметно отличаются от тех же форм на Среднем Урале и его западном склоне (Мамаев, Некрасов, 1968) более крупными размерами (на 14%) и сильнее выраженной дифференциацией по форме семенных чешуй.

Изменчивость морфологических признаков ели в Предуралье присуща всем видам и промежуточным вариациям. При обследовании ельников обращали внимание на следующие морфологические признаки: строение поверхности коры, тип ветвления, форма кроны, цвет молодых женских шишек. Выделены формы ели по коре — гладкокорая, чешуйчатокорая, трещиноватокорая, пластинчатокорая; по ветвлению — гребенчатая, неправильно-гребенчатая, щетковидная, плосковетвистая; по форме кроны — узкокронная, ширококронная, среднеконусовидная; по цвету шишек — красношишечная, зеленошишечная, промежуточная.

В Пермской области наиболее распространена (см. таблицу) ель с щетковидным (43%) и плоским (39%) типами ветвления, с чешуйчатой корой (51%) и промежуточным цветом шишек (48%). Реже встречается ель с гребенчатым и неправильно-гребенчатым типами ветвления (6 и 12% соответственно), гладкой корой (8%) и зеленым цветом шишек (21%). Узкокронная и ширококронная ели единичны (4—6%). Ели с гладкой и трещиноватой корой и гребенчатым типом ветвления чаще встречаются в лучших условиях местопроизрастания. Гладкокорые ели чаще имеют плоский тип ветвления, чешуйчатокорые — щетковидный и плоский, трещиноватокорые — щетковидный, пластинчатокорые — плоский.

Приведенные краткие сведения об изменчивости морфологических признаков ели в Предуралье подтверждают наличие параллельной изменчивости признаков (Вавилов, 1935), в данном случае в роде *Picea*. Указанные морфологические признаки отмечены у ели, произрастающей в других условиях (Гаврись, 1938; Альбенский, 1959, и др.). Таким образом, наличие интрогрессив-

Встречаемость форм ели по строению коры и типам ветвления в Пермской области, %

Группа деревьев	Гладкокорая	Чешуйчатокорая	Трещиноватокорая	Пластинчатокорая	Итого
Гребенчатая	1,0±0,1	1,9±0,2	1,6±0,2	1,2±0,1	5,7
Неправильно-гребенчатая	1,2±0,1	4,8±0,3	3,0±0,3	2,6±0,2	11,6
Щетковидная	2,1±0,2	22,2±0,6	14,5±0,4	4,5±0,3	43,3
Плосковетвистая	3,6±0,3	21,9±0,6	4,5±0,3	9,4±0,4	39,4
Итого.	7,9	50,8	23,7	17,7	100

ной гибридизации обеспечивает большое разнообразие промежуточных вариаций ели сибирской и европейской.

Для решения ряда вопросов внутривидовой систематики ели сибирской и европейской, на наш взгляд, необходимы детальные исследования ели во всем обширном районе северо-востока европейской части СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Альбенский А. В. Селекция древесных пород и семеноводство. М., Гослесбумиздат, 1959.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М. — Л., Сельхозгиз, 1935.

Данилов Д. Н. Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* Link.— Бот. ж., 1943, № 5.

Гаврись В. П. Многоформенность лесных пород и практическое использование ценных форм сосны и ели. — Лесное хозяйство, 1938, № 1.

Карпенко А. С. Формы елей в Удмуртии. — Бот. ж., 1968, т. 53, № 2.

Коновалов Н. А. Деревья и кустарники Урала. Свердловское кн. изд-во, 1951.

Леонтьев Н. Л. Техника статистических вычислений. М., «Лесная промышленность», 1966.

Мамаев С. А. Определитель деревьев и кустарников Урала. Свердловск, 1965 (Урал. фил. АН СССР).

Мамаев С. А., Некрасов М. С. Изменчивость шишек ели в лесах Среднего Урала. — Материалы по внутривидовой изменчивости и систематике растений. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1968, вып. 60.

Панин В. А. Особенности форм ели, отличающихся строением шишек. — Лесное хозяйство, 1959, № 7.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами геоботаники. Л., Гослестехиздат, 1938.

Теплоухов Ф. А. О сибирской ели. — Лесной ж., 1872, вып. 6.

Юргенсон Е. И. Ельники Прикамья и проблемы их возобновления. Пермское кн. изд-во, 1958.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

Ю. Ф. РОЖДЕСТВЕНСКИЙ

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ТАПЕТУМА В МИКРОСПОРОФИЛЛАХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА БОЛОТЕ

Особенности микроспорогенеза и развития мужского гаметофита сосны обыкновенной в различных условиях местопроизрастания изучены недостаточно. Немногочисленны и работы по развитию тапетальной ткани пыльника и семяпочек голосемянных (Francini, 1954; Francini, Maugini, 1964), так как исследования проводятся в основном на покрытосемянных (Turala, 1964; Sciple, Johnson, 1963; Carniel, 1954; Dnyansagar, 1954; Ильина, 1968, и др.). Исследовались в основном вопросы митотической активности ядер, эндомитотического изменения структур, передвижения твердых частиц из плазмы клеток тапетума в центральную клетку архегония и др. Данные о развитии и изменчивости тапетума микроспорофиллов сосны обыкновенной в литературе отсутствуют.

В течение 1969—1970 гг. мы изучали формирование мужских генеративных органов сосны обыкновенной в заболоченном сосняке (тип леса — сосняк багульниково-долгомошниковый). Особое внимание обращали на развитие мужского гаметофита в период мейоза материнских клеток пыльцы. К этому времени ядра значительной части клеток тапетума (44,4%) уже заканчивают последнее митотическое деление и образуют двухъядерные клетки (рис. 1), однако большая половина клеток тапетальной ткани еще одноядерна. Последнее митотическое деление в них проходит одновременно с процессом редукционного деления материнских клеток пыльцы. В течение эквационного деления интенсивность митоза тапетальных клеток резко снижается, достигая минимального значения к моменту образования тетрад микроспор, хотя еще значительная часть (17,8%) тапетальной ткани остается одноядерной (см. рис. 1, *VI*).

Размеры клеток тапетальной ткани в процессе мейотического деления материнских клеток пыльцы сильно увеличиваются (рис. 2), как и у ядра (рис. 3). Различия по данному признаку ясно выступают в отдельные годы (см. рис. 2). Это, вероятно, связано с погодными условиями. В 1969 г. была затяжная, холодная весна, и процесс развития мужских репродуктив-

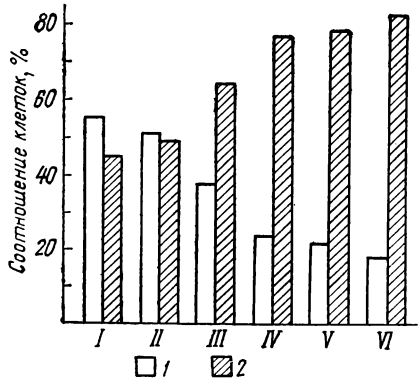


Рис. 1. Число клеток одноядерного (*1*) и двухъядерного (*2*) тапетума в период мейотического деления материнских клеток пыльцы.

I — перед началом мейоза, *II* — профаза редукционного деления, *III* — различные фазы редукционного деления, *IV* — различные фазы редукционного и первые фазы (метафаза II и анафаза II) эквационного делений, *V* — эквационное деление (материнские клетки пыльцы только в фазах II деления), *VI* — образование тетрад.

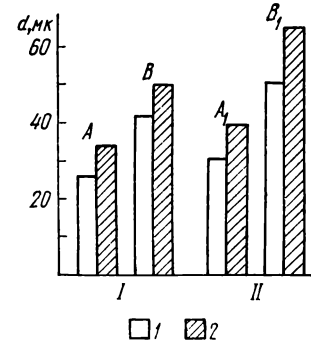


Рис. 2. Размеры клеток одноядерного (*I*) и двухъядерного (*II*) тапетума в начале (*1*) и конце (*2*) мейоза материнских клеток пыльцы (1970 г.).

A, A_1 — меньший и *B*, B_1 — больший диаметр клетки.

Рис. 3. Величина наибольшего диаметра ядер клеток одноядерного (*I*) и двухъядерного (*II*) тапетума в период мейоза материнских клеток пыльцы в 1969 (1) и 1970 (2) годах.

A, A_1 — перед редукционным делением, *B*, B_1 — начало мейоза, *C*, C_1 — конец мейоза.

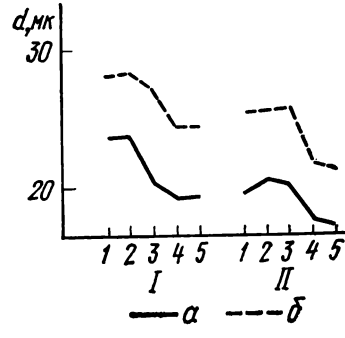


Рис. 4. Динамика размеров ядер клеток одноядерного (*I*) и двухъядерного (*II*) тапетума в различных микростробилах репродуктивной почки.

1—5 — номер микростробила по спирали от основания почки. *а* — меньший и *б* — больший диаметр ядра.

Изменение средних величин объемов ядер тапетальных клеток, *мк*³

Тапетум	1969 г.			1970 г.		
	min	max	max/min	min	max	max/min
Одноядерный . .	1340	4253	3,17	3277	12180	3,72
Двухъядерный . .	718	2062	2,87	1680	6115	3,64

ных почек сосны сдвинулся по сравнению с 1970 г. на две недели. Развитие микроспор замедлилось, поскольку для наступления мейоза требуется определенное количество тепла и, как показали наблюдения, не менее шести дней перед делением должна быть среднесуточная температура выше +10° С. Размеры ядер и клеток по годам варьируют так: в 1969 г. коэффициент вариации большего диаметра ядра двухъядерных клеток равнялся 8,4—12,4%, а в 1970 г. 7,3—17,8%; для одноядерных клеток соответственно 11,6—12,4 и 8,8—17,0%; коэффициент вариации размеров клеток в 1969 г. 6,0—24,8% для большого диаметра одноядерных клеток и 9,5—20,4% — для двухъядерных, а в 1970 г. соответственно 12,2—20,9 и 13,3—17,0%.

В различных микростробилах одной репродуктивной почки клетки и ядра отличаются по размерам (рис. 4). Наиболее крупные ядра находятся в основном во втором микростробиле, если считать от основания почки, в последующих размеры ядер уменьшаются. Амплитуда варьирования признака в разных микростробилах примерно одинакова.

Исследуя тапетум в семяпочках голосемянных, Франчини (Francini, 1954) пришел к выводу, что ядра их могут сливаться, образуя полиплоидные клетки. Это явление наблюдалось и другими авторами на различных объектах. Плоидность ядер в течение дифференцировки тапетума оценивали по размерам (Turala, 1964). Мы вычисляли объемы ядер тапетальных клеток, используя формулу $V = \frac{\pi}{6} A \cdot B^2$, где V — объем, A и B — соответственно больший и меньший поперечники ядра. Обнаружено значительное различие объемов как у одноядерных, так и у двухъядерных клеток (см. таблицу). Разница между минимальными объемами ядер в стробилах, сформировавшихся в неодинаковые по условиям погоды годы (1969 и 1970), достигла 2,3—2,4 раза, а между максимальными соответственно 2,9—3,0. На рис. 5 представлено распределение объемов ядер одноядерных и двухъядерных клеток тапетума по классам в зависимости от объема ядра. Основная масса ядер (83,3%) у одноядерных клеток имеет объем 3—9 тыс. *мк*³, 2% — менее 3 тыс. *мк*³ и более 9 тыс. *мк*³ — 14,7%.

Известно, что между числом хромосом и объемом ядра существует положительная корреляция, хотя увеличение объема не

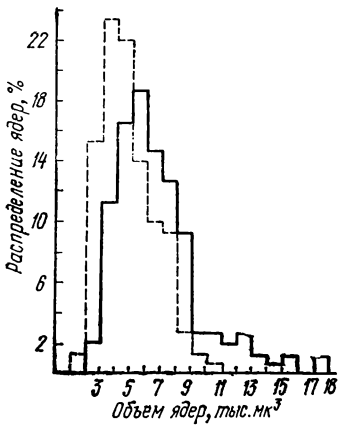


Рис. 5. Распределение объемов ядер клеток одноядерного (*сплошная линия*) и двухъядерного (*штриховая*) тапетума микроспорофиллов сосны обыкновенной.

всегда связано с увеличением числа хромосом. Наличие ядер с объемом более 9 тыс. $мк^3$ с большой вероятностью позволяет предполагать даже при очень активной функциональной деятельности клеток (например, подготовка к делению) проявление полиплоидизации ядер. Двухъядерные тапетальные клетки тоже неоднородны по объемным размерам ядер (см. рис. 5), в количественном отношении (94,0%) преобладают ядра объемом от 2 до 8 тыс. $мк^3$. Объем ядер значительно варьирует: 26,6% — для одноядерных и 33,9% — для двухъядерных клеток. В зависимости от функционального состояния клеток ядра их выглядят рыхлыми, сетчатыми или плотными, более интенсивно окрашенными. По форме ядра чаще овальные, содержат от одного до пяти-шести ядрышек, реже больше. У двухъядерных клеток они не всегда находятся в центре клетки, большая ось их обычно перпендикулярна соответствующей оси клетки. Расстояние между ядрами колеблется от нуля до величины радиуса ядра. Оба ядра клетки одинаковы или различаются по размерам. У сосны, произрастающей на болоте, нередко встречаются клетки тапетума с реституционными, вторично объединяющимися ядрами, иногда четырехъядерные (рис. 6). У некоторых деревьев ядра клеток тапетума слабо окрашиваются ацетокармином и лизируются. В микроспорофиллах с такими отклонениями в развитии тапетальной ткани всегда много невыполненных пыльцевых зерен, в пыльцевых мешках образуется меньшее, чем обычно, количество пыльцы.

* * *

1. Последнее митотическое деление в значительной части клеток тапетальной ткани микроспорофиллов сосны обыкновенной, произрастающей на болоте, проходит в период мейоза материнских клеток микроспор, причем клетки, а также в меньшей степени и ядра тапетума в этот период увеличиваются в размерах.

2. Размеры клеток и ядер сильно изменяются. Так, варьирование объема ядер характеризуется коэффициентами 26,6 и 33,9%, что соответствует повышенному и высокому уровням изменчивости (Мамаев, 1970). Размеры ядер колеблются в зависимости от года наблюдения, а также от расположения микро-

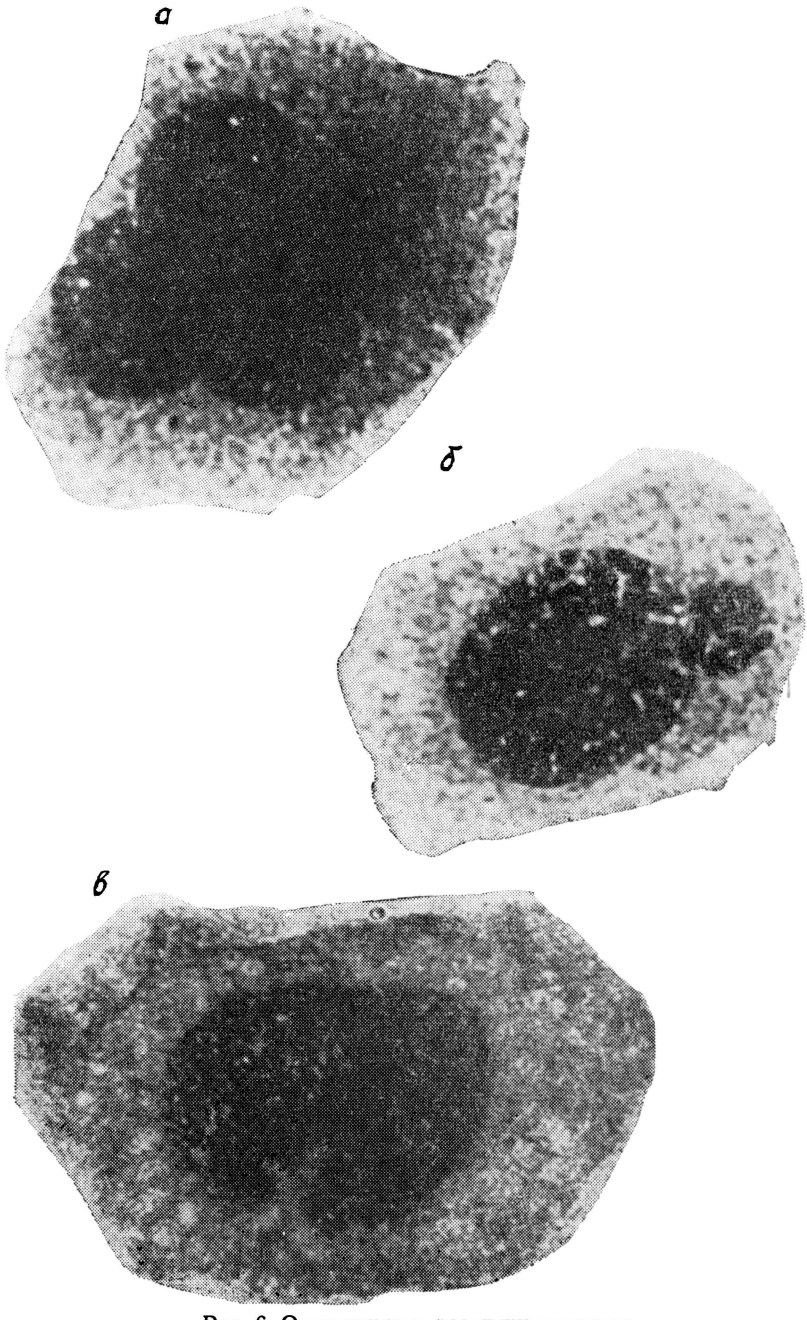


Рис. 6. Отклонения в развитии тапетума.

а — четырехъядерная клетка, *б* — неравномерное распределение ядерного вещества между сестринскими ядрами, *в* — клетка с реституционным ядром.

стробила в почке (они уменьшаются от основания к вершине почки).

3. Тапетальная ткань микроспорофиллов сосны обыкновенной, произрастающей на болоте, имеет некоторую часть клеток с полиплоидизированными ядрами.

ЛИТЕРАТУРА

Ильина Г. М. Об особенностях тапетума у ряда представителей семейства *Papaveraceae* (B. Juss.). — Рефераты докладов Всесоюзной межвузовской конференции по морфологии растений. М., 1968.

Мамаев С. А. Закономерности внутривидовой изменчивости семейства *Pinaceae* на Урале. Автореф. докт. дисс. Свердловск, 1970.

Carniel K. Endomitosen im zellulär-einkernigen Tapetum.— Österr. Bot. Z., 1954, Bd 101, N 4.

Dnyansagar V. R. Behaviour of tapetal cells during microsporogenesis of Adenanthera pavonina Linn.— Current Sci., 1954, vol. 23, № 4.

Sciple R. S., Johnston G. W. Cytology of microsporogenesis in Lathyrus hirsutus L.— Cytologia, 1963, vol. 28, № 4.

Turala K. Studies in endomitotical processes during the differentiation of the tapetal layer of the Cucurbitaceae.— Acta biol. cracov., Ser. bot., 1964, vol. 6, N 1.

Francini E. Il tappeto degli ovuli nelle Gymnospermae.— Atti Accad. naz. Lincei. Rend., Cl. sci. fis. mat. e natur., 1954, vol. 16, N 6.

Francini C. E., Maugini E. Passaggiodi corpi figurati fra cellule del tappeto e cellula centrale nell'archegonio dei pini.— Cariologia, 1964, vol. 17, N 1.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

В. М. РОНЕ

ХАРАКТЕРИСТИКА ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ В ПОТОМСТВЕ ЕЛИ ОБЫКНОВЕННОЙ

При изучении изменчивости ели в естественных популяциях Латвийской ССР установлены закономерности распространения типов ветвления, особенности сроков распускания, окраски и формы семенной чешуи шишек и других признаков на экологическом и возрастном фоне. Основное внимание при этом обращалось на выявление лесохозяйственного значения признаков для определения правил отбора плюсовых деревьев (Ронис, 1966; Веверис, 1970).

Наследование признаков в потомстве ели начали изучать в 1965—1966 гг. Первые опыты были рассчитаны на получение предварительной информации для разработки методики. Этим и объясняется сравнительно небольшой объем опытов — основной материал представлен 24 семьями полусибсов по матерям и 10 клонами. Дополнительно использовано 20 клонов экспериментальной семенной плантации, 14 семей полусибсов и 10 потомств популяций в возрасте до шести лет. Семьи основного опытного материала представлены 130—200, клоны — 35 особями. Объем внутригрупповой выборки меняли в зависимости от изучаемого признака. Схема полевых опытов — рендомизированные блоки в трех-пяти повторностях.

Методику изучения отдельных признаков модифицировали в зависимости от их характера. Прививку сравниваемых клонов проводили на однородном по возрасту, условиям выращивания и происхождению материале подвоев. Перед прививкой определяли размеры подвоев, а также порядок ветвления и размеры привоев для каждого прививаемого экземпляра. При закладке опытов выравнивали все возможные факторы, влияющие на развитие признака у вегетативного и семенного потомства (фон выращивания, сроки проведения прививки, уход и т. п.). Организация опытов с получением данных на 95-процентном уровне достоверности затруднительна, и приходится пользоваться менее строгими критериями.

Биометрическую обработку данных проводили стандартными приемами. Корреляцию r и регрессию b между сравниваемыми категориями определяли по значению признака у роди-

телей и средним значениям у потомства. На основе однофакторных дисперсионных комплексов рассчитан коэффициент внутриклассовой корреляции полусибсов r_1. По r, b и r_1 определен показатель наследуемости.

Следует отметить, что полученные данные не претендуют на обобщенные выводы, но, по нашему мнению, могут представить некоторый методический интерес при исследованиях подобного характера.

Эффективность селекции определяется двумя основными факторами: величиной различий между отбираемыми объектами по данному признаку и его наследуемостью. В табл. 1 приведены данные по внутриклассовой и внутрипопуляционной фенотипической изменчивости изученных признаков, охарактеризованных коэффициентом вариации. Как видно, высота, интенсивность ветвления, период вегетации у ели отличаются выраженной внутриклассовой изменчивостью, которая практически одинакова как для клонов (Кл), так и полусибсов (Пс). Содержание хлорофилла и свойства древесины более стабильны, что указывает на перспективность семейственного отбора на объемный вес древесины и длину трахеид. Для распределения признаков, характеризующих семейства, за исключением сроков окончания прироста и объемного веса древесины, характерна левосторонняя асимметрия A, которая, по Фальконеру (Falconer, 1961), является показателем материнского эффекта в наследовании признака. Отрицательные значения эксцесса E указывают на довольно стабильную плосковершинность у всех признаков, с большими колебаниями у более изменчивых признаков, и свидетельствуют о полигенном характере наследования. Отклонения от нормального распределения существенны только в отдельных случаях для числа боковых веток и окончания прироста.

Установление аддитивной части изменчивости, определяющей эффективность отбора по фенотипу у количественных признаков, требует сравнения родителей и потомства на одинаковом возрастном и экологическом фоне. Для лесных деревьев с их длительным онтогенезом это требование практически неосуществимо. Сравнение разновозрастных родителей и потомков не может дать объективную оценку связи между признаками, поскольку проявление признака меняется на возрастном фоне и на онтогенез особи в лесных условиях действует ряд случайных причин, которые трудно учесть при оценке фенотипа родителей. Нами для определения свойств материнского производителя использовано клоновое потомство, полученное путем прививки. В табл. 2 приведены коэффициенты корреляции (r) и регрессии (b) между генетическими категориями. Внутрипопуляционные показатели связи за отдельными исключениями положительны для всех категорий. Степень связи меняется как у отдельных признаков, так и при различных способах определения. В табл. 3 показана связь между клонами и фенотипом мате-

Таблица 1

Изменчивость признаков ели в четырехлетнем потомстве

Признак	Коэффициент изменчивости C, %				Внутриклассовые показатели Пс по	
	Внутриклассовый		Внутрипопуляционный			
	Кл	Пс	Кл	Пс	*A*	*E*
Высота . .	26—45	15—39; 34—46	13	12; 15	0,02—0,78	0,23—(—1,84)
Срок распускания . .	10—28	35—50	15	23	—0,18—0,94	0,10—(—1,51)
Окончание прироста .	41—80	29—52	25	22	0,05—(—0,59)	—0,18—(—0,84)
Число боковых веток .	34—59	32—62	14	13	0,34—1,84	—0,40—4,38
Длина трахеид . . .	—	6—10	—	2	—0,05—0,53	—0,91—(—1,15)
Объемный вес древесины	—	12—15	—	6	0,04—(—0,41)	0,43—(—1,12)
Содержание хлорофилла	—	—	12	9	—	—

Таблица 2

Связь между признаками у материнских деревьев (М), 4-летних клонов (Кл) и полусибсов (Пс) (n=6—16 пар, $P_{0,05}$=0,71—0,49)

Признак	*r*			*b*		
	М—Кл	М—Пс	Кл—Пс	М—Кл	М—Пс	Кл—Пс
Высота (В*)	0,35	0,42 Отр.	0,40	0,62	0,39 Отр.	0,35
Высота (М**)	Отр.***	0,14 Отр.	0,39	Отр.	0,05 Отр.	0,25
Ранги продуктивности (В) . .	0,51	0,29 0,32	0,61	—	—	—
Ранги продуктивности (М) . .	Отр.	Отр. Отр.	0,26	—	—	—
Срок распускания (В)	—	—	0,54	—	—	0,57
Ранги распускания (В)	0,83	0,92	0,93	—	—	—
Окончание вегетации (В) . . .	—	—	0,49	—	—	0,81
Число боковых веток (В) . . .	—	—	0,28	—	—	5,26
Содержание хлорофилла (В) .	—	—	0,70	—	—	0,47
Длина трахеид (М)	—	0,22	—	—	0,07	—
Объемный вес древесины (М) .	—	Отр.	—	—	—	—

* В — внутрипопуляционные комплексы.
** М — межпопуляционные комплексы.
*** Отр. — межпопуляционные связи отрицательны.

Таблица 3

Рост клонового потомства

Признак	K		K_1			
	О—1966		K_1—1963			
	О	К	$К_1$	А	О*	Т
Средняя высота клонов, %						
4-летних	100	75	100	102	85	84
5-летних	100	73	—	—	—	—
6-летних	—	—	100	92	82	83
Средняя высота материнских деревьев, %	100	100	100	127	147	100
Средний возраст материнских деревьев, лет	88	71	71	61	96	83

* Прививка 1962 г.

ринских деревьев по высоте. Анализ этих данных отчетливо определяет следующие закономерности:

1. При прививке на одном типе подвоев отдельные категории привоев отличаются по величине приростов в высоту, которая не имеет определенной связи с фенотипом материнских деревьев по этому признаку, но отмечается некоторая зависимость от их возраста.

2. На внутрипопуляционном уровне клоны в 3—6-летнем периоде роста сохраняют свое ранговое распределение при значительном выравнивании различий между средними высотами клонов с увеличением возраста.

Таблица 4

Наследуемость признаков в 4-летнем потомстве ели

Признак	r_1		h^2		
	Кл	Пс	по r Кл—Пс	по b Кл—Пс	по r_1
Высота (В) . . .	0,11±0,020	0,21±0,005	0,80	0,70	0,84
Высота (М) . . .	0,15±0,022	0,16±0,006	—	—	—
Срок распускания (В)	0,38±0,022	0,18±0,0003	1,08	1,14	0,72
Окончание вегетации (В)	0,10±0,026	0,23±0,014	0,98	1,62	0,96
Число боковых веток (В)	0,08±0,023	0,03±0,0002	0,56	—	0,12
Длина трахеид (М)	—	0,34±0,029	—	—	1,36
Объемный вес древесины (М) . .	—	0,09±0,034 0,30±0,016	—	—	0,80
Содержание хлорофилла (В) . .	—	—	1,40	1,94	—

В качестве генотипической характеристики изменчивости (табл. 4) использованы показатели наследуемости по корреляции и регрессии признака у материнского дерева и средним для потомства и внутриклассовой корреляции полусибсов, по Снедокору (цит. по Гинзбург, 1969). Поскольку генетическая принадлежность клонов неясна, для них приведен коэффициент внутриклассовой корреляции.

Теоретически ковариансa родитель — потомки $Cov_{op}=1/2V_A$, ковариансa полусибсов $Cov_{hs}=1/4V_A$ (без взаимодействия локусов); $2Cov_{op}=4Cov_{hs}$ или $2r=4r_1$, т. е. h^2 по r равен h^2 по r_1.

По данным табл. 4 как будто отсутствует материнский эффект для быстроты роста, вместе с тем выполняется одно требование, необходимое для оценки объективности этих показателей. Однако показатель наследуемости полусибсов по r_1 (Weber, 1967) колеблется от 0,04 до 0,4. Для определения причины отклонения полученных показателей наследуемости от нормы, а также от концепции С. А. Петрова и В. А. Драгавцева (1969) о влиянии материнского эффекта, были проанализированы их возрастные изменения, а также реакция генотипов на экологические условия в границах данного эксперимента. Выяснилось, что в известных пределах изменения экологического фона семейства одинаково реагируют на это изменение, что увеличивает показатель наследуемости.

С возрастом степень связи между клонами и полусибсами возрастает. Генотипическое разнообразие полусибсов (табл. 5) за 4-летний период роста характеризуется относительной стабильностью, сохраняя в 4-летнем возрасте высокие показатели генотипического разнообразия из-за материнского эффекта (ME), и аналогичной реакцией полусибсов одной семьи на экологические условия — компонентой экологической дисперсии V_{Ec} (Falconer, 1961), действующей на уровне групповых средних и характеризующей корреляцию генотипа и среды. У объектов с отсутствием материнского эффекта (клонов и популяций), представленных средним образцом потомков различных матерей, генотипическое разнообразие с возрастом уменьшается или не проявляется. Установление аддитивной доли изменчивости, очевидно, требует учета ME и VE_c. Структура ковариансы родитель — потомки, предложенная В. А. Драгавцевым (1969), приобретает в данном случае вид: $Cov_{op}=1/2V_A+Cov_{ME}+Cov_{VEc}$. Исходя из выявленных закономерностей проявления признаков в клоновом потомстве, сравнение клонов и полусибсов допустимо для материнских деревьев одной популяции. Для выравнивания различий между особями одного клона рекомендуется прививку проводить черенками одного порядка ветвления ввиду того, что в клоновом потомстве ели до 5-летнего возраста сохраняется влияние топофизиса. Прививки всех сравниваемых клонов должны проводиться на одинаковом материале подвоев.

Возраст, лет	Клоны			
	В	В	М	М
1	0,26±0,021	—	0,25±0,022	—
2	—	—	—	—
3	—	—	—	—
4	0,11±0,020	0,08±0,006	0,15±0,022	0,33±0,006
5	0,04±0,013	—	0,15±0,027	—
6	—	0,04±0,006*	—	0,38±0,058

* $F_{факт} \angle F_{табл.}$

Учитывая известную стабильность генотипических различий между семействами полусибсов и связь средних показателей полусибсов и клонов с фенотипом материнских деревьев, мы склонны считать, что фенотипический отбор в пределах популяций, как исходной единицы отбора, даже при отсутствии аддитивной доли изменчивости может обеспечить улучшение потомства по быстроте роста, а также получение потомства с желаемым проявлением сроков распускания. В последнем случае возможно влияние только аддитивных факторов на наследование, если сроки цветения и распускания взаимосвязаны.

Отбор по одному признаку без учета других может привести к нежелательным результатам, и оценка перспективности отбора требует изучения связи между ними. На нашем экспериментальном материале с использованием некоторых данных для естественных популяций установлено, что величина прироста в высоту положительно коррелирует у отдельных особей со сроками окончания прироста и интенсивностью ветвления. Связь между приростом и длиной вегетационного периода по средним значениям семейств не выражена — преимущества по быстроте роста могут определяться как более длинным периодом вегетации, так и более интенсивным темпом роста. Быстрый рост особей константно связан с уменьшением объемного веса древесины. Быстрорастущие семейства и клоны в изученном возрасте отличаются более поздними сроками распускания. По данным Вейса и Гофмана (Weiss, Hoffmann, 1969) и А. Л. Вевериса (1970), в Латвийской ССР на дальнейших этапах роста возможно превосходство именно особей, семейств и популяций с ранними сроками распускания. Следовательно, если в молодом возрасте отбираются потомства с более интенсивным ростом, в состав отобранных не включаются потомства с ранними сроками распускания, потенциально обладающие быстрым темпом роста, но дающие древесину с меньшим объемным весом и вместе с тем пониженным выходом целлюлозы.

Таблица 5

внутриклассовой корреляции высот

Полусибсы					Популяции
В	В	М	М	М	
0,12±0,004	0,54±0,003	0,19±0,005	0,17±0,001	0,20±0,001	—
—	—	—	—	0,16±0,002	0,06±0,017
—	—	—	0,20±0,022	—	0,03±0,018*
0,21±0,005	0,33±0,005	0,16±0,005	—	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—

Таким образом, полученные данные выдвигают ряд проблем селекции ели, которые не могут быть решены только на этапах ранней диагностики признаков, а требуют всестороннего изучения. Для определения связи между признаками у родителей и потомства, необходимой для установления аддитивной вариансы, рекомендуется сравнение признака у клонов и полусибсов одних и тех же материнских деревьев. Это дает возможность устранить возрастные и экологические различия между родителями и потомством. Сравнение возможно в пределах одной популяции.

ЛИТЕРАТУРА

Веверис А. Л. Рано- и позднораспускающаяся ель в Латвийской ССР и их лесохозяйственное значение. Автореф. канд. дисс. Елгава, 1970.

Гинзбург Э. Х. Сравнение оценок показателя силы влияния. — Генетика, 1969, № 4.

Драгавцев В. А. Аддитивная наследуемость и прогноз генетического улучшения видов древесных растений. — Лесная селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. Алма-Ата, 1969.

Петров С. А., Драгавцев В. А. Методы изучения генетической изменчивости популяций древесных растений. — Лесоведение, 1969, № 5.

Ронис Э. Я. Формы ели обыкновенной в лесах Латвийской ССР и их лесохозяйственное значение. Автореф. канд. дисс. Елгава, 1966.

Falconer D. S. Introduction to quantitative genetics. Edinburgh — London, 1961.

Weber E. Mathematische Grundlagen der Genetic. Jena, 1967.

Weiss M., Hoffmann J. Neue Ergebnisse eines Provinienzversuches mit Fichte (*Picea abies* L. (Karst.) in Erzgebirge und Thüringen Wald.— Arch. f. Forstwesen, 1969, H. 4.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

А. В. ТЕХНЕРЯДНОВ

К ОЦЕНКЕ НАСЛЕДУЕМОСТИ НЕКОТОРЫХ СВОЙСТВ ДРЕВЕСИНЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ СОСНЫ ЛЕНТОЧНЫХ БОРОВ КАЗАХСТАНА

К числу хозяйственно полезных относятся признаки древесных пород, определяющие качество древесины: объемный вес, длина волокон, прочность и др. Изменчивость и наследуемость указанных свойств древесины на популяционном уровне в лесах нашей страны изучены недостаточно, хотя целесообразность подобных работ для селекции показана рядом исследователей (Правдин, 1964; Eianspahr и др., 1963; Zobel, 1964).

Обзор литературы по наследуемости хозяйственно полезных признаков у животных свидетельствует о том, что изменчивость свойств в большей или меньшей степени определяется наследственными факторами. Это позволяет вести селекцию в желательном направлении. На практике селекционную работу проводят обычно не по одному признаку, а по комплексу их. Поэтому изучение взаимосвязей или корреляций между отдельными признаками представляет несомненный интерес для селекции.

Изучение все большего числа признаков привело в конечном счете к необходимости установления корреляционных плеяд, под которыми П. В. Терентьев (1959) понимает «наличие корреляции лишь в пределах комплексов признаков при отсутствии корреляции между признаками разных комплексов». Впервые корреляционные плеяды были определены у озерной лягушки (Терентьев, 1959).

В результате изучения корреляций удалось объяснить некоторые стороны эволюции насекомых и растений. Например, в процессе эволюции длина хоботка у медоносной пчелы следовала за размерами частей цветка, а не за размерами самой пчелы (Алпатов, Тюнин, 1925). У насекомоопыляемых травянистых растений размеры цветков не коррелируют с размерами растений (Берг, 1959). Важные для биологии закономерности были выявлены с помощью корреляционных плеяд у зубчатки (Шмидт, 1963). Оказалось, что разные формы одного вида зубчатки имеют свой характер корреляционных плеяд.

Причины образования корреляционных плеяд и их значение в естественном отборе освещены в работах Р. Л. Берг (1959,

1961, 1964). Она считает, что с помощью изучения изменчивости в популяции и корреляции, не прибегая к сопоставлению степени сходства со степенью родства, можно сделать прогноз поведения признака, т. е. определить его наследуемость.

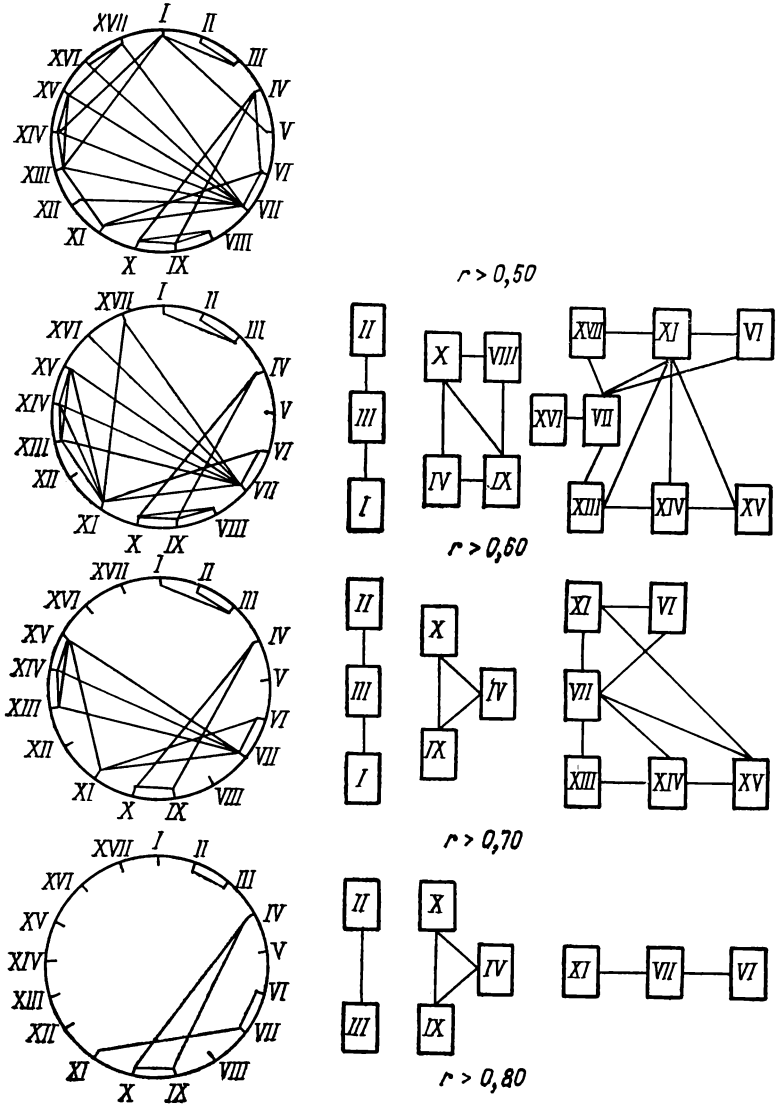
Поскольку в организмах, являющихся сложными системами, взаимозависимы не только части системы, но и ее свойства (Берг, 1964), мы считаем правомерным применение метода корреляционных плеяд для изучения свойств древесины.

Перед нами стояла задача определить изменчивость и корреляционную структуру основных физико-механических свойств древесины сосны, выявить их связь с морфологическими признаками деревьев (высотой ствола, диаметром кроны, объемом ствола) и попытаться установить их зависимость от наследственных и внешних факторов, с тем чтобы можно было дать прогноз поведения наиболее важных характеристик древесины в потомстве. Материал собран в Чалдайском лесхозе Павлодарской области, расположенном в северной части Прииртышских ленточных боров. Подробная характеристика этих сосняков дана Л. Н. Грибановым (1954). Методика сбора полевого материала и испытания древесины изложена автором ранее (Технеряднов, 1971).

Для анализа взяты 17 признаков, характеризующих качество древесины и размеры деревьев. Между ними вычислены 136 парных коэффициентов корреляции с помощью электронно-вычислительной машины БЭСМ-3М по программе Бабалиева с исключением рядов, не отвечающих нормальному распределению. Анализировали полученный материал с помощью «корреляционных колец» (Терентьев, 1959): все признаки размещаются по окружности и соединяются между собой линиями, символизирующими корреляционные связи (см. рисунок).

Установлено, что с увеличением коэффициента корреляции число связей в корреляционных кольцах уменьшается. В первом кольце, включающем все связи на уровне коэффициента корреляции выше 0,50, признаки еще не разделяются на плеяды. Однако уже можно заметить, что густота связывающих линий, т. е. корреляций, в различных частях кольца неодинакова. В следующем кольце, объединяющем корреляционные связи выше 0,60, образуются разрывы между группами признаков и выявляются три корреляционные плеяды: первая плеяда — три признака, вторая — четыре и третья образована восемью признаками. Один признак — ширина годичных колец — оказался не связанным ни с одной плеядой. При коэффициенте корреляции выше 0,70 из кольца выпадают сразу четыре признака: коэффициент объемной усушки, прочность древесины на скалывание вдоль волокон, прочность на изгиб и прочность на растяжение вдоль волокон.

В результате дальнейшего исключения менее прочных связей до коэффициента корреляции 0,80 из плеяд выпадают еще



Корреляционные плеяды свойств древесных пород.

Признаки: *I* — объем ствола, *II* — диаметр кроны, *III* — диаметр ствола на высоте 1,3 *м*, *IV* — высота ствола, *V* — число годичных колец в 1 *см*, *VI* — процент поздней древесины, *VII* — объемный вес древесины, *VIII* — коэффициент объемной усушки, *IX* — длина ранних трахеид, *X* — длина поздних трахеид, *XI* — предел прочности на сжатие вдоль волокон, *XII* — предел прочности на скалывание в тангентальной плоскости, *XIII* — твердость в торцовом направлении, *XIV* — твердость в тангентальном направлении, *XV* — твердость в радиальном направлении, *XVI* — предел прочности на статистический изгиб, *XVII* — прочность на растяжение вдоль волокон.

четыре признака. В первой плеяде остается всего два признака, во второй и третьей — по три. Это свидетельствует о наличии в популяциях очень тесной зависимости между некоторыми признаками качества древесины. По данным Р. Л. Берг (1964), все признаки организма образуются в процессе развития, в результате взаимодействия наследственных факторов со средой. Роль внешних и внутренних факторов может изменяться. Одни признаки ставятся под жесткий генный контроль, в отношении других внешние воздействия сохраняют формирующее значение. Все эти процессы осуществляются под контролем отбора.

В процессе стабилизирующего отбора, т. е. отбора более жестких программ развития, происходит мозаичное развитие, так как с повышением роли внутренних факторов ослабевают взаимные влияния развивающихся частей организма. Это приводит к возникновению корреляционных плеяд (Берг, 1964). Рассмотрим их качественную структуру.

Образование плеяд произошло при значении коэффициента корреляции выше 0,60. На этом уровне первая плеяда состоит из трех характеристик: диаметра на высоте груди, диаметра кроны и объема ствола. В центре плеяды — диаметр на высоте груди. Он имеет две связи, в то время как два других признака — по одной. Наиболее прочная корреляция обнаружена между диаметром кроны и диаметром на высоте груди. При этом установлено, что диаметр кроны не зависит от типов леса и особенностей исследованных популяций, о чем свидетельствуют результаты двухфакторного анализа (критерий Фишера по обоим факторам меньше своих критических значений). По-видимому, превалирующее влияние на этот признак оказывает, как это принято считать в лесоводстве, густота насаждения. Наличие тесной корреляции между диаметром кроны и диаметром ствола используется при дешифрировании аэрофотоснимков в лесоустроительных работах.

Вторая плеяда состоит из четырех признаков. Затем из кольца выпадает коэффициент объемной усушки, и на уровне коэффициента корреляции более 0,70 плеяда представлена тремя признаками: высотой дерева, длиной ранних и поздних трахеид. Каждый из них несет по две связи, которые образуют замкнутый треугольник. Последовательное исключение из корреляционного кольца менее прочных связей не разрушает плеяду. Выпадает лишь одна связь, вследствие чего плеяда по внешнему виду превращается из треугольника в цепочку: длина ранних трахеид связана с длиной поздних, а последняя — с высотой ствола. Длина поздних трахеид коррелирует с высотой дерева более тесно ($r=0{,}910$), чем длина ранних. С помощью двухфакторного дисперсионного анализа установлено, что высота сосен находится под сильным влиянием типов леса и популяций (критерий Фишера по этим факторам равен 48 и 54). Такая же зависимость обнаружена и у длины ранних и поздних трахеид.

Изменение длины трахеид у сосны в зависимости от условий произрастания отмечали и другие исследователи. Увеличение длины трахеид в результате прореживания сосновых насаждений отмечали Э. Д. Лобжанидзе (1969) и др. Таким образом, в рассматриваемой плеяде собраны признаки, на которые превалирующее влияние оказывает внешняя экологическая обстановка.

Третья плеяда в первоначальном виде включала восемь признаков. На уровне коэффициента корреляции более 0,70 из плеяды выпадают два показателя — прочность древесины на изгиб и прочность на растяжение вдоль волокон. Оставшиеся шесть признаков образуют прочную плеяду, в которой каждый признак связан с двумя-тремя другими.

Объемный вес древесины коррелирует со всеми пятью признаками и занимает центральное положение в плеяде — это так называемый признак-индикатор. Помимо основных пяти прочных связей в плеяде, он коррелирует еще с пятью признаками, характеризующими качество древесины. Таким образом, объемный вес древесины имеет наибольшее число связей с другими признаками и потому может наиболее точно передавать те или иные особенности древесины сосны. Следовательно, это не только признак-индикатор, но и важный хозяйственный показатель качества древесины на современном уровне производительных сил общества.

На примере различных видов сосен и тополей многие исследователи показали, что объемный вес древесины наследуется в потомстве уже в молодом возрасте (Polge, 1968; Zobel, 1964; Farmer, Wlicox, 1966; Eianspahr и др., 1963). В. М. Роне (1970) изучала влияние материнских деревьев ели обыкновенной при свободном их опылении на плотность древесины в потомстве. Получены достоверные различия на 1%-ном уровне между объемным весом древесины отдельных семейств на 2-й и 3-й годы жизни растений.

Наши данные также показывают, что варианса, обусловленная индивидуальными особенностями деревьев, составляет наибольшую долю в общей изменчивости объемного веса в исследованных популяциях. Достоверность определяется 1%-ным уровнем значимости. Тем не менее массовый отбор по этому признаку невозможен, так как изменчивость объемного веса находится на низком уровне вариабельности (коэффициент вариации 8,1%), хотя отдельные деревья имеют объемный вес древесины, который превышает свое среднее значение для всей популяции на 15—20%. Вследствие этого селекцию по объемному весу древесины необходимо вести путем индивидуального отбора.

Как показывает корреляционная структура, объемный вес древесины сосны положительно коррелирует с объемом ствола ($r=0{,}434$). Поэтому нет оснований к опасению снизить в про-

цессе отбора производительность выращиваемых насаждений. Два «диких» (по Терентьеву, 1959) признака — прочность древесины на скалывание и ширина годичных колец — имеют разную природу своего независимого развития.

С помощью компонентного анализа установлено, что прочность на скалывание обусловлена в основном индивидуальными особенностями деревьев и не зависит от типов леса и популяций. Коэффициент вариации этого признака равен 15,9%, т. е. находится на среднем уровне вариабельности (Мамаев, 1970). Отсутствие корреляции с плеядой, характеризующей свойства древесины, объясняется тем, что указанный признак зависит от прочности межклеточного вещества, которая определяется его химическим составом, изменяющимся под влиянием индивидуальных особенностей деревьев. Независимость формирования от внешних факторов, отсутствие корреляции с другими признаками свидетельствуют о высокой наследуемости прочности на скалывание древесины. А сравнительно высокая изменчивость названного свойства в популяциях делает возможным индивидуальный отбор по этому признаку.

Ширина годичных колец у сосны сильно изменчива ($C = 19{,}6\%$) и в значительной мере определяется экологической обстановкой. В процессе эволюции сосны климат неоднократно изменялся, и, очевидно, в результате этого способность переносить недостаток водного питания, сокращая размеры годичных колец, закрепилась в ее наследственном аппарате. Отсутствие связи с другими признаками качества древесины и размерами деревьев следует признать приспособительным фактором, обеспечивающим сохранение прочности ствола при усиленном росте дерева в высоту в условиях конкурентной борьбы за свет.

Таким образом, проведенный математический анализ изменчивости свойств древесины в популяциях позволяет объяснить некоторые стороны наследуемости признаков качества и влияния внешних факторов на их формирование.

* * *

1. Свойства древесины сосны коррелируют между собой таким образом, что можно выделить корреляционные плеяды, внутри которых имеются тесные корреляции, в то время как между плеядами связи отсутствуют.

2. Наиболее мощной является плеяда, объединяющая объемный вес древесины, процент поздней древесины, прочность на сжатие вдоль волокон и твердость в трех направлениях.

3. Объемный вес древесины находится под жестким генетическим контролем и может служить признаком-индикатором, по которому можно производить индивидуальный отбор. Он положительно коррелирует с объемом ствола, и селекция по этому признаку будет способствовать повышению производительности насаждений.

4. Прочность древесины сосны на скалывание вдоль волокон обладает независимым от других признаков типом развития и обусловлена индивидуальными особенностями деревьев. По этому же признаку возможен успешный индивидуальный отбор.

ЛИТЕРАТУРА

Алпатов В. В., Тюнин Ф. А. К познанию изменчивости хоботка рабочей пчелы. — Русск. зоол. ж., 1925, т. 5, № 4.

Берг Р. Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд. — Вестн. ЛГУ, 1959, т. 9, № 2.

Берг Р. Л. Корреляционные плеяды у растений. — Тезисы докладов на третьем совещании по применению математических методов в биологии. Л., Изд-во ЛГУ, 1961.

Берг Р. Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор. — Применение математических методов в биологии, вып. 2. Л., Изд-во ЛГУ, 1964.

Грибанов Л. Н. Ленточные боры Алтайского края и Казахстана. М., Сельхозгиз, 1954.

Лобжанидзе Э. Д. Изменение деятельности камбия и строение древесины сосны в возрасте жердняка при осветлении. — Лесоведение, 1969, № 1.

Мамаев С. А. Уровни изменчивости анатомо-морфологических признаков сосны и их колебания в различных природно-климатических зонах. — Зап. Свердл. отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1970, вып. 5.

Правдин Л. Ф. Ближайшие задачи научных исследований и практики по лесной генетике и селекции в Сибири. — Селекция древесных пород в Восточной Сибири. М., «Наука», 1964.

Роне В. М. Изменчивость плотности древесины и длины трахеид в потомстве ели обыкновенной. — Лесоведение, 1970, № 5.

Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд. — Вестн. ЛГУ, 1959, т. 9, № 2.

Технерядное А. В. Методика выявления внутривидовых сдвигов в свойствах древесины. — Лесная генетика, селекция и семеноводство древесных пород. Петрозаводск, «Карелия», 1970.

Технерядное А. В. Изменчивость свойств древесины сосны в ленточных борах Казахстана. — Труды Казах. с.-х. ин-та, серия лесохоз., 1971, т. 14, вып. 2.

Шмидт В. М. Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубчатки. — Применение математических методов в биологии, вып. 2. Л., Изд-во ЛГУ, 1963.

Zobel B. J. Breeding for wood properties in forest tree.— Unasylva, 1964, vol. 18.

Polge H. Heritabilite de la densite, du bois te correlations avec la crassance etudes.— Silvae Genetica, 1968, N 5, 6.

Farmer R. E., Wilcox J. R. Variation in growth and wood properties in half-sib cottonwood families.— U. S. Forest Service Res. paper, 1966, N 1—6.

Eianspahr D. W., Buijtenen J. P. Van, Peckham J. R. Sivae genetica, 1963, № 12.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

Н. Х. ХАСАНОВ, Е. А. ПУГАЧ

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХВОИ У ЛИСТВЕННИЦЫ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПОСЕВАХ В ЗАПАДНОМ ПРЕДУРАЛЬЕ

Под влиянием климатических и эдафических факторов наблюдаются изменения не только в физиологических отправлениях организма растений, но и в морфологии вегетативных и генеративных органов (Сукачев, 1928; Дылис, 1961; Правдин, 1964; Мамаев, 1968).

В данном сообщении рассматривается биометрическая характеристика хвои у сеянцев лиственницы различного географического происхождения. По мнению Л. Ф. Правдина (1964), хвоя — самый чувствительный орган, который быстро реагирует на условия окружающей среды и определяет рост и развитие других органов растений. Им отмечено также, что различия в морфологии и анатомии хвои являются устойчивыми таксономическими признаками вида, они сохраняются при интродукции вида. Длина хвои варьирует в зависимости от длины дня или фотопериода, что непосредственно связано с географической широтой. Обобщая материалы по изменчивости длины хвои сосны обыкновенной, Л. Ф. Правдин делает заключение о том, что в направлении с юга на север с увеличением на 1° широты средняя длина хвои уменьшается на 1,4 *мм*. В. В. Надеждиным (1968) на примере географических культур Бронницкого лесхоза (Московская обл.) установлены некоторые закономерности изменения морфологических и анатомических особенностей хвои лиственницы. Он отметил, что при продвижении с севера на юг на 1° широты длина хвои увеличивается от 1,5 до 3 *мм*.

Изменчивость морфологических и анатомических особенностей хвои изучена относительно хорошо у сосны обыкновенной, по другим видам, в том числе и по лиственнице, специальных работ мало. Особенно это относится к географическим культурам лиственницы за пределами районов ее естественного произрастания. В связи с этим исследования, начатые лабораторией лесной селекции Уральского лесотехнического института, могут представить научный интерес.

Исследовали образцы хвои от сеянцев из географических культур лиственницы, созданных посевом в Ижевском лесхозе

Изменчивость хвои лиственницы разного происхождения, *мм*

Происхождение	Длина	Ширина	Толщина	Диаметр центрального цилиндра
Лиственница японская				
Сахалинская обл., Холмский лесхоз	32±1,0	1,3±0,02	0,47±0,01	0,20
Лиственница даурская				
Хабаровский край, Комсомольский лесхоз	38±1,2	1,2±0,02	0,46±0,01	0,18
Амурская обл., Экимчанский лесхоз	40±1,9	1,5±0,02	0,49±0,01	0,20
Лиственница сибирская				
Иркутская обл., Ангарский лесхоз	35±0,8	1,2±0,02	0,47±0,01	0,19
Алтайский край, Барнаульский лесхоз	39±0,8	1,2±0,01	0,49±0,01	0,20
Хакасская автон. обл., Копьевский лесхоз	39±1,2	1,3±0,02	0,48±0,07	0,20
Лиственница Сукачева				
Свердловская обл., Н.-Тагильский лесхоз	31±0,7	1,3±0,04	0,44±0,01	0,19
Челябинская обл., Н.-Петровский лесхоз	35±0,7	1,5±0,02	0,49±0,01	0,20
Башкирская АССР, Инзерский лесхоз	40±0,6	1,3±0,02	0,40±0,01	0,19
Удмуртская АССР, Граховский лесхоз	41±1,1	1,6±0,03	0,55±0,01	0,21
Вологодская обл., Верховешский лесхоз	43±0,4	1,4±0,01	0,51±0,01	0,21
Архангельская обл., Плесецкий лесхоз	47±0,4	1,5±0,02	0,56±0,01	0,23

(Удмуртская АССР). В коллекции представлены следующие виды лиственниц: японская (один пункт происхождения), даурская (два), сибирская (три) и лиственница Сукачева (шесть). От каждого образца взята хвоя с побегов текущего года в количестве, обеспечивающем точность опыта в пределах 2—3% (по 30—40 хвоинок). Данные измерений приведены в таблице.

У лиственницы японской из Сахалинской области изменчивость размеров хвои характеризуется следующими величинами С, %: длина хвои 17,4, ширина поперечного среза 10,0, диаметр центрального цилиндра 9,2 и толщина поперечного сечения 8,0. Сравнение двух образцов лиственницы даурской с помощью дисперсионного анализа показывает, что различия между образ-

цами не существенны по длине хвои. Фактический критерий Фишера на обоих уровнях вероятности ниже критерия табличного ($F_{факт.}=1{,}57$ при $F_{табл.}=4{,}0—7{,}3$; $P=0{,}5—0{,}01$). При анализе ширины хвои результаты получены несколько другие. На обоих уровнях вероятности фактические значения критерия Фишера существенно превосходят табличные.

На размеры хвои заметно влияют внутривидовые различия: для длины при $P_{0{,}01}$ $F_{факт.}=7{,}1$, $F_{табл.}=7{,}08$; для ширины при $P_{0{,}01}$ $F_{факт}=74{,}0$, $F_{табл}=7{,}08$. Это позволяет предварительно наметить к выделению таксоны на уровне географических форм или климатипов. Хвоя лиственницы Сукачева варьирует более заметно: длина хвои — от 31 до 47 *мм*, толщина — от 0,40 до 0,56 *мм* и т. д. Наименьшая длина хвои у сеянцев из Свердловской области ($31\pm0{,}7$ *мм*), наибольшая — у сеянцев Архангельской области ($47\pm0{,}4$ *мм*). Такая же закономерность наблюдается и в отношении остальных признаков.

Данные дисперсионного анализа длины и ширины хвои позволяют утверждать, что влияние внутривидовых различий на длину хвои существенны и доказываются с уровнем вероятности, равным 0,01.

Сравнивая средние значения длины хвои у сеянцев лиственницы Сукачева, можно заметить, что ее размеры возрастают по мере продвижения к северо-западным районам ареала. Сеянцы местного происхождения занимают промежуточное положение. Такая же закономерность наблюдается по другим признакам (Попов, 1968). Это подтверждают вычисленные коэффициенты ранговой корреляции связи величины признака с широтой и долготой, которые оказались равными для длины хвои $+0{,}95\pm0{,}10$, ширины $+0{,}70\pm0{,}25$, толщины $+0{,}77\pm0{,}18$ и для диаметра центрального цилиндра $+0{,}85\pm0{,}12$. Таким образом, с продвижением с юго-востока на северо-запад изучаемые параметры хвои последовательно увеличиваются. Чтобы уточнить, насколько устойчива эта зависимость, необходимы дальнейшие исследования.

Интересно сопоставить биометрические характеристики хвои разных видов лиственниц. По амплитуде изменчивости всех изученных признаков (длина, ширина, толщина и диаметр центрального цилиндра) показатели лиственницы Сукачева выше однозначных показателей лиственницы сибирской; у даурской и японской они отклоняются в обе стороны от средних значений.

Таким образом, у изученных видов лиственниц в географических культурах самая короткая хвоя отмечена у японской, а наиболее длинная — у лиственницы Сукачева. В пределах каждого вида наблюдается существенная географическая изменчивость по размерам хвои.

Число и расположение смоляных ходов в хвое лиственниц японской, сибирской, даурской и Сукачева оставались неизменными — по 2 смоляных хода по краям хвои.

Анатомо-морфологические признаки хвои могут быть использованы при выделении климатипов внутри вида лиственниц при одновременном привлечении характеристик и по другим признакам и свойствам.

ЛИТЕРАТУРА

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. — Формы изменчивости. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1968, вып. 60.

Надеждин В. В. Влияние географического происхождения семян лиственницы на ее рост в Московской области. Автореф. канд. дисс. М., 1968.

Попов В. Я. Географические культуры сосны в Архангельской области. Автореф. канд. дисс. Минск, 1968.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная (изменчивость, внутривидовая систематика и селекция). М., «Наука», 1964.

Сукачев В. Н. Лесные породы. География и их систематика, ч. 1. Хвойные. М., «Новая деревня», 1928.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

А. В. ХОХРИН, С. А. МАМАЕВ, В. И. ШИЛОНОСОВ

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ «ЛЕВОЙ» И «ПРАВОЙ» ФОРМ ХВОЙНЫХ ПОРОД В ПОПУЛЯЦИЯХ НА УРАЛЕ

Объектом исследования «левых» и «правых» форм у растений чаще являются сельскохозяйственные культуры, у древесных растений они почти не изучены. В настоящей статье изложены результаты исследований в 1968—1969 гг. встречаемости «левой» и «правой» форм у сосны обыкновенной, кедра, ели и пихты сибирских в естественных популяциях и лесных культурах на Урале.

Методика выделения «левых» и «правых» форм у хвойных пород основана на оценке расположения хвои (брахибластов) на главном осевом побеге[1]. При очередном листорасположении на побеге образуется винтообразная генетическая спираль. У «правой» формы она идет по правому винту, а у «левой» — по левому, если проводить ее по кратчайшей линии снизу вверх по побегу. Но вместо одной винтовой спирали на побегах хвойных легче выделить парастихи, т. е. дополнительные спирали, и по их соотношению определить форму вращения. У «правой» формы число парастих, закручивающихся вправо, по часовой стрелке, равно трем, а влево — пяти; у «левой» — наоборот. Иначе говоря, направление наименьшего числа парастих соответствует направлению основной генетической спирали листорасположения. Их ориентация сохраняется из года в год на главном побеге, если он не повреждается. При образовании боковых побегов и шишек наблюдается положительная корреляция: «правая» форма имеет больше правых побегов низших порядков и шишек на этих побегах, а «левая» — наоборот. Эта закономерность вместе с соотношением парастих на главном побеге позволяет отбирать «правую» и «левую» формы деревьев у хвойных пород.

Для определения частоты встречаемости этих форм в разных географических пунктах Урала (лесная и лесостепная зоны) было заложено 20 опытных участков, на которых проведен сплошной перечет деревьев с выделением форм вращения

[1] А. В. Хохрин. Методика отбора «правых» и «левых» форм у сосны обыкновенной и других пород. Леса Урала и хозяйство в них, вып. 5. Свердловск, 1970.

Таблица 1

Встречаемость «левой» и «правой» форм хвойных пород на Урале

№ участка	Географический пункт	Тип леса	Число деревьев, шт.			Различие встречаемости, t
			всего	«левых»	«правых»	
		Сосна				
	Свердловская обл.					
1	Пос. Северка	Сосняк-брусничник	270	140±8,2	130±8,2	0,86
2	Пос. Шувакиш, УУОЛ*	То же	130	57±5,0	46±5,0	1,54
3	Пос. Уктус, горлесхоз	Сосняк травяной	235	116±7,6	119±7,6	0,28
4**	Село Некрасово, Белоярский лесхоз	То же	268	146±8,2	122±8,2	2,10***
5	Село Упорово, Талицкий лесхоз	»	339	156±9,0	173±9,0	1,33
6**	Пос. Северка, УУОЛ	»	100	46±5,0	54±5,0	1,13***
7	Пос. Шувакиш, УУОЛ	»	315	168±8,8	146±8,8	1,76
8	Там же	»	421	201±10	220±10	1,31
	Челябинская обл.					
9	Катав-Ивановский лесхоз	Сосняк орляковый	911	496±15	415±15	3,81***
	Коми АССР					
10	Пос. Малая Пера	Сосняк зеленомошниковый	140	68±5,9	72±5,9	0,48
11	Ираёльский леспромхоз	То же	126	67±5,6	59±5,6	1,00

		Кедр				
	Свердловская обл.					
12	Пос. Северка, УУОЛ	Питомник	266	148±8,1	118±8,1	2,62***
13	Город Свердловск	Ботанический сад	162	88±6,3	74±6,3	1,34
14	Ивдельский лесхоз	Кедровник зеленомошно-ягодниковый	41	23±3,2	18±3,2	1,11
		Ель				
	Свердловская обл.					
15	Артинский лесхоз	Ельник разнотравный	23	10±2,4	13±2,4	0,89
16	Там же	То же	35	20±2,9	15±2,9	1,21
17**	Пос. Северка, УУОЛ	Питомник	174	98±6,5	76±6,5	2,38***
		Пихта				
	Свердловская обл.					
18	Артинский лесхоз	Пихтарник разнотравный	52	22±3,5	30±3,5	1,59
19	Там же	То же	49	25±3,5	24±3,5	0,20
	Челябинская обл.					
20	Ст. Зигальга, Тирлянский лесхоз	Пихтарник папоротниковый	81	35±4,5	46±4,5	1,74

* УУОЛ — учебно-опытный лесхоз Уральского лесотехнического института.
** Лесные культуры.
*** Различия статистически достоверны.

Таблица 2

Встречаемость «левой» и «правой» форм сосны обыкновенной в географических культурах

Место происхождения семян	Число деревьев, шт.			Различия по встречаемости, t
	всего	«левых»	«правых»	
Грузинская ССР	42	24±3,2	18±3,2	1,32
Область:				
Московская	49	27±3,5	22±3,5	1,02
Владимирская	142	73±6,0	69±6,0	0,47
Воронежская	147	64±6,0	83±6,0	2,22*
Вологодская	83	40±1,4	43±1,5	1,47
Оренбургская	30	10±2,6	20±2,6	2,75*
Свердловская	100	46±5,0	54±5,0	1,13

* Различия достоверны.

(табл. 1). Большинство участков расположено в молодняках I класса возраста, за исключением № 14, 15 и 18, на которых насаждения были V—VI класса возраста.

Как видно из табл. 1, на 12 пробных площадях чаще встречается «левая» форма деревьев, а в 8 популяциях, наоборот, «правая» форма. Однако различие по встречаемости статистически достоверно только в четырех пунктах (№ 4, 6, 12, 17). Причем здесь по численности преобладает «левая» форма. Это молодняки I класса возраста естественного и искусственного происхождения, расположенные на Среднем и Южном Урале.

Распространение «левой» и «правой» форм изучено также в географических культурах сосны обыкновенной восьмилетнего возраста, которые были заложены в Ботаническом саду Уральского научного центра (табл. 2). Здесь преобладают «правые» формы, причем в двух случаях эта закономерность статистически достоверна.

Таким образом, «левая» и «правая» формы у хвойных пород всегда встречаются в насаждении совместно. В отдельных случаях наблюдается преобладание той или иной формы, однако оно незначительно. Повсеместное распространение этих форм определяет необходимость их изучения при оценке внутрипопуляционной структуры видов древесных растений. Не исключено, что особи разных форм обладают неодинаковыми биологическими особенностями и хозяйственно ценными признаками.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД · 1974

Т. Г. ЧИНЧАЛАДЗЕ

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЕЛИ ВОСТОЧНОЙ

На территории СССР ель восточная произрастает по склонам хребтов Большого и Малого Кавказа от 1000 до 1750—1800 *м* над ур. м. В западных частях ареала она растет совместно с пихтой, а также с буком; в восточных — с сосной, буком или в виде чистых древостоев. Это типичная горная порода.

В Грузии еловые леса в результате вырубки и повреждения ели дендроктоном на значительных площадях пришли в расстроенное состояние. Обследование ельников показало, что в них встречаются красношишечная и зеленошишечная формы. В Восточной Грузии первая составляет 80—85%, вторая — 15—20%; в Западной Грузии — 90—95 и 5—10% соответственно. Зеленошишечная форма в условиях Восточной Грузии большей частью произрастает выше 1000—1100 *м* над ур. м., а в Западной — выше 800—900 *м* над ур. м. Разная окраска шишек сохранялась до второй половины августа, после этого шишки обеих форм принимают одинаковую бурую окраску.

В процессе рекогносцировочного обследования ельников Грузии обнаружено, что у ели восточной имеются ранние и поздние фенологические формы, которые отличаются друг от друга сроками начала распускания почек и цветения — на 15 и более дней. Так, например, в 1965—1968 гг. в Восточной Грузии массовое распускание почек и цветение проходило с 8 по 25 мая (в зависимости от высоты над уровнем моря), а у позднораспускающихся экземпляров — с 18 мая до 10 июня, в Западной Грузии с 25 апреля до 10 мая и с 15 до 30 мая.

Строение шишек ели восточной, как и других видов семейства *Pinaceae*,— важный систематический признак. Изучить изменение размеров шишек в связи с возрастом дерева можно только путем наблюдения за одним и тем же деревом в течение ряда лет. Результаты четырехлетних наблюдений в Боржомском лесхозе (Ахалдабская лесная опытная станция) показали, что размеры шишек практически не изменяются. Правда, некоторые колебания получены для числа чешуй: в урожайные годы (1964, 1967 гг.) число чешуй в шишке немного больше, чем в слабоурожайные (1965, 1966 гг.).

На размер шишек и вес семян влияют окружающие усло-

вия: фитоценотические факторы (соседние деревья, травяной покров, подлесок), почвенные и климатические условия, специфичные для разных высот над уровнем моря. Например, самая большая длина шишек на высоте 1100—1900 *м* над ур. м. равна в среднем 7,9 *см*, а вес 1000 семян 7,7 *г*. У нижнего пояса гор (400—1100 *м*) 6,4 *см* и 4,8 *г* соответственно. Крупные семена находятся в средней части шишек, а у основания и вершины они мелкие и недоразвитые. Количество семян в шишках сильно колеблется: в верхнем поясе — 85, в среднем — 90 и нижнем — 65 штук.

По литературным данным известно, что ветвление побегов у ели обыкновенной — наследственный признак. Исходя из закона гомологических рядов можно считать, что и у ели восточной имеются такие же формы. Это подтверждается тем, что в насаждении ели восточной одинакового возраста встречаются деревья одного или разных типов ветвления побегов. При обследовании древостоев выяснилось, что в нижней части (400—1100 *м*) елового пояса распространены ели с гребенчатым и щетковидным типами ветвления побегов; в средней (1100—1300 *м*) — гребенчатая, щетковидная и плосковетвистая формы; в верхней (1400—1800 *м*) — щетковидная и плосковетвистая формы с узкоконусовидными кронами.

Для установления продуктивности различных форм ели восточной в некоторых районах Грузии были срублены деревья указанных выше форм (в одинаковых условиях, в непосредственной близости) и проанализирован ход роста. Найдено, что до 30 лет разницы по диаметру и высоте между гребенчатыми, щетковидными и плосковетвистыми формами деревьев почти нет. После 30 лет наиболее высокими показателями хода роста отличается форма с гребенчатым типом ветвления, в то время как ель плосковетвистой формы значительно отстает от нее.

Голосемянные растения отличаются стабильностью хромосомных чисел и морфологических признаков хромосом. Для рода *Picea*, как и для других родов сем. *Pinaceae*, характерно гаплоидное число хромосом, равное 12.

Для изучения внутривидовой изменчивости кариотипа использованы корешки ели восточной двух популяций, расположенных на высоте 1800 и 750 *м* над ур. м. Применяли обычную методику «давленых» препаратов с предварительной обработкой материала колхицином. Идиограммы и графики центромериндексов (отношение большего плеча хромосом к меньшему) показали, что кариотипы подопытных групп ели мало отличаются. Ни в одном из образцов не обнаружено спутников хромосом. Первая пара хромосом приблизительно вдвое больше последней. Четко выделяются крупные хромосомы (их три пары), среднего размера (шесть пар) и сравнительно небольшие (три пары). Хромосом со вторичными перетяжками у высокогорных популяций бывает четыре пары, а у низкогорных — три.

СОДЕРЖАНИЕ

С. А. Мамаев. О закономерностях внутривидовой изменчивости древесных растений 3
Л. Ф. Правдин. Современное учение о популяциях и вопросы эволюции 13
А. В. Альбенский. Формирование морфологических признаков гибридов деревьев 22
В. А. Драгавцев. Распределение генотипических значений элементарных количественных признаков в лесных популяциях . . 26
А. И. Ирошников. Структура популяций хвойных пород Южной Сибири 30
В. И. Парфенов. Естественная гибридизация и формообразование систематически близких видов дендрофлоры Белоруссии . . 36
С. А. Петров. Некоторые проблемы генетики популяций древесных растений 41
А. К. Скворцов. Внутривидовые единицы в ботанической систематике 46
И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. И. Парфенов, Е. А. Сидорович, К. Д. Чубанов. Формовое разнообразие древесных растений в лесах Белорусской ССР 51
Е. Г. Бобров. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. 60
Н. З. Ворончихин. Варьирование некоторых морфологических и химических признаков сосны обыкновенной, произрастающей на севере Пермской области 67
Л. Н. Грибанов. Некоторые закономерности изменчивости в культурах сосны обыкновенной 71
Г. В. Гуков. Популяции лиственницы приморской на Дальнем Востоке и ее место в систематике рода *Larix* 76
В. М. Долгошеев. Об изменчивости сосны обыкновенной в условиях южной тайги Среднего Урала 81
В. М. Зверяченко, М. С. Некрасов. Изменчивость структурных признаков сосны обыкновенной в березовых колках лесостепи Северного Казахстана 84
Ю. Н. Исаков. Опыт изучения относительного уровня гетерозиготности на примере центрального прироста у сосны обыкновенной . 90
М. В. Круклис. Характеристика кариотипов некоторых хвойных растений в связи с их эволюцией 95
Л. И. Милютин. Интрогрессивная гибридизация лиственниц сибирской и даурской и структура популяций 102
В. Н. Никончук. Некоторые вопросы структуры искусственных и природных популяций лиственницы Сукачева 108
Е. Г. Орленко. Использование методов ранней диагностики в исследованиях наследственных свойств лесных древесных пород . 116
П. П. Попов. О внутривидовой изменчивости ели в условиях Предуралья 121
Ю. Ф. Рождественский. Особенности развития тапетума в микроспорофиллах сосны обыкновенной, произрастающей на болоте . 125
В. М. Роне. Характеристика внутрипопуляционной изменчивости признаков в потомстве ели обыкновенной 131
А. В. Технерядное. К оценке наследуемости некоторых свойств древесины в популяциях сосны ленточных боров Казахстана . 138
Н. Х. Хасанов, Е. А. Пугач. Изменчивость хвои у лиственницы в географических посевах в Западном Предуралье 145
А. В. Хохрин, С. А. Мамаев, В. И. Шилоносов. Встречаемость «левой» и «правой» форм хвойных пород в популяциях на Урале 149
Т. Г. Чинчаладзе. Внутривидовая изменчивость ели восточной . 153

УДК 581.15+582.4+581.1

О закономерностях внутривидовой изменчивости древесных растений». Мамаев С. А. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Изложены представления о формах внутривидовой изменчивости древесных растений. Выделено шесть форм изменчивости: эндогенная, половая, хронографическая, экологическая, индивидуальная, географическая, кратко описаны основные особенности каждой из них. Рассмотрены общие закономерности колебания амплитуды изменчивости признаков. Приведена шкала изменчивости, показана признакоспецифичность амплитуды варьирования, установлен характер изменения ее от различных факторов. Предложено использовать для оценки роли генетических факторов в изменчивости признаков соотношение амплитуды индивидуальной и географической изменчивости.

Библиогр. 4 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Современное учение о популяциях и вопросы эволюции. Правдин Л. Ф. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Рассматриваются некоторые теоретические вопросы популяционной структуры вида у древесных растений. Изучение изменчивости на уровне популяции приводит к познанию закономерностей эволюции вида и вскрывает потенциальные возможности их использования при селекционных работах. Оно не должно иметь своей конечной целью только установление ранга того или иного таксона, а должно сопровождаться установлением их генетических особенностей и филогенетических соотношений.

Библиогр. 22 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Формирование морфологических признаков гибридов деревьев. Альбенский А. В. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

В результате межвидовой гибридизации лиственниц, сосен, акаций, вязов, дубов, кленов, тополей, ясеней получено потомство, которое значительно отличалось почти по всем морфологическим признакам от родительных экземпляров. Эти гибриды имели повышенную интенсивность роста и лучший режим транспирации, отличались большей зимостойкостью и засухоустойчивостью. После скрещиваний видов берез внутри секции или из близких секций у гибридов морфологических изменений не отмечено.

УДК 581.15+582.4+581.1

Распределение генотипических значений элементарных количественных признаков в лесных популяциях. Драгавцев В. А. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Предложена схема метода разграничения генотипической и паратипической варианс количественных признаков, основанная на изменении уровня средней величины признака в популяции

(в экологическом градиенте) и поддержании паратипической дисперсии в новой среде на прежнем уровне. Схема проверена на модельных популяциях, построенных из клонов тополя. Полученные оценки совпали с действительными значениями.

Илл. 1. Библиогр. 3 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Структура популяций хвойных пород Южной Сибири. Ирошников А. И. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

В результате 12-летних исследований хвойных пород Алтайско-Саянской горной области и некоторых других географических районов Сибири выявлен характер распределения особей в популяции по ряду признаков и свойств, а также показана специфика отдельных популяций. Указывается на большую роль естественного отбора при распределении генофонда популяции по нормальному типу. Отклонение от нормального типа отмечается только по окраске генеративных органов лиственницы.

Табл. 3.

УДК 634.017

Естественная гибридизация и формообразование систематически близких видов дендрофлоры Белоруссии. Парфенов В. И. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Рассмотрены возможности естественной гибридизации систематически близких видов, произрастающих в зоне контакта (на границах) экологических и географических ареалов. На примере ели европейской, дуба сидячецветного, ольхи серой и близких к ним видов и подвидов показано, что гибридизационные процессы протекают неповсеместно, а в определенных эколого-географических условиях. Частота естественной гибридизации заметно возрастает у них на границах естественного распространения, что связано, в первую очередь, со смещением фаз цветения и опыления.

Библиогр. 8 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Некоторые проблемы генетики популяций древесных растений. Петров С. А. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Изучали влияние влажности и плодородия почвы на уровень генотипического разнообразия модельной популяции клонов тополя по энергии линейного роста, водного дефицита, водоудерживающей способности и общей оводненности листьев. Наследуемость признаков в популяциях выявлялась с помощью анализирующего экологического фона. Показано, что для различных признаков анализирующий фон популяции может быть разным. Предлагается выбирать «плюсовые деревья» по одному или максимум по двум признакам.

Библиогр. 15 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Внутривидовые единицы в ботанической систематике. Скворцов А. К. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости

и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Рассматривается проблема внутривидовой таксономии — содержание терминов «вид», «разновидность», «подвид», «форма» и др. В связи с этим обсуждаются работы систематиков разных периодов. Затрагивается вопрос таксономического значения популяции. Предлагается ввести в качестве структурного подразделения популяций понятие «дем».

Библиогр. 7 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Формовое разнообразие древесных растений в лесах Белорусской ССР. Юркевич И. Д., Голод Д. С., Парфенов В. И., Сидорович Е. А., Чубанов К. Д. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Изложены результаты десятилетних исследований внутривидовой изменчивости главнейших лесообразующих древесных пород Белоруссии (ели, дуба, осины, березы). Показаны их формовой состав, эколого-географическая приуроченность, анализируются биологические особенности выделенных форм и перспективы их хозяйственного использования.

Библиогр. 26 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. Бобров Е. Г. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Рассматривается вопрос об интрогрессивной гибридизации в роде *Picea*. Приводятся примеры естественных гибридов ели сибирской с елью европейской (на Урале), ели сибирской с елью аянской (на Амуре), ели аянской с елью корейской (в Маньчжурии) и некоторых североамериканских видов. Подчеркивается, что явление интрогрессивной гибридизации специфично для видов рода *Picea*, причем территории, занятые интрогрессантами, простираются приблизительно на 1000 *км* при 300—500 *км* в поперечнике.

Илл. 1. Библиогр. 10 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Варьирование некоторых морфологических и химических признаков сосны обыкновенной, произрастающей на севере Пермской области. Ворончихин Н. З. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Рассматриваются некоторые морфолого-анатомические и химические признаки сосны обыкновенной, произрастающей в северной части средней тайги западного склона Урала в связи с изучением варьирования выхода живицы при подсочке. Показана значительная изменчивость количественного и качественного состава скипидара с преобладанием одного из компонентов. Приведенные морфологические и анатомические особенности сосны подтверждают выводы Л. Ф. Правдина и С. А. Мамаева о том, что на севере Пермской области произрастает особая разновидность сосны обыкновенной, которую целесообразно назвать «пермской».

Табл. 2. Библиогр. 7 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Некоторые закономерности изменчивости в культурах сосны обыкновенной. Грибанов Л. Н. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Изучение культур сосны, заложенных в 1941 г., показало, что потомство деревьев, выросших в разных типах леса, имеет примерно одинаковую высоту. Возраст материнских деревьев (от 55 до 194 лет) на всхожесть семян и их абсолютный вес не влияет. Потомство деревьев, выросших в разных типах леса, имеет примерно одинаковую высоту. Рост потомства, выросшего из семян III—IV класса возраста, имел достоверное преимущество в первые четыре года жизни сосны, в последующем эта разница нивелируется.

Табл. 5. Библиогр. 3 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Популяции лиственницы приморской на Дальнем Востоке и ее место в систематике рода *Larix*. Гуков Г. В. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

При изучении внутривидовой изменчивости по морфологическим признакам лиственницы приморской выделено две популяции, названные по бассейнам рек, — коппинская и ботчинская, различающиеся по размерам деревьев, энергии роста и размерам шишек.

Табл. 2. Библиогр. 6 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Об изменчивости сосны обыкновенной в условиях южной тайги Среднего Урала. Долгошеев В. М. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Приведены результаты исследований форм сосны обыкновенной по строению кроны в условиях южной тайги Среднего Урала. Для установления перспективности узкокронных и ширококронных форм изучена изменчивость некоторых морфологических признаков: полнодревесности ствола, угла отхождения ветвей и их толщины, длины и густоты хвои. Доказана математическая достоверность различия морфологических признаков узко- и ширококронных форм. Установлено, что узкокронная форма сосны превосходит ширококронную по полнодревесности на 25,7%, по видовому числу — на 12,8%, среднему коэффициенту формы — на 9,1%, по высоте — на 13,1%. Встречаемость узкокронной формы увеличивается по мере повышения класса продуктивности: в сосняке-долгомошнике 4, в сосняке-брусничнике 12, сосняке ягодниковом 23%.

Проведенные исследования позволяют предположить, что для условий южной тайги Среднего Урала наиболее перспективна по полнодревесности сосна узкокронная.

Табл. 3. Библиогр. 2 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Изменчивость структурных признаков сосны обыкновенной в березовых колках лесостепи Северного Казахстана. Зверячен-

ко В. М., Некрасов М. С. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Изучали изменчивость охвоенности верхушечного побега, веса и длины однолетней ростовой хвои, высоты и прироста в высоту ствола у деревьев сосны обыкновенной, произрастающей в березовом колке, на свежей вырубке и на межколочном участке в лесостепной зоне на юге Западно-Сибирской низменности. Выявлено, что под пологом березового колка с полнотой 0,5 создаются более благоприятные лесорастительные условия для роста и развития сосны.

Четырехлетние наблюдения показали, что высота сосны в условиях свежих вырубок на солодях на 21,5% ниже, а длина хвои больше на 8,7%; под пологом березового древостоя хвоя длиннее на 34,9%, ее вес больше на 47,3%, охвоенность верхушечных побегов на 24% меньше, чем на межколочном участке. Наблюдается зависимость длины хвои от количества выпадаемых осадков за промежуток времени от позднелетне-осеннего периода предыдущего года до конца вегетационного периода данного года.

Табл. 4. Библиогр. 13 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Опыт изучения относительного уровня гетерозиготности на примере центрального прироста у сосны обыкновенной. Исаков Ю. Н. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Излагаются результаты опытов по определению относительного уровня гетерозиготности у сосны обыкновенной на примере такого признака, как центральный прирост (высота дерева). Характер и направление связи между мощностью дерева и изменчивостью центрального прироста, а также вычисленные коэффициенты наследуемости и повторяемости прироста у двухлетних полусибсов по матери не противоречат гипотезе, по которой деревья сосны, имеющие более низкий коэффициент изменчивости данного признака, относятся к особям гетерозиготным по большему числу активных аллелей и наоборот. Плюсовые деревья должны обладать большей степенью гетерозиготности, тогда как минусовые — «более» гомозиготные особи. Это обстоятельство не может не влиять на выбор схемы селекции.

Табл. 3. Библиогр. 11 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Характеристика кариотипов некоторых хвойных растений в связи с их эволюцией. Круклис М. В. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Исследованы кариотипы *Picea obovata* Ldb., *Larix sibirica* Ldb., *L. czekanowskii* Sz., *L. dahurica* Turcz. и *L. leptolepis* Gord. Гаплоидное число хромосом у ели сибирской равно 12. Согласно величине индекса центромеры хромосомы I—VI можно рассматривать как метацентрические, VII—X — как субметацентрические, XI—XII — субакроцентрические. В группе метацентрических хромосом наблюдаются вторичные перетяжки. В хромосомном наборе ели сибирской обнаружены добавочные хромосомы (*B*-хромосомы). По этой особенности кариотипа изучен состав двух популяций в условиях Средней Сибири.

У изученных видов *Larix* гаплоидное число хромосом также равно 12: шесть хромосом (I—VI) — метацентрические и шесть (VII—XII) — субакроцентрические. Встречаемость вторичных перетяжек приурочена более часто к III и IV метацентрическим хромосомам; в группе субакроцентрических хромосом (VII) вторичные перетяжки наблюдаются у лиственницы даурской и частично у лиственницы Чекановского.

Прослежена некоторая корреляция между кариологическими особенностями видов *Larix* и филогенетическими взаимосвязями, существующими между этими видами.

Библиогр. 32 назв.

УДК 634.0.165.71+674.032.475.35

Интрогрессивная гибридизация лиственниц сибирской и даурской и структура популяций. Милютин Л. И. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Рассматриваются особенности интрогрессивной гибридизации лиственниц сибирской и даурской. Отмечается, что эти особенности вызваны большой протяженностью гибридной зоны, экологическими различиями исходных видов и путями их эволюции, связанными в прошлом с процессами оледенения.

На примере лиственниц Забайкалья приведены материалы анализа популяций лиственниц сибирской, даурской и Чекановского. Показаны межвидовые различия по встречаемости в популяциях ряда морфологических признаков. Дана характеристика внутрипопуляционной изменчивости некоторых количественных признаков лиственниц Забайкалья.

Библиогр. 16 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Некоторые вопросы структуры искусственных и природных популяций лиственницы Сукачева. Никончук В. Н. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Изучены природные популяции лиственницы Сукачева в Пермской и Кировской областях, культуры ее в Смоленской и Калужской областях. Детально обследована архитектоника кроны (у 2500 деревьев). Выявлены елевидные и плакучие формы кроны. Отмечается значительная дифференциация по окраске женских шишечек, форме чешуй зрелых шишек и опушению удлиненных побегов как в природных, так и культурных популяциях.

Табл. 1. Илл. 3. Библиогр. 18 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Использование методов ранней диагностики в исследованиях наследственных свойств лесных древесных пород. Орленко Е. Г. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

С помощью методов ранней диагностики и математического анализа удалось ускорить сроки испытания плюсовых деревьев сосны и ели в отношении наследуемости их продуктивности. Выявлено свыше 100 деревьев сосны и ели, у которых потомство имеет ценные хозяйственные признаки. В отдельных случаях наследуемость плюсовых деревьев составляла свыше 80%, а вычисленный коэффициент возможного генетического улучшения достигал для ели 27, для сосны 13%.

Табл. 1. Библиогр. 3 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

О внутривидовой изменчивости ели в условиях Предуралья. Попов В. В. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

В северных и восточных районах Пермской области наиболее распространена типичная ель сибирская, в южных и западных основу популяций составляют промежуточные вариации, ближе стоящие к ели сибирской, а в юго-западных — к типу ели обыкновенной. Граница ареалов ели сибирской и ели европейской в пределах Пермской области проходит только в юго-западной части. Наиболее распространена во всех типах леса ель с чешуйчатой корой (51%), щетковидным (43%) и плоским ветвлением (39%) и промежуточным цветом шишек (48%), менее ель с гладкой корой (8%), гребенчатым типом ветвления (6%) и зеленым цветом шишек (21%). Другие формы занимают промежуточное положение. Деревья с узкой и широкой формой кроны встречаются единично.

Табл. 1. Библиогр. 13 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Особенности развития тапетума в микроспорофиллах сосны обыкновенной, произрастающей на болоте. Рождественский Ю. Ф. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Рассматривается развитие и изменчивость клеток тапетальной ткани микроспорофиллов в 1969 и 1970 гг. Установлено, что значительная часть клеток тапетальной ткани проходит последнее митотическое деление в период мейоза материнских клеток пыльцы, причем в течение мейоза последних клетки тапетума и в меньшей степени ядра увеличиваются в размерах. Коэффициент вариации объема ядра достигает 26,6% для одноядерных и 33,9% — для двухъядерных клеток. Размеры ядра колеблются в зависимости от года наблюдения, а также от расположения микростробила в почке (уменьшаются от основания к вершине почки). Некоторая часть клеток тапетальной ткани микроспорофиллов сосны обыкновенной, произрастающей на болоте, имеет полиплоидные ядра.

Табл. 1. Илл. 6. Библиогр. 8 назв.

581.15+582.4+581.1

Характеристика внутрипопуляционной изменчивости признаков в потомстве ели обыкновенной. Роне В. М. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Наследование признаков в потомстве ели обыкновенной изучали на 24 семьях полусибсов и 10 клонах. На основе однофакторных дисперсионных комплексов рассчитан коэффициент внутриклассовой корреляции полусибсов и определен показатель наследуемости. Показано, что внутриклассовая изменчивость по высоте интенсивности ветвления и по фенофазам одинакова как для клонов, так и для полусибсов. Для определения связи между признаками у родителей и потомства, необходимой для установления аддитивной вариансы, рекомендуется использовать сравнение признака у клонов и полусибсов одних и тех же материнских деревьев. Это дает возможность устранить возрастные и

экологические различия между родителями и потомством. Сравнение возможно в пределах одной популяции.

Табл. 5. Библиогр. 8 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

К оценке наследуемости некоторых свойств древесины в популяциях сосны ленточных боров Казахстана. Технеряднов А. В. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

У 20 модельных деревьев, рендомизированно отобранных в насаждениях Чалдайского лесхоза Павлодарской области, определяли параметры деревьев и 13 признаков качества древесины. В корреляционный анализ вовлечено 17 признаков, между которыми вычислено 126 парных коэффициентов корреляции с исключением рядов, не отвечающих нормальному распределению. На основании анализа изменчивости признаков в насаждениях и корреляционной их структуры выявлены корреляционные плеяды свойств древесины. При этом объемный вес древесины находится в центре наибольшей плеяды, является признаком-индикатором, имеет жесткий генетический контроль, и по нему возможен индивидуальный отбор. Признак, характеризующий прочность древесины на скалывание, обладает независимым типом развития, высоко обусловлен индивидуальными особенностями деревьев и по нему также возможен индивидуальный отбор.

Илл. 1. Библиогр. 16 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Изменчивость хвои у лиственницы в географических посевах в Западном Предуралье. Хасанов Н. Х., Пугач Е. А. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

Изучена географическая изменчивость по морфолого-анатомическим признакам хвои (длине, ширине поперечного среза, диаметру центрального цилиндра и толщине поперечного сечения) у лиственницы Сукачева, японской, даурской, сибирской. Наименьшей длиной хвои характеризуются сеянцы свердловского происхождения ($31\pm0{,}7$ *мм*), а наибольшей — сеянцы архангельского происхождения ($47\pm0{,}4$ *мм*). Самая длинная хвоя отмечена у лиственницы Сукачева. Анатомо-морфологические признаки хвои могут быть использованы при выделении климатипов внутри вида при одновременном привлечении характеристик и по другим признакам и свойствам.

Табл. 1. Библиогр. 6 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Встречаемость «левой» и «правой» форм хвойных пород в популяциях на Урале. Хохрин А. В., Мамаев С. А., Шиленосов В. И. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

В молодняках сосны обыкновенной, кедра сибирского, ели сибирской и пихты сибирской «левые» и «правые» формы встречаются совместно. В некоторых естественных популяциях преобладают особи с левым вращением. Географические культуры сосны обыкновенной характеризуются преобладанием «правых» форм. Делается вывод о необходимости дальнейшего изучения рацемических вариаций.

Табл. 2. Библиогр. 1 назв.

УДК 581.15+582.4+581.1

Внутривидовая изменчивость ели восточной. Чинчаладзе Т. Г. «Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород». Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

На основе изучения внутривидового разнообразия ели восточной установлено, что в Восточной Грузии красношишечные формы ели составляют 80—85%, а Западной Грузии 90—95%. В насаждениях отмечаются фенологические формы, различающиеся по срокам начала распускания почек и цветения на 15 и более дней. Среди деревьев ели восточной встречаются особи с гребенчатым, щетковидным и плосковетвистым типами ветвления, которые до 30 лет не отличаются по диаметру и высоте. Различий по кариотипам не найдено.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД

Труды Института экологии растений и животных, вып. 90

Утверждено к печати
Редакционно-издательским советом
Уральского научного центра АН СССР

Редактор К. И. Ушакова
Техн. редактор Н. Р. Рабинович
Обложка художника М. Н. Гарипова
Корректор Л. А. Урядова

РИСО УНЦ № 599/638—(75). Сдано в набор 8/IV 1974 г. НС 16073. Подписано к печати 4/II 1975 г. Усл. печ. л. 10.25. Уч.-изд. л. 11,53. Формат 60×90/16. Бумага «Типографская» № 2. Заказ 211. Тираж 800. Цена 1 р. 15 к.

РИСО УНЦ АН СССР, г. Свердловск, К-49, Первомайская, 91.
Типография изд-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, пр. Ленина, 49.