АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

# ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

СВЕРДЛОВСК

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Вып. 94 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1975

# ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

СВЕРДЛОВСК

УДК 581.15+582.4+581.5+581.9

**Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений.** Сб. статей. Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

В сборнике рассмотрены методы исследования внутривидовой изменчивости древесных растений, а также закономерности внутривидовой изменчивости берез секции Albae в связи с широтной зональностью. Приведены результаты изучения индивидуальной изменчивости морфологических признаков листьев у дикорастущих видов костяники и купальницы европейской при введении ее в культуру. Описаны уровень эндогенной изменчивости тополей подрода Leuce и их гибридов, индивидуальная изменчивость спорогенных клеток сосны обыкновенной в зависимости от условий произрастания. Показана дифференциация потомства растений барбариса обыкновенного по окраске листьев, характеру роста и развития сеянцев, а также дифференциация роста географических культур ели.

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

**Ответственный редактор П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ**

© **УНЦ АН СССР, 1975**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ 1975

УДК 581.15+581.5+582.4

*С. А. МАМАЕВ*

# ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Число публикаций, в которых приводятся материалы о внутривидовой изменчивости древесных растений, быстро растет. Ежегодно появляется не менее 100—200 специальных работ, посвященных различным аспектам этой проблемы. Особенно большое внимание уделяется при этом географической и индивидуальной изменчивости. Наиболее широко ведутся исследования в СССР, ГДР, ФРГ, Польской Народной Республике, Чехословацкой Социалистической Республике, США, Канаде, Японии, Швеции. Такой интерес к внутривидовой изменчивости объясняется прежде всего ее значением для лесной селекции. Любой учебник по селекции древесных пород начинается с указания на необходимость оценки фонда естественной генетической изменчивости изучаемого вида.

Очень большое значение имеет методика оценки внутривидовой изменчивости при работах по биосистематике. Биосистематическое исследование неотделимо от изучения внутривидовой изменчивости. Однако в литературе трудно найти специальную работу, в которой бы более или менее полно рассматривался весь комплекс вопросов методики исследования внутривидовой изменчивости и обосновывались ее ведущие принципы. В то же время в методических подходах еще много трудных вопросов, требующих специальной разработки. Так, у исследователя обычно нет ясности даже в отношении последовательности, необходимой при изучении изменчивости признаков. До сих пор излишнее внимание уделяется описанию так называемых селекционных «форм», отличающихся от других особей чаще всего одним основным признаком. Нет общепринятого мнения о том, насколько велико может быть варьирование отдельных признаков в зависимости от формы изменчивости. Да и само понятие о формах изменчивости не всегда правильно используется. Имеются

и другие, не менее важные недостатки в области методологии данной проблемы.

На наш взгляд, наступило время сформулировать основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений. Они сводятся к следующим основным требованиям:

1) при изучении внутривидовой изменчивости следует основываться на популяционной структуре вида;

2) изменчивость необходимо исследовать по ее отдельным формам;

3) изучение форм должно проводиться в определенной последовательности;

4) у особей вида нужно изучать признаки различных групп (категорий);

5) оценка изменчивости должна заключаться в установлении амплитуды изменчивости признаков и ее закономерностей;

6) исследовать коррелятивные связи необходимо между отдельными признаками и группами их и на этой основе выявлять внутривидовые систематические единицы.

## ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА

Внутривидовую изменчивость нельзя правильно оценивать без учета специфической популяционной структуры вида. Вид представляет собой определенную демографическую категорию, он состоит из массы особей, объединенных по частям ареала в своеобразные хорологические формирования, которые характеризуются некоторым генетическим единством. Поэтому изменчивость следует изучать именно на фоне таких формирований, предполагая, что любая особь, отличающаяся каким-либо признаком от массы других, на самом деле представляет неотъемлемый элемент популяции. При этом она занимает определенное место в иерархии внутривидовых структур. Дендрологи прошлого недооценивали этого положения и в системе вида нередко ставили рядом таксоны совершенно разного плана. Так, Хеги (Hegi, 1908) расчленял *Pinus silvestris* L. на пять разновидностей: var. *fastigiata* Carr. — с узкопирамидальной кроной, встречается в разнообразных местоположениях; var. *monticola* Schröter — приурочена к горным массивам Европы; var. *genuia* Heer — типичная форма; var. *engadinensis* Heer — энгадинская сосна, произрастает в отдельных районах Западной Европы; var. *hamata* Steven — крючковатая сосна, произрастает в горах Кавказа и Малой Азии. Как видно, в этой классификации эклектически соединены элементы самых различных рангов.

Но и в современной литературе такого типа подход весьма распространен. В большинстве работ по дендрологии

необходимость популяционной концепции при оценке внутривидовой изменчивости не учитывается. В них сплошь и рядом можно встретить классификации, почти не отличающиеся от приведенной выше, только набор вариаций несколько шире.

При селекционных работах исследователь сосредоточивает свое внимание на особях, резко отличающихся от основной массы деревьев вида. Однако не следует забывать, что такие экземпляры характеризуют лишь крайние значения признака, особенности варьирования которого описываются, как правило, кривой нормального распределения. Если распределение сильно отличается от нормального, то это свидетельствует или о недостаточном числе изученных экземпляров вида, или о проявлении гибридогенной изменчивости. Правда, в насаждении можно встретить резкие отклонения от типа — мутации. Они стоят за пределами нормального варьирования и не связаны переходами с особями популяции. Мутантные формы, в противоположность «обычным» вариациям, зачастую характеризуются несколько сниженной жизнеспособностью. Таковы «змеевидные» вариации у ели обыкновенной и сибирской, пурпурнолистные — у барбариса обыкновенного, клена остролистного и других видов, карликовые — у многих древесных пород, густокронные (типа «ведьминой метлы») — у сосны обыкновенной и т. д. Эти случайные незакономерные элементы популяции представляют собой инородные включения в нее, по этой причине они элиминируются и встретить их в естественном насаждении можно чрезвычайно редко. В то же время особи, характеризующиеся крайними значениями признака на кривой нормального распределения, являются закономерными компонентами популяции. Их можно обнаружить в любой популяции вида, по существу, в любой части ареала.

## ФОРМЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Важнейшим условием объективной оценки закономерностей внутривидовой изменчивости является изучение ее отдельных форм. На основе литературных данных и специальных исследований нами было выделено шесть основных форм внутривидовой изменчивости древесных растений (Мамаев, 1972): 1) индивидуальная, 2) половая, 3) временная (хронографическая), 4) экологическая, 5) географическая, 6) гибридогенная. Кроме того, выделена эндогенная изменчивость, возникновение которой обусловлено дифференциацией признаков в пределах организма растения.

Вычленение и описание каждой из этих форм является важнейшей задачей исследователя. Смешение различных

категорий недопустимо. Однако следует иметь в виду большую сложность классификации изменчивости. В природе наблюдается взаимопроникновение отдельных типов изменчивости, наслоение их друг на друга, а также определенная условность их разграничения. Так, географическая изменчивость тесно переплетается с экологической и географическая клина признака в то же время является экологической. На проявлении индивидуальной изменчивости отражается сложная флюктуация экологических факторов. Гибридогенная форма может быть смешана с индивидуальной. Классификацию изменчивости следует понимать как схему и подходить к ней творчески.

Вычленение формы изменчивости того или иного признака — сложная, но выполнимая задача. Например, при разделении географической и экологической изменчивости следует учитывать существование в первом случае хорологической дифференциации вида, обусловленной более четким проявлением генетико-автоматических процессов, образованием пространственных хиатусов между отдельными популяциями вида, наличием природно-климатических различий между ними, во втором — эти факторы играют гораздо меньшую роль.

При разделении гибридогенной и индивидуальной изменчивости необходимо предварительно оценить ареалы близкородственных видов и установить возможность возникновения зон интрогрессивной гибридизации (Бобров, 1944; Правдин, 1970; Andersson, 1949). Эти зоны достаточно хорошо выявлены у некоторых видов, например *Picea* (Бобров, 1944), *Larix* (Коропачинский, Милютин, 1964), однако у отдельных видов это сделать гораздо сложнее. Утверждение о легкой скрещиваемости и повсеместном образовании гибридов между *Betula pubescens* Ehrh. и *B. verrucosa* Ehrh. в последнее время подвергается сомнению (Юркевич, Чубанов, 1969; Махнев, 1971; Jentys-Szaferowa, 1950; Clausen, 1962); то же самое и в отношении видов Salix (Скворцов, 1968). Поэтому для выявления гибридогенной изменчивости необходимы специальные исследования, с применением различных методик и, прежде всего, с использованием метода прямой гибридизации.

## ЭТАПЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Принцип поэтапного исследования изменчивости, несмотря на его кажущуюся бесспорность, применяется на практике довольно редко. В то же время при изучении внутривидовой изменчивости во всех случаях необходимо идти от частного к общему, но не наоборот. Следует придерживаться

трех этапов исследования: 1 — изучение эндогенной изменчивости, 2 — изучение внутрипопуляционной изменчивости, 3 — изучение межпопуляционной (надпопуляционной) изменчивости.

На первом этапе дается оценка характера и степени варьирования признаков в пределах организма. У древесных растений в пределах кроны значительной изменчивости подвержены размеры (нередко — и форма) листьев, форма и размеры плодов и семян. Очень сильно варьируют размеры годичных побегов и междоузлий, а также показатели, характеризующие физиологическое состояние организма, содержание различных органоидов и т. д. Относительно слабо варьируют размеры пыльцевых зерен, окраска семян и цветков. На основе полученных данных об амплитуде эндогенной изменчивости (расчет делается по величине коэффициента вариации признака С, %) рассчитывается количество выборок с одной модели, которое является репрезентативным для оценки среднего значения признака.

На втором этапе производится оценка различных форм внутрипопуляционной изменчивости. Вначале анализируется индивидуальная изменчивость. С этой целью закладываются опытные участки в однотипных одновозрастных насаждениях и изучается характер варьирования и его амплитуда. Одновременно выявляются половые формы у видов, характеризующихся четкой двудомностью,— тополей, ив и других пород. Исследуется распределение по половым типам у представителей семейства *Pinaceae*. Целесообразно разделение деревьев на семь типов: *А* — женские индивидуумы (мужские колоски почти отсутствуют, абсолютно преобладают женские); *Б* — мужские индивидуумы (абсолютное преобладание мужских шишек по всей кроне, женские — единичны); *В* — индивидуумы с явным преобладанием женских шишек, мужские колоски только на нижних, реже средних ветвях; *Г* — индивидуумы с явным преобладанием мужских шишек; *Д* — экземпляры с малым числом генеративных органов обоего пола; *Е* — индивидуумы с большим количеством генеративных органов обоего пола; *Ж* — особи, не образующие генеративных органов. Эта шкала отражает и специфику сексуализации дерева, и интенсивность образования генеративных органов.

После анализа индивидуальной формы изучается экологическая изменчивость. Для этого в пределах одной популяции подбирается экологический ряд одновозрастных насаждений. За экологическую единицу в данном случае целесообразно принимать не отдельные типы леса, а группу типов леса.

Исследования показывают, что различия условий местообитания, определяемые уровнем расхождения в масштабе низшей лесотипологической единицы, мало значимы для внутривидовой дифференциации и специфики варьирования

признаков у древесных растений (Мамаев, 1972). Особенности проявления внутривидовой изменчивости обусловливаются более масштабным градиентом среды, который отражен в лесотипологических единицах более высокого ранга.

Исследование индивидуальной, половой и экологической изменчивости производится на фоне возрастной дифференциации древостоя. Во избежание ошибок в оценке изменчивости необходимо использовать одновозрастные насаждения (деревья), как правило, VI—VII классов возраста, когда большинство признаков стабильно. У более молодых деревьев может наблюдаться неопределенное (незакономерное) варьирование ряда признаков, особенно относящихся к репродуктивной сфере. У старых особей такое варьирование обусловлено начинающимся отмиранием отдельных структур или ослаблением интенсивности жизненных процессов. Поэтому наиболее удобно изучение внутривидовой изменчивости на экземплярах VI—VII, реже V—VIII классов возраста.

Может возникнуть необходимость изучения изменчивости и во времени (хронографической). Это большая и сложная задача. Для ее выполнения подбирается возрастной ряд насаждений, произрастающих в одном природном районе, в одинаковых условиях местообитания. Элементы возрастного ряда должны различаться между собою на один-два класса возраста.

На третьем этапе анализируется межпопуляционная изменчивость, к которой относится географическая форма. Составляются географические ряды на основе изучения отдельных пунктов произрастания того или иного вида. Эти пункты должны находиться во всех наиболее типичных районах ареала. Ряды строятся как в широтном, так и в меридиональном направлениях в зависимости от величины области распространения вида. Некоторые примеры таких рядов для *Pinus silvestris* и *Picea obovata* приведены нами ранее (Мамаев, 1972).

В результате сравнения варьирования признаков и генотипической структуры насаждений в отдельных пунктах произрастания определяется степень обособленности различных древостоев и на этой основе выявляется популяционная структура исследуемой части ареала вида.

Однако межпопуляционную изменчивость представляет не только географическая форма изменчивости. В ряде случаев отдельные популяции возникают в результате экологических различий между отдельными близко расположенными частями ареала. Такая картина наблюдается в горных районах, где отмечается высокая степень генетической изоляции лесных массивов, а также и на равнинной территории у видов с низким уровнем панмиксии.

## КОМПЛЕКСНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП

В соответствии с методом исследования (например, анатомическим, цитологическим, биохимическим и т. д.) при изучении внутривидовой изменчивости за основу берется какая-либо одна группа признаков. Однако оценка изменчивости вида по признакам одной группы не дает полного и правильного представления о внутривидовой дифференциации, степени и направлении варьирования. В результате появляются представления о «морфологических», «химических», «цитологических» и других внутривидовых таксонах. Хотя и нельзя отрицать их определенную практическую ценность, тем не менее трудно признать все такие таксоны в качестве элементарных систематических единиц, структурных отдельностей вида. Необходима комплексная оценка всех признаков и свойств вида. Конечно, вряд ли возможен полный учет всех основных признаков, однако параллельное изучение отдельных показателей, характеризующих основные группы признаков, вполне достижимо. В связи с этим можно предложить выделение трех основных групп (категорий) признаков:

А. Структурные — характеризуют форму и размеры органа или его элемента. К ним относятся анатомические и морфологические показатели.

Б. Функциональные — характеризуют особенности жизненных функций организма (интенсивность физиологических процессов, специфику развития и роста, и т. д.).

В. Качественные (химические) дают представление о химическом составе тканей.

Из каждой из указанных групп берутся наиболее важные признаки. Их набор специфичен для каждого вида растений. Кроме того, подбор признаков зависит и от сложности методики их оценки, а также от возраста моделей, условий местопроизрастания и т. д. Не пытаясь исчерпать все возможные варианты исследования, можно предложить, например, такой перечень основных признаков для пихты сибирской:

А — высота и диаметр ствола, протяженность, ширина и форма кроны, длина, ширина и высота хвои, число игл на 1 *пог. см* длины побега по годам, размеры проводящего цилиндра и смоляного канала, количество, длина и вес шишек, количество чешуй и семян, вес семян, структура коры, размеры пыльцевого зерна;

Б — прирост побегов, начало весенних фенофаз, динамика роста 1—2-летних сеянцев, термостойкость семян, их жизнеспособность, повреждаемость особей;

В — содержание хлорофилла в хвое, окраска семенных чешуй, состав живицы.

Как видно, в этом перечне преобладают структурные при-

знаки. Они более доступны и дают возможность получить массовый материал.

Для видов берез наиболее подходящим является примерно следующий набор:

А — высота и диаметр ствола, протяженность, ширина и форма кроны, длина, ширина и степень изрезанности листьев, длина черешка, количество листьев на побеге, количество устьиц, толщина листовой пластинки, количество и размеры сережек, форма и размер плодовых чешуй, величина семян, размеры крылаток, структура коры, размеры пыльцевого зерна, число хромосом;

Б — начало весенних фенофаз, срок пожелтения и опадения листьев, динамика роста сеянцев, термостойкость семян, их жизнеспособность, повреждаемость особей;

В — содержание хлорофилла в листьях, окраска коры.

Здесь также преобладают структурные признаки.

## АМПЛИТУДА ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ

Основным результатом изучения варьирования признаков является установление их амплитуды изменчивости.

Когда речь идет о признаках, которые сложно оценить с помощью количественных характеристик, применяется метод визуального сравнения. Например, амплитуда окраски хвои у ели колючей варьирует от темно-зеленой до голубовато- и серебристо-сизой, форма ствола у клена ясенелистного — от прямостоящей до сильно изогнутой и так далее. Однако большую часть признаков довольно трудно оценить альтернативно, но они хорошо описываются количественными методами. Кроме того, многие из тех признаков, которые обычно считаются альтернативными, также являются количественными. Между крайними значениями показателей окраски хвои или формы ствола обычно имеется масса переходов, что заставляет применять количественные характеристики.

Амплитуда изменчивости количественных признаков определяется по величине коэффициента вариации (С, %). Многие исследователи, особенно систематики, оценивают амплитуду по лимитам абсолютных значений признаков, другие — по величине квадратического отклонения.

Вряд ли это правильно, поскольку указанные методы не позволяют абстрагироваться от условий местопроизрастания, видовой специфики организма, возраста особей и других превходящих факторов. В то же время величина коэффициента вариации мало зависит от них и показывает амплитуду изменчивости в ее «чистом» виде.

При расчете коэффициента вариации следует помнить о необходимости последовательности в изучении любого показателя, о чем говорилось выше. Вариационный ряд для оцен-

ки эндогенной изменчивости строится на основе данных по отдельным измерениям в пределах организма, для оценки индивидуальной изменчивости он формируется уже на основе средних по отдельным моделям. В практике исследований очень часто при изучении индивидуальной изменчивости в состав вариационных рядов включаются все измерения, которые характеризуют по существу отдельные органы и эндогенную изменчивость, а не средние данные по моделям. Это нецелесообразно.

Одним из важных вопросов, с которым сталкивается исследователь при использовании результатов своих расчетов коэффициентов вариации, является проблема оценки величины коэффициента. Что означает, например, величина С, равная 10 или 15%? Много это или очень мало? Существенна ли разница между амплитудой варьирования, оцениваемая, допустим, величиной $C=3—5\%$? Разные авторы дают неодинаковый ответ. Некоторые из них считают, что амплитуда изменчивости, характеризуемая величиной $C=10\%$, весьма высока; другие, наоборот, считают ее незначительной. Многие исследователи придают большое значение различиям в варьировании органов, достигающим 3—5%. Подобные спорные вопросы могут быть разрешены лишь с помощью эмпирических данных, путем многочисленных расчетов коэффициентов вариации для различных признаков. Мы провели такие расчеты для ряда видов древесных растений лесной зоны СССР и рекомендовали на этой основе эмпирическую шкалу уровней изменчивости признаков:

| Уровень | $C$, % |
|---|---|
| Очень низкий | до 7 |
| Низкий | 7—12 |
| Средний | 13—20 |
| Высокий | 21—40 |
| Очень высокий | более 40 |

Исследования показывают, что уровень изменчивости связан со способом измерения признака — линейные размеры органа характеризуются, например, в 2—3 раза меньшим уровнем изменчивости, чем весовые. Специфически высокой вариабельностью отличаются признаки, определяющие число органов: при их математической интерпретации нужен особый подход.

Одним из важных законов изменчивости является совпадение уровней изменчивости большинства признаков у различных видов деревьев и, более того, у представителей различных родов и даже семейств. Изменчивость признакоспецифична, но не видоспецифична. Знание этого правила позволяет предварительно оценивать уровень изменчивости признака у одного вида растений на основе экстраполяции

данных другого вида. Приведем данные об уровнях изменчивости некоторых признаков у лесных деревьев:

| | |
|---|---|
| Высота ствола | — низкий и средний |
| Диаметр ствола | — средний |
| Относительная высота | — средний |
| Протяженность кроны | — высокий |
| Ширина кроны | — высокий |
| Длина листьев | — средний и низкий |
| Обилие плодоношения | — очень высокий |
| Длина шишек | — низкий и средний |
| Вес шишек | — высокий |
| Вес семян | — средний |
| Окраска семян | — высокий |
| Содержание семян в шишке | — очень высокий |
| Высота апофиза у видов *Pinus* | — высокий |
| Количество смоляных каналов в хвое у видов *Pinus* | — средний |
| Линейные размеры клеток хвои | — низкий |
| Линейные размеры пыльцевых зерен | — очень низкий |
| Длина проростков | — низкий |

Представление об уровне изменчивости необходимо при расчете репрезентативного числа моделей или измерений, нужных для получения средних величин признака. Используя известную формулу $n = \frac{C^2}{p^2}$ и приведенную шкалу, можно рассчитать, например, что для оценки средней величины пыльцевого зерна достаточно иметь 10—15 модельных деревьев, а для получения сведений о содержании семян в шишке — не менее 60—70 моделей (при 5% точности) и т. д.

Следует подчеркнуть, что существенность различий сравниваемых величин коэффициентов вариации того или иного признака зависит от уровня его изменчивости. Если признак варьирует на низком уровне, то расхождение вариантов опыта по величине $C=3—5\%$ нужно считать весьма значительным. Если же признак варьирует на очень высоком уровне, то разница даже в 10% будет несущественной.

## КОРРЕЛЯЦИЯ ПРИЗНАКОВ

В силу генетических причин различные признаки растения могут быть скоррелированы между собой, а могут и не показывать какой-либо связи. Лесные селекционеры упорно пытаются установить взаимосвязи между признаками даже там, где их нет. В любом труде по лесной селекции, как уже отмечалось выше, описаны так называемые внутривидовые формы, у которых хозяйственно важные признаки сцеплены в генотипе с второстепенными, благодаря чему можно по некоторым внешним показателям определить качество семян,

наследственные особенности роста и развития, устойчивость к заболеваниям и т. д. В ряде случаев эти закономерности справедливы, но во многих случаях они мало обоснованы. Прав А. С. Яблоков (1965), который рекомендует при отборе лучших рас деревьев использовать в основном прямые признаки, т. е. на которые направлена селекция. Однако поиски корреляций признаков могут дать много полезного. При этом следует ориентироваться на возможность взаимной корреляции прежде всего в пределах групп родственных признаков, объединяющихся в плеяды (Терентьев, 1959). Ранее нами (Мамаев, 1970) было показано, что между группами признаков корреляции обычно слабы или отсутствуют. Так, почти нет взаимосвязи между признаками, характеризующими, с одной стороны, форму или окраску семян и, с другой — особенности роста и развития растения. Нет корреляции между особенностями шишек у сосны, ели и других пород и спецификой роста и т. д. Но исследования корреляций следует продолжать. При этом целесообразно использовать предложенную нами схему изучения корреляций и шкалу оценки тесноты связи между признаками.

Во избежание ошибок при исследовании взаимосвязи признаков и получения артефактов нужно производить расчет коэффициента корреляции в пределах популяции одновременно не менее чем на трех отдельных опытных насаждениях, одного возраста и произрастающих в однотипных местообитаниях. Как показали наблюдения, оценка связи по одному насаждению дает большую ошибку. Исключение составляют случаи, когда теснота связи очень высока, например корреляция между высотой и диаметром дерева ($r>0{,}50$) или между длиной и шириной шишки. Обычно взаимосвязи в популяциях лесных деревьев отличаются низкой теснотой, что, кстати, не всегда учитывают исследователи, стремящиеся установить величину корреляции обязательно более $\pm 0{,}50$. Для лесных популяций достаточно тесной связью должны считаться и корреляции на уровне $r<\pm 0{,}50$. Это определяется спецификой лесных древостоев — высокой степенью дифференциации микросреды, большой генетической гетерогенностью, продолжительностью жизни деревьев. Можно предложить следующую шкалу для оценки уровня корреляции признаков в популяциях древесных растений:

| Степень связи | Величина коэффициента корреляции $r_{ср}$ |
|---|---|
| Связь между признаками совершенно достоверная . . . . . | $>0{,}35$ |
| Связь имеет среднюю тесноту . . . . | 0,25—0,35 |
| Связь слабая . . . . . | 0,15—0,25 |
| Связь отсутствует . . . . . | 0,15 |

Как видно, даже при средней величине коэффициента корреляции, равной 0,15—0,25, еще возможно наличие взаимосвязи между признаками. Подчеркнем еще раз, что имеется в виду среднее значение *r*, полученное не менее чем в трех микропопуляциях.

На основе установления взаимосвязи признаков в популяции выделяются определенные морфобиологические группы, а затем проводится их детальное исследование. Нередко исследователь, однако, сталкивается с отсутствием подразделения популяции на более мелкие категории и с проявлением независимого варьирования признаков.

## ЛИТЕРАТУРА


Бобров Е. Г. Об особенности флоры эрратической области. (Один из путей формообразования.) — Сов. бот. 1944, № 2.

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.

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

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., «Наука», 1972.

Махнев А. К. Изменчивость генеративных органов березы в связи с эколого-географическими и генетическими факторами.— Эколого-географические факторы и внутривидовая изменчивость древесных растений. Труды Ин-та экологии, 1971, вып. 82.

Правдин Л. Ф. Генетика и селекция в лесоводстве.— Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, «Карелия», 1970.

Скворцов А. К. Ивы СССР. Систематический и географический обзор. М., «Наука», 1968.

Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд.— Вестн. ЛГУ, 1959, вып. 9.

Юркевич И. Д., Чубанов К. Д. Хромосомные числа некоторых форм берез.— Докл. АН БССР, 1969, т. 13, № 7.

Яблоков А. С. Лесосеменное хозяйство. М., «Лесная промышленность», 1965.

Andersson E. Introgressive hybridization. N. J., 1949.

Clausen K. E. Introgressive hybridization between two Minnesota Birches.— Silvae Genetica, 1962, Bd 2, Hf. 5/6.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München, 1908.

Jentys-Szaferowa J. Analysis of the collective species *Betula alba* L. on the basis of leaf measurements.— Bull. Acad. Polon. Sci. Lettres (Cracovie), Ser. B, 1950, part II.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ 1975

УДК 581.15+582.4

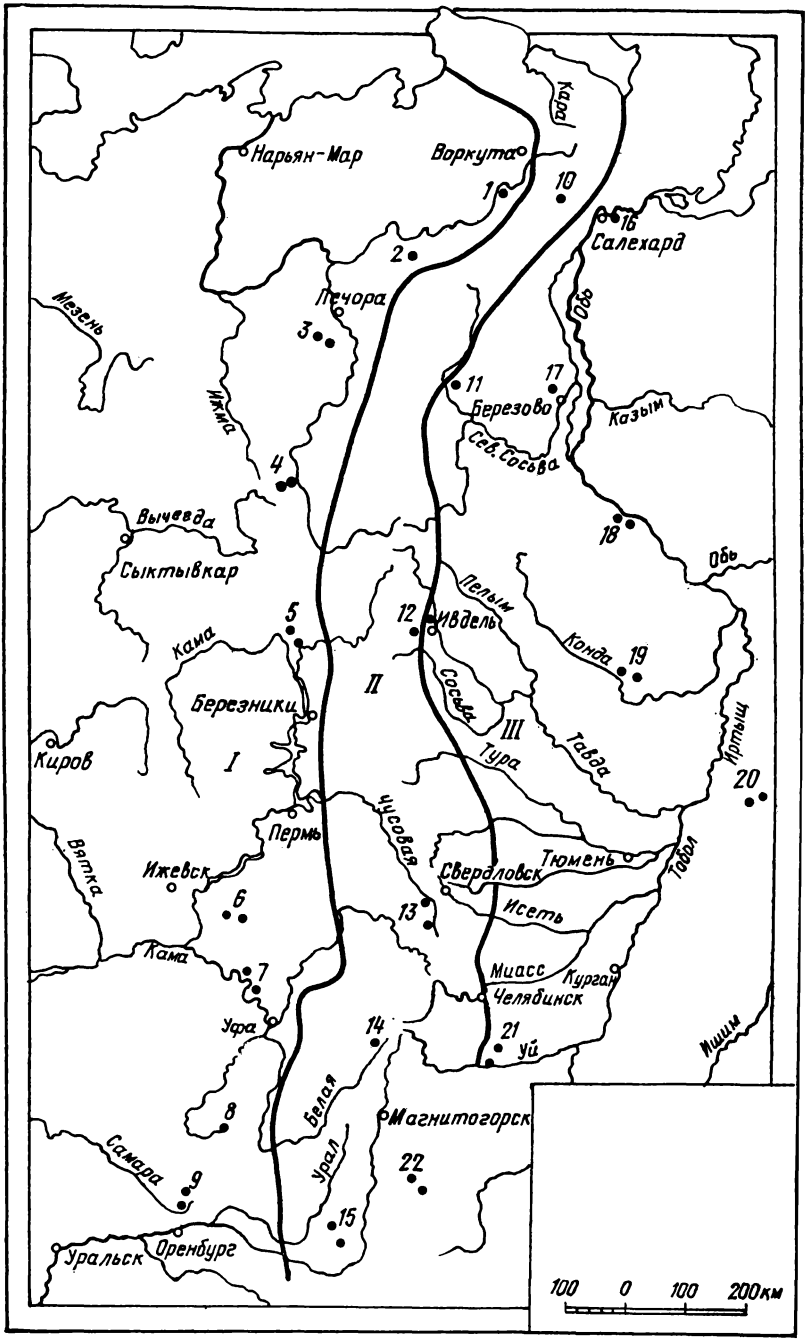
*А. К. МАХНЕВ*

# ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ У БЕРЕЗ СЕКЦИИ ALBAE НА УРАЛЕ В СВЯЗИ С ШИРОТНОЙ ЗОНАЛЬНОСТЬЮ

Березы секции Albae представлены на Урале двумя широко распространенными видами: березой бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh, или *B. pendula* Roth.) и березой пушистой (*B. pubescens* Ehrh, или *B. alba* L.), а также березой извилистой (*B. tortuosa* Ldb.). в отношении таксономического ранга которой единого мнения нет. Некоторые ботаники (Ledebour, 1851; Крылов, 1937; Говорухин, 1937; Васильев, 1969; Jentys — Szaferowa, 1950, и др.) считают, что береза извилистая является самостоятельным видом; другие (Regel, 1861; Winkler, 1904; A. Löve, D. Löve, 1944; Куваев, 1969; Махнев, Мамаев, 1972), учитывая постепенность перехода березы пушистой в березу извилистую, т. е. отсутствие между ними явно выраженного хиатуса, ставят под сомнение правомерность выделения последней в самостоятельный вид.

Еще более проблематичен сам факт выделения и распространения на Урале так называемых мелких видов, относящихся к секции Albae, среди которых можно назвать березы: Кузьмищева (*B. kusmisscheffii* (Regel) Sukacz.), Литвинова (*B. litwinowii* Doluch.), внизотогнутую (*B. recurvata* (Ig. Vassil) V. Vassil.), мелкочешуйную (*B. mikrolepis* Ig. Vassil.), плосколистоватую (*B. platyphylloides* V. Vassil.) и др. Наличие перечисленных и некоторых других мелких видов березы на Урале указывается В. Н. Васильевым (1969).

Придерживаясь точки зрения Н. И. Вавилова (1931), Е. Н. Синской (1948), С. А. Мамаева (1970), Л. Ф. Правдина (1965), И. В. Райта (цит. по Wright, 1962) мы рассматриваем вид как сложную полиморфную систему, представленную рядом географически замещающих друг друга популяций. В работах упомянутых авторов показано, что системный подход к изучению видов дает объективные предпосылки


Нарьян-Мар
Воркута
Кара
Салехард
Печора
Мезень
Обь
Ижма
Березово
Казым
Сев. Сосьва
Вычегда
Сыктывкар
Обь
Пелым
Ивдель
Кама
Конда
Березники
Сосьва
Киров
Тура
Тавда
Иртыш
Чусовая
Пермь
Вятка
Ижевск
Свердловск
Тюмень
Тобол
Исеть
Кама
Миасс
Курган
Челябинск
Уфа
Уй
Ишим
Белая
Магнитогорск
Самара
Урал
Уральск
Оренбург
I
II
III
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
100 0 100 200км

для критической оценки таксономического ранга выделенных форм, в том числе и тех, которые описаны как виды. Данная работа является продолжением цикла исследований, результаты которых опубликованы ранее (Махнев, 1969, 1970, 1971, 1972), и посвящена следующим вопросам:

1) оценке амплитуды изменчивости отдельных групп признаков;

2) характеристике структуры популяций березы в связи с природно-климатическими особенностями районов расположения опытных участков;

3) принципам классификации внутривидовых структурных компонентов у березы и обоснованию схемы их размещения.

Материалы, положенные в основу работы, получены главным образом в 1968 г., в течение которого полевыми исследованиями были охвачены районы южной части Предуралья и все природно-климатические зоны Зауралья. В 1969 г. продолжены исследования в северной части Предуралья и некоторых горных районах Южного Урала. Частично использованы также материалы, полученные в 1966—1967 и 1970—1971 гг. Таким образом исследованы все природные районы Урала, включающего восточную окраину Русской равнины, собственно Горный Урал и западную окраину Западно-Сибирской равнины. В разные годы сбор гербарного материала проводился в период окончания созревания плодов (июль — сентябрь) и прекращения роста листьев.

Особенности внутривидовой изменчивости и структуры изучаемых видов березы анализировались по комплексу структурных признаков листьев, семянок и плодовых чешуек, т. е. частей растения, представляющих наибольший интерес в таксономическом отношении. Изучали также такие признаки, как диаметр деревьев на высоте груди и их высота, высота распространения по стволу грубой корки и трещин, окраска коры на стволах деревьев и др.

Большинство признаков оценивали путем измерений, а некоторые — визуально. В частности, для оценки степени опушенности плодовых чешуй использована следующая пятибалльная шкала: 1 — опушенность очень слабая (почти полное отсутствие волосков по краям чешуек), 2 — слабая (короткие

---

Рис. 1. Схема размещения опытных участков

*1* — Сейдинский, *2* — Интинский, *3* — Каджеромский (*А* и *Б*), *4* — Нижне-Омринский (*А* и *Б*), *5* — Чердынский (*А* и *Б*), *6* — Буренковский и Куединский, *7* — Бирский (*А* и *Б*), *8* — Стерлитамакский, *9* — Перволоцкий (*А* и *Б*), *10* — Полярный, *11* — Саранпаульский, *12* — Ивдельский (*А* и *Б*), *13* — Ревдинский и Полевской, *14* — Иремельский, *15* — Ново-Троицкий (*А* и *Б*), *16* — Салехардский, *17* — Березовский, *18* — Октябрьский (*А* и *Б*), *19* — Кондинский (*А* и *Б*), *20* — Ново-Александровский (*А* и *Б*), *21* — Троицкий (*А* и *Б*), *22* — Брединский (*А* и *Б*).

*I* — Русская равнина, *II* — Горный Урал, *III* — Западно-Сибирская равнина.

редкие волоски преимущественно на концах боковых лопастей), 3 — средняя (сравнительно густо расположенные средней длины волоски по нижнему краю и частично сверху боковых лопастей), 4 — сильная (многочисленные длинные волоски по краям боковых лопастей и частично средней лопасти), 5 — очень сильная (исключительно сильное опушение всей чешуйки).

Для характеристики внутривидовой изменчивости по признакам листьев и генеративных органов с каждого дерева брали и измеряли по три вполне развитые семянки и плодовые чешуйки и по четыре листа с коротких, обычно неплодоносящих побегов: два — средние и два — крайние по размерам. В выборку брали только полностью развитые листья. Исследованиями И. Иентис-Шаферовой (Ientys-Szaferowa, 1949), М. И. Биолабжеской и И. Трухановичевной (Bialobrzeska, Truchanowiczowna, 1960), Меницкого (1971) и других показано, что для изучения внутрипопуляционной изменчивости древесных растений по листьям и генеративным органам с каждой особи достаточно брать минимальное количество листьев или плодов (по 1—2 шт.). Увеличивая выборку до 3—4 шт., мы стремились при характеристике внутрипопуляционной изменчивости учесть наличие вариабельности в пределах особи, или эндогенной изменчивости (Мамаев, 1972).

На опытном участке гербарный материал для биометрической обработки собирался обычно с 20—25 особей каждого из встречающихся видов березы. В отдельных случаях количество моделей было несколько меньше или, напротив, достигало 100 шт. Сбор гербарного материала и описание моделей дополнялись массовыми наблюдениями с целью выявления общих тенденций в изменении структуры изучаемых популяций. Общее количество «моделей», использованных в данной работе, 1200 шт. с 36 опытных участков (рис. 1).

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ ОПЫТНЫХ УЧАСТКОВ

Изучаемый регион крайне неоднороден по климатическим, почвенно-гидрологическим условиям и в отношении орографии. Это обусловлено большой протяженностью территории Урала в меридиальном направлении (более 2 тыс. *км*) и наличием гор, пересекающих Евразию с севера на юг.

Уральские горы, несмотря на свою незначительную абсолютную высоту, являются естественным рубежом на границе Европы и Азии и тем самым вносят существенные коррективы в климат прилегающих территорий. Считается, что по степени континентальности климат к западу от Урала умеренно континентальный, а в районах восточнее Урала — резко континентальный. По мнению Б. П. Колесникова (1969),

на широте Среднего Урала, в его западной части, климат субконтинентальный, а в верхнем поясе горной полосы Урала—субокеанический. Существенные различия между ними наблюдаются и по ряду важных климатических показателей. В частности, в Зауралье существует «дождевая тень» протяженностью 600—800 *км*. В свою очередь, собственно Уральская горная страна значительно отличается по климату от прилегающих предгорий и равнин. По данным К. В. Кувшиновой (1968), во всех трех наиболее обширных частях Урала (Южном, Среднем и Северном) среднегодовое количество осадков в Зауралье на 16—30% меньше, а в горной части на 10—12% больше, чем в Предуралье. Более контрастно эти различия выражены на Южном Урале и менее — на Северном. По сумме положительных температур выше 10° С Предуралье и Зауралье отличаются мало, а в горной части этот показатель по сравнению с равнинами меньше на 17—33%.

В Предуралье и Зауралье представлены одинаковые ботанико-географические зоны (от тундровой на севере до степной на юге), а в горной части — их аналоги в виде высотных поясов (Горчаковский, 1966). Однако комплекс физико-географических условий и своеобразие истории развития растительности внесли определенную специфику в формирование характера растительности отдельных частей Урала. Это проявляется, например, в особенностях зональной структуры, которые выражаются в наличии широколиственнолесной подзоны только в Предуралье. В Зауралье она замещается подзоной предлесостепных сосново-березовых лесов. На Урале выражено смещение горных аналогов зональных подразделений к югу (Горчаковский, 1968).

В соответствии с особенностями изучаемых частей Урала имеются различия между ними по видовому составу флоры и распределению преобладающих формаций растительности.

Эколого-лесоводственная характеристика опытных участков, заложенных в господствующих типах леса (табл. 1), показывает, что на восточной окраине Русской равнины в лесной зоне преобладают сомкнутые еловые и елово-лиственничные леса с примесью березы и других древесных пород. Преобладание березы в составе отмечается только на отдельных участках. По мере продвижения на юг господство березы становится все более очевидным и достигает максимума в лесостепной зоне. Здесь береза сосредоточена в крупных массивах или колках, пространственная изоляция которых хорошо выражена. К югу, в степной зоне, степень пространственной изоляции березы сильно увеличивается — встречаются только отдельные изолированные участки ее на склонах долин, оврагов и в поймах рек.

Распространение растительности на западной окраине Западно-Сибирской равнины, помимо особенностей климата

| Провинция, область * | Опытный участок | Площадь, га | Рельеф, местоположение | Насаждение ** Состав, доминанты в подлеске и живом напочвенном покрове |
|---|---|---|---|---|
| | | | | Русская |
| Печорская тундровая | Сайдинский | 20 | Слабоволнистый, на высоком берегу в пойме р. Усы, уклон до 7° | 8Бп2Е; обильно карликовая береза, редко куртинами береза Сукачева |
| Печорская переходная от тундровой к северотаежной | Интинский | 30 | Слабоволнистый, повышенные участки чередуются с кочковатыми заболоченными понижениями | 5Е5Бп ед. С; местами карликовая березка, черника и хвощ (сор.[3]) |
| Печорская северотаежная | Каджеромский А | 10,5 | Слабоволнистый, возвышенные части | 4Е3Бп1С1Л; черника и голубика (сор.[3]), обильно зеленые мхи |
| | Б | 15 | Средневолнистый, верхняя часть всхолмленная, склон южной экспозиции | 1Бб3Бп3Л3Е; черника и брусника (сор.[2]), обильно зеленые мхи |
| Печорская среднетаежная | Нижнеомринский А | 10 | Всхолмленный, местоположение повышенное | 4Е2Бп2Бб2Ос ед. К; черника (Soc.), разнотравье |
| | Б | 12 | Всхолмленный, местоположение пониженное | 5Бп2Бб3Е; кислица (сор.[3]), зеленые мхи (Soc.) |
| Южно-Тиманская среднетаежная | Чердынский А | 40 | Ровный, пойма р. Колвы | 8Бп2Ос ед. Е, Бб; осоки, хвощ (сор.[3]) |
| | Б | 20 | Слабоволнистый, местоположение повышенное | 5Бб1Бп4Е; брусника, черника (сор[3]) |
| Камско-Уфимская, преимущественно южнотаежная | Буренковский | 150 | Ровный, пойма р. Пизь | 10Бп ед. Ол, В, Бб; разнотравье |
| | Куединский | 50 | Всхолмленный, местоположение повышенное, местами лога | 4Бб2Бп2Е1П1Ос; кислица (сор.[3]), разнотравье |

Таблица 1

**теристика опытных участков**

| Полнота | Почвенно-гидрологические условия | Тип леса | Характеристика березы | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Вид | Возраст, лет | Средний диаметр на высоте 1,3 м, см | Средняя высота, м | Бонитет |
| равнина | | | | | | | |
| 0,4; неравномерная | Тундровая, мелкоторфянистая глееватая; увлажнение избыточное | Елово-березовое мелколесье с подлеском из карликовой березки | Извилистая<br>Сукачева | 40<br>30 | 5,3<br>2 | 3,7<br>1,7 | $V^б$ |
| 0,6; неравномерная | Глеево-подзолистая суглинистая; влажная | Ельник черничнохвощовый | Пушистая | 60 | 11,6 | 7,5 | $V^а$ |
| 0,7 | Среднеподзолистая, супесчаная; свежая | Ельник зеленомошно-ягодниковый | Пушистая | 75 | 22,7 | 16,9 | IV |
| 0,7 | Сильноподзолистая, песчаная; свежая | Березняк черничнобрусничный | Бородавчатая | 70 | 15,2 | 13,8 | IV |
| 0,8 | Среднеподзолистая, суглинистая; свежая | Ельник-черничник | Бородавчатая | 75 | 28,5 | 24,7 | I |
| 0,8 | Подзолисто-болотная, суглинистая; свежевлажная | Березняк зеленомошно-кисличный | Пушистая | 70 | 20,0 | 21,6 | II |
| 0,7 | Скрытоподзолисто-болотная, суглинистая; свежевлажная | Березняк осоково-хвощовый | Пушистая | 65 | 19,0 | 18,4 | III |
| 0,75 | Сильноподзолистая, супесчаная; свежая | Березняк брусничночерничный | Бородавчатая | 60 | 21,1 | 17,7 | III |
| 0,6: неравномерная | Дерново-глеевая; свежевлажная | Березняк осоково-травяной, местами разнотравный | Пушистая | 80 | 33 | 20 | III |
| 0,8 | Дерново-подзолистая, супесчаная, в понижениях торфяно-болотистая; свежая | Березняк кисличноразнотравный, в понижениях березняк осоково-травяной | Бородавчатая | 70 | 30 | 28 | $I^а$ |

| Провинция, область * | Опытный участок | Площадь, га | Рельеф, местоположение | Насаждение ** Состав, доминанты в подлеске и живом напочвенном покрове |
|---|---|---|---|---|
| Белебеевская лесостепная с северного предела | Бирский А | 8,5 | Средневолнистый, местоположение пониженное в пойме лесной речки | 10Бп, местами куртины 5Бп5ББОл; осоки (Soc.), разнотравье |
| | Б | 10 | Средневолнистый, местоположение повышенное | 9Бб1Е ед. Бп; широколиственное разнотравье |
| Белебеевская лесостепная | Стерлитамакский | 50 | Волнистый, верхняя и средняя часть плато, местами лога | 6Бб2Д1Ил1Кл ед. Бп (Бп — в понижениях); широколиственное разнотравье, липа |
| Самаро-Илецкая степная | Перволоцкий А | 9 | Волнистый по склонам оврага | 10Бб ед. Ос; вишня кустарниковая, злаки |
| | Б | 7 | Слабоволнистый, пойма р. Гусихи | 10Б; осоки (сор.[3]) и широколиственное разнотравье |
| | | | Горный | |
| Центрально-Полярноуральская | Полярный | 20 | Гористый, южный склон горы Нядомбай-Из, 400—500 *м* над ур. м | 10Б; карликовая березка (Soc.) |
| Восточно-Приполярно-Уральская с восточного предела | Саранпаульский | 40 | Волнистый, высокий берег в пойме р. Хулги | 6К2Е2БП ед. Бб, Ос; березка карликовая, местами береза Сукачева, обильно ягодники и зеленые мхи |
| Восточно-Североуральская | Ивдельский А | 8 | Грядово-лощинный, выравненная средняя часть склона | 4Бб3Л2С1П ед. Е, Бп; ягодники (сор[3]), обильно зеленые мхи |
| | Б | 11 | Грядово-лощинный, пойма р. Ивдель | 4Бп2Бб2К2Е; хвощ лесной, кислица (сор[3]) |
| Центрально-Среднеуральская | Полевской | 20 | Грядово-лощинный, низина вдоль лесной речки, 300 *м* над ур. м | 10Бп ед. Ол; осоки, хвощ (сор.[3]) |

*Продолжение таблицы 1*

| Полнота | Почвенно-гидрологические условия | Тип леса | Характеристика березы | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Вид | Возраст, лет | Средний диаметр на высоте 1,3 м, см | Средняя высота, м | Бонитет |
| 0,6 | Торфяно-болотистая; сырая | Березняк осоково-травяной | Пушистая | 70 | 25,9 | 19,3 | III |
| 0,8 | Серая лесная, легкосупесчаная; свежая | Березняк разнотравный | Бородавчатая | 65 | 21,5 | 21,7 | II |
| 0,5 | Обыкновенный тяжелосуглинистый чернозем | Дубрава липово-снытьевая | Бородавчатая<br>Пушистая | 60<br>55 | 35,6<br>24,9 | 13,7<br>13,4 | IV |
| 0,65 | Обыкновенный маломощный чернозем | Березняк-вишарник | Бородавчатая | 50 | 25,3 | 13,3 | III |
| 0,7 | Торфянисто-болотная, сырая | Березняк осоково-травяной | Пушистая | 45 | 22,6 | 11,1 | IV |
| **Урал** | | | | | | | |
| 0,6 | Горно-тундровая глеевая; влажная | Березовое мелколесье с подростом из карликовой березки | Извилистая | 40 | 12,0 | 5,0 | V[а] |
| 0,6 | Глеево-подзолистая, супесчаная; свежевлажная | Ельник зеленомошно-ягодниковый | Пушистая<br>Бородавчатая<br>Сукачева | 60<br>60<br>30 | 15<br>15,8<br>3 | 13,9<br>15,3<br>2,5 | IV, 5<br>IV<br>— |
| 0,9 | Горно-подзолистая, суглинистая; свежая | Сосняк зеленомошно-ягодниковый | Бородавчатая | 70 | 25,5 | 26,9 | I[а] |
| 0,7 | Горно-дерново-лесная, суглинистая; свежевлажная | Березняк кисличнo-хвощовый | Пушистая | 70 | 20,2 | 19,3 | III |
| 0,8 | Торфяно-болотная; сырая, увлажнение проточное | Березняк осоково-травяной | Пушистая | 75 | 15,0 | 14,0 | IV, 5 |

| Провинция, область * | Опытный участок | Площадь, га | Насаждение ** | |
|---|---|---|---|---|
| | | | Рельеф, местоположение | Состав, доминанты в подлеске и живом напочвенном покрове |
| Центрально-Южноуральская | Иремельский | 15 | Гористый, горнолесной пояс горы Иремель, 600—700 м над ур. м., юго-восточный склон | 3Е3П2Бп1Бб1С ед. Л; зеленые мхи, кислица, ягодники (сор²) |
| Восточно-Южноуральская | Ново-Троицкий А | 7 | Всхолмленный, на платообразном возвышении, средняя часть склона, 350 м над ур. м | 9Бб1Ос; вишня кустарниковая (сор²) разнотравье |
| | Б | 6 | Платообразное возвышение, 550 м над ур. м, блюдцеобразное понижение | 9Бп1Бб; осоки (сор³) |
| | | | | З а п а д н о-С и б и р |
| Нижне-Обская северотаежная | Салехардский | 14 | Бугристый, на морской террасе | 6Б2Е2Л; карликовая березка, ивы (Soc.), местами береза Сукачева |
| | Березовский | 7 | Слабовсхолмленный, в средней и нижней частях склона, экспозиция юго-восточная | 4К2Е3Бп1О; голубика, брусника (Soc.), зеленые мхи |
| Сосьвинская среднетаежная | Октябрьский А | 15 | Ровный, местоположение пониженное | 7Б2Е1Л ед. К, Ос; зеленые, пятнами белые мхи, голубика, багульник (сор.³) |
| | Б | 11 | Слабовсхолмленный, в пойме р. Оби, местоположение повышенное | 5Бб1Бп2Е2К ед. Л, П; зеленые мхи, черника (Soc.) |
| Тавдино-Туринская южнотаежная | Ново-Александровский А | 30 | Слабоволнистый, верхняя и средняя части склона | 7Бб1Бп1Е1п; липа, ягодники (сор²), зеленые мхи (сор.¹) |
| | Б | 20 | Слабоволнистый, нижняя часть склона, в пойме лесной речки | 7Бп2Е1П; дерен белый (сор.²), осоки |

*Продолжение таблицы 1*

| Полнота | Почвенно-гидрологические условия | Тип леса | Характеристика березы | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Вид | Возраст, лет | Средний диаметр на высоте 1,3 м, см | Средняя высота, м | Бонитет |
| 0,75 | Дерново-горно-лесная, тяжелосуглинистая; свежая | Ельник-черничник | Пушистая | 70 | 25,5; | 17,5 | III |
| | | | Бородавчатая | 70 | 26,4 | 17,1 | III, 5 |
| 0,6 неравномерная | Горно-дерново-лесная, суглинистая; свежесухая | Березняк-вишарник | Бородавчатая | 35 | 29,4 | 13,5 | II,5 |
| 0,65 | Горная светло-серая лесная, супесчаная; свежевлажная | Березняк осоково-разнотравный | Пушистая | 50 | 24,9 | 13,3 | III |
| ская равнина | | | | | | | |
| 0,4 неравномерная | Тундровая слабоглеевая иллювиально-малогумусовая; сырая | Елово-березово-лиственничное мелколесье с подлеском из карликовой березки | Извилистая | 35 | 5,8 | 3,8 | $V^б$ |
| 0,7 | Подзолистая, суглинистая; свежевлажная | Кедровник зеленомошно-ягодниковый | Пушистая | 70 | 13,0 | 9,7 | V |
| 0,5 | Подзолисто-болотная, суглинистая; влажная | Березняк зеленомошно-ягодниково-багульниковый | То же | 65 | 14,8 | 11,7 | V |
| 0,7 | Подзолистая, суглинистая; свежая | Березняк-черничник | Бородавчатая | 75 | 20,9 | 18,2 | IV |
| 0,8 | Дерново-подзолистая, легкосуглинистая; свежая | Березняк липняковый | То же | 75 | 31 | 27 | $I^а$ |
| 0,7 | Торфяно-глеевая; влажная, с проточным увлажнением | Березняк приручейник | Пушистая | 75 | 23,5 | 22,9 | II |

| Провинция, область * | Опытный участок | Площадь, га | Рельеф, местоположение | Насаждение ** |
|---|---|---|---|---|
| | | | | Состав, доминанты в подлеске и живом напочвенном покрове |
| Сосьвинская среднетаежная | Кондинский А | 6 | Ровный, местоположение слабоповышенное | 10Б; обильно осоки |
| | Б | 7 | Ровный, местоположение повышенное на гриве | 9С1Бб; лишайники (Soc), брусника (сор.[3]) |
| Средне-Тобольская лесостепная | Троицкий А | 12 | Ровный, колки в незначительных блюдцеобразных понижениях | 10Бб ед. Ос; вишня кустарниковая, разнотравье |
| | Б | 15 | Ровный, колки по понижениям | 6Бп4Бб ед. Ос; разнотравье |
| Степная | Брединский А | 8 | Ровный, незначительное повышение | 5с5Бб ед. Ос; роза, вишня кустарниковая (сор.[3]) |
| | Б | 7 | Ровный, блюдцеобразные понижения | 4Бб4Бп2С; осоки, разнотравье |
| Центрально-Среднеуральская *** | Ревдинский | 20 | Грядово-лощинный, верхняя часть гряды, южный склон, 40 *м* над ур. м | 7Бб2Ос1Е ед. П, Л, Бп; широколиственное разнотравье |

* Название провинций и областей дается по А. Г. Чикишеву (1968).
** Обозначение видов древесных растений: Бб — береза бородавчатая, Бп — бере Л — лиственница Сукачева, Д — дуб черешчатый, Ос — осина, В — вяз гладкий, К —
*** Участок из Горного Урала.

и выравненности рельефа, существенно зависит от наличия на значительных пространствах вечной мерзлоты и сильной заболоченности (Г. Крылов, А. Крылов, 1969). В подзоне средней и северной тайги распространены сравнительно однородные по составу участки леса, в которых береза является примесью к сосне или, реже, ели и кедру. Особенность рассматриваемого района — наличие отдельных приподнятых участков (грив) среди пониженных и заболоченных пространств. Группы особей березы бородавчатой, произрастающие на отдельных гривах с сосной, хорошо изолированы.

*Окончание таблицы 1*

| Полнота | Почвенно-гидрологические условия | Тип леса | Характеристика березы | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Вид | Возраст, лет | Средний диаметр на высоте 1,3 м, см | Средняя высота, м | Бонитет |
| 0,75 | Торфяно-болотная; влажная | Березняк осоково-травяной | Пушистая | 70 | 11,2 | 8,2 | V |
| 0,4 | Подзолистая, супесчаная; свежая | Сосняк-беломошник | Бородавчатая | 60 | 20,0 | 12,8 | IV, 5 |
| 0,6 | Черноземно-выщелоченная, супесчаная; свежая | Березняк-вишарник | Бородавчатая | 60 | 32,2 | 15,1 | IV |
| 0,65 | Переходная от черноземно-выщелоченной к лугово-болотной | Березняк травяной | Пушистая | 65 | 22,8 | 13,1 | IV, 5 |
| 0,6 | Чернозем южный, среднемощный, суглинистый с супесью | Березняк-вишарник | Бородавчатая | 65 | 32,0 | 18,7 | II, 5 |
| 0,4 неравномерная | Лугово-черноземная; свежевлажная | Березняк травяной | Пушистая | 60 | 20,1 | 13,3 | IV, 5 |
| 0,7 | Горно-дерново-сильноподзолистая; свежая | Березняк разнотравный | Бородавчатая | 85 | 33,0 | 25,0 | II |

за пушистая, С — сосна обыкновенная, Е — ель сибирская, П — пихта сибирская, сосна сибирская, Кл — клен остролистный, Ол — ольха серая, Ил — вяз шершавый.

Расселение березы в лесостепной и степной зонах Зауралья аналогично соответствующим зонам Предуралья. Однако нередко в Зауралье березовые «острова» и колки приурочены к блюдцеобразным засоленным понижениям — «сорам», периодически заполняемым водой, что особенно выражено в районе Тургайской впадины.

На территории Горного Урала опытные участки закладывались во всех высотных поясах, но нами использованы материалы только из горно-лесного пояса. Горно-лесные участки, помимо других показателей, отличаются и по высоте

| № признака | Признак | Береза извилистая | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Опытные | | | | |
| | | Сейдинский | Ингинский | Каджеромский (А) | Нижне-Омринский (Б) | Чердынский (А) |
| 1 | Длина пластинки листа | 26,4 | 19,6 | 24,0 | 25,6 | 20,7 |
| 2 | Ширина листа | 25,3 | 22,0 | 22,9 | 27,9 | 26,2 |
| 3 | Индекс пластинки листа | 12,8 | 11,7 | 12,2 | 12,8 | 11,4 |
| 4 | Относительное удаление широкой части пластинки листа | 13,4 | 21,0 | 11,9 | 16,7 | 14,7 |
| 5 | Угол основания пластинки листа | 14,9 | 19,2 | 13,5 | 17,2 | 18,9 |
| 6 | Оттянутость вершины листа | 25,7 | 21,6 | 25,5 | 18,5 | 25,3 |
| | Среднее для признаков листьев | 19,8 | 19,2 | 18,3 | 19,8 | 19,6 |
| 7 | Длина орешка | 14,4 | 15,7 | 11,4 | 13,8 | 12,5 |
| 8 | Ширина орешка | 12,8 | 13,4 | 16,3 | 14,3 | 12,6 |
| 9 | Ширина семянки | 17,6 | 18,0 | 18,8 | 18,9 | 18,2 |
| 10 | Высота крыльев | 14,9 | 10,2 | 13,7 | 12,3 | 13,8 |
| 11 | Индекс орешка | 17,9 | 15,0 | 19,1 | 16,0 | 19,7 |
| 12 | Отношение ширины семянки к ширине орешка | 20,0 | 17,8 | 18,1 | 15,9 | 18,9 |
| 13 | Отношение высоты крыльев к длине орешка | 7,4 | 9,1 | 8,4 | 10,3 | 8,6 |
| 14 | Длина плодовой чешуйки | 17,2 | 18,9 | 17,2 | 15,6 | 12,7 |
| 15 | Ширина чешуйки | 17,5 | 17,2 | 17,8 | 15,7 | 10,1 |
| 16 | Длина средней лопасти чешуйки | 28,1 | 25,9 | 25,8 | 30,4 | 25,6 |
| 17 | Угол между боковыми лопастями чешуйки и ее основанием | 11,9 | 17,5 | 10,3 | 11,1 | 14,8 |
| 18 | Отношение длины к ширине чешуйки | 15,8 | 16,3 | 17,5 | 16,4 | 16,3 |
| | Среднее для признаков генеративных органов | 16,3 | 16,2 | 16,2 | 15,9 | 15,3 |
| 19 | Диаметр деревьев на высоте 1,3 *м* | 27,0 | 30,6 | 32,1 | 21,0 | 14,1 |
| 20 | Высота деревьев | 34,2 | 23,8 | 24,0 | 8,1 | 8,6 |
| | Среднее для признаков деревьев | 30,6 | 27,2 | 28,1 | 14,6 | 11,4 |
| 21 | Высота поднятой грубой корки | — | — | — | — | — |
| 22 | Высота поднятия трещин | — | — | — | — | — |

Таблица 2

**у березы секции Albae в Предуралье, *C*, %**

| и пушистая | | | | Береза бородавчатая | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| участки | | | | | | | | | | |
| Буренковский | Бирский (А) | Стерлитамакский | Перволоцкий (Б) | Каджеромский (Б) | Нижне-Омринский (А) | Чердынский (Б) | Куединский | Бирский (Б) | Стерлитамакский | Перволоцкий |
| 16,4 | 21,0 | 24,9 | 23,4 | 23,7 | 17,2 | 17,5 | 16,1 | 17,7 | 16,6 | 21,0 |
| 19,9 | 22,8 | 27,7 | 24,8 | 26,9 | 17,7 | 20,4 | 16,5 | 19,6 | 19,0 | 22,9 |
| 10,0 | 10,7 | 9,1 | 10,8 | 11,5 | 10,2 | 13,7 | 8,9 | 10,5 | 10,3 | 10,0 |
| 20,1 | 15,2 | 14,0 | 14,8 | 22,2 | 17,8 | 15,3 | 18,1 | 18,2 | 15,4 | 20,8 |
| 12,2 | 18,8 | 15,2 | 16,6 | 16,8 | 13,0 | 14,0 | 13,5 | 12,8 | 14,7 | 14,6 |
| 20,6 | 29,7 | 21,7 | 27,5 | 16,8 | 22,5 | 29,1 | 28,0 | 23,7 | 26,7 | 26,2 |
| 16,5 | 19,7 | 18,8 | 19,6 | 19,6 | 16,4 | 18,3 | 16,9 | 17,1 | 17,1 | 19,3 |
| 13,3 | 13,2 | 14,6 | 10,3 | 12,3 | 13,3 | 11,0 | 15,3 | 10,6 | 12,8 | 14,4 |
| 12,9 | 12,8 | 11,2 | 14,0 | 14,2 | 12,1 | 14,3 | 13,2 | 14,2 | 10,6 | 13,9 |
| 20,0 | 17,2 | 17,5 | 15,7 | 18,1 | 14,2 | 14,4 | 14,1 | 17,9 | 16,5 | 19,4 |
| 15,1 | 15,3 | 14,3 | 11,2 | 13,5 | 15,0 | 9,8 | 14,4 | 10,3 | 13,9 | 17,4 |
| 14,7 | 12,9 | 17,6 | 19,0 | 17,7 | 18,7 | 15,8 | 15,0 | 15,6 | 11,9 | 16,1 |
| 16,9 | 19,3 | 20,5 | 16,9 | 29,5 | 23,3 | 14,9 | 15,6 | 22,4 | 15,2 | 17,9 |
| 8,6 | 9,3 | 6,5 | 7,9 | 9,1 | 11,4 | 9,8 | 11,2 | 9,4 | 9,5 | 11,4 |
| 16,4 | 13,6 | 13,0 | 13,1 | 15,3 | 17,9 | 13,1 | 12,1 | 12,7 | 15,1 | 15,4 |
| 13,1 | 13,2 | 15,2 | 13,9 | 13,7 | 17,0 | 10,5 | 13,9 | 12,9 | 12,5 | 15,4 |
| 26,2 | 29,2 | 30,6 | 19,5 | 31,3 | 19,1 | 33,9 | 23,8 | 20,9 | 26,4 | 19,8 |
| 14,2 | 11,3 | 12,0 | 19,8 | 15,8 | 17,4 | 14,9 | 16,6 | 13,4 | 17,1 | 14,1 |
| 14,9 | 19,5 | 8,1 | 17,0 | 12,5 | 17,8 | 14,1 | 11,7 | 11,2 | 15,7 | 12,5 |
| 15,5 | 15,5 | 15,1 | 14,9 | 16,9 | 16,4 | 14,7 | 14,7 | 14,3 | 14,8 | 15,6 |
| 34,5 | 21,3 | 23,2 | 19,3 | 26,5 | 21,2 | 30,5 | 22,9 | 33,8 | 28,1 | 20,3 |
| 14,1 | 14,0 | 22,0 | 19,1 | 17,4 | 6,9 | 14,2 | 6,4 | 10,7 | 16,6 | 16,0 |
| 24,3 | 17,6 | 22,6 | 19,2 | 21,9 | 14,1 | 22,3 | 14,6 | 22,2 | 22,3 | 18,2 |
| — | >100 | >100 | >100 | — | — | >100 | 92,2 | >100 | 38,8 | 59,2 |
| >100 | >100 | 62,5 | 60,0 | — | >100 | 73,0 | 93,4 | >100 | 36,4 | 45,5 |

| № признака | Признак | Береза извилистая и Опытные | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Полярный | Саранпаульский | Ивдельский (Б) | Полевской |
| 1 | Длина пластинки листа . . | 26,9 | 26,7 | 23,5 | 24,5 |
| 2 | Ширина листа . . . . . | 30,7 | 27,6 | 23,5 | 19,7 |
| 3 | Индекс пластинки листа . | 13,0 | 11,7 | 10,2 | 13,3 |
| 4 | Относительное удаление широкой части пластинки листа . . . . . | 21,6 | 17,2 | 16,3 | 18,8 |
| 5 | Угол основания пластинки листа . . . . . | 21,2 | 19,3 | 13,8 | 18,3 |
| 6 | Оттянутость вершины листа | 21,2 | 25,6 | 21,1 | 22,9 |
| | Среднее для признаков листьев . . . | 22,5 | 23,9 | 18,1 | 19,6 |
| 7 | Длина орешка . . . . . | 22,3 | 15,5 | 12,6 | 13,8 |
| 8 | Ширина орешка . . . . . | 12,2 | 13,2 | 11,7 | 11,6 |
| 9 | Ширина семянки . . . . | 16,8 | 19,8 | 16,0 | 18,1 |
| 10 | Высота крыльев . . . . . | 23,2 | 17,5 | 12,4 | 16,0 |
| 11 | Индекс орешка . . . . . | 20,1 | 15,9 | 16,8 | 13,6 |
| 12 | Отношение ширины семянки к ширине орешка . . . | 16,0 | 17,8 | 16,8 | 13,8 |
| 13 | Отношение высоты крыльев к длине орешка . . . . | 7,8 | 9,7 | 10,1 | 8,1 |
| 14 | Длина плодовой чешуйки . | 20,4 | 16,2 | 13,5 | 14,4 |
| 15 | Ширина чешуйки . . . . | 21,6 | 18,4 | 19,3 | 12,8 |
| 16 | Длина средней лопасти чешуйки . . . . . | 38,8 | 23,7 | 23,3 | 21,3 |
| 17 | Угол между боковыми лопастями чешуйки и ее основанием . . . . . | 10,8 | 11,1 | 15,4 | 15,6 |
| 18 | Отношение длины к ширине чешуйки . . . . . | 16,6 | 15,6 | 26,7 | 10,6 |
| | Среднее для признаков генеративных органов . . . . . | 18,9 | 16,2 | 16,2 | 14,1 |
| 19 | Диаметр деревьев на высоте 1,3 *м* . . . . . | 57,6 | 37,6 | 24,2 | 21,6 |
| 20 | Высота деревьев . . . . | 49,6 | 18,8 | 24,7 | 15,0 |
| | Среднее для признаков деревьев . . | 53,6 | 28,3 | 24,4 | 18,3 |
| 21 | Высота поднятия грубой корки . . . . . | — | — | — | — |
| 22 | Высота поднятия трещин . | — | — | — | >100 |

Таблица 3

**у берез секции Albae в Горном Урале, *C*, %**

| пушистая | | Береза бородавчатая | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| участки | | | | | | |
| Иремельский | Ново-Троицкий (А) | Саранпаульский | Ивдельский (А) | Ревдинский | Иремельский | Ново-Троицкий (Б) |
| 22,3 | 25,6 | 20,1 | 20,1 | 16,3 | 15,9 | 17,2 |
| 26,2 | 27,9 | 23,0 | 23,7 | 19,2 | 18,5 | 17,7 |
| 11,3 | 12,8 | 11,5 | 8,8 | 11,9 | 7,9 | 10,2 |
| 14,0 | 16,7 | 22,1 | 15,8 | 22,2 | 13,8 | 17,8 |
| 16,7 | 17,2 | 15,2 | 13,6 | 17,0 | 12,4 | 13,0 |
| 22,5 | 18,5 | 25,7 | 34,1 | 23,7 | 24,6 | 22,5 |
| 18,8 | 19,8 | 19,6 | 19,4 | 18,4 | 15,5 | 16,4 |
| 14,2 | 13,8 | 19,1 | 18,5 | 13,4 | 15,5 | 13,3 |
| 11,6 | 14,3 | 18,6 | 16,5 | 15,3 | 13,0 | 12,1 |
| 15,4 | 18,9 | 18,1 | 20,8 | 14,7 | 19,4 | 14,2 |
| 17,0 | 12,3 | 14,9 | 20,2 | 12,6 | 17,2 | 15,0 |
| 14,3 | 16,0 | 20,2 | 19,7 | 15,6 | 17,0 | 18,7 |
| 14,8 | 15,9 | 21,7 | 19,9 | 13,7 | 17,4 | 23,3 |
| 9,7 | 10,3 | 9,8 | 9,8 | 8,0 | 9,4 | 11,4 |
| 16,6 | 15,6 | 14,3 | 13,4 | 13,4 | 14,4 | 17,9 |
| 13,6 | 15,7 | 14,9 | 15,3 | 14,8 | 17,9 | 17,0 |
| 23,1 | 30,4 | 28,6 | 23,8 | 19,0 | 29,9 | 19,1 |
| 17,9 | 11,1 | 14,7 | 14,9 | 17,5 | 17,4 | 17,4 |
| 12,9 | 16,4 | 17,7 | 13,8 | 14,2 | 12,9 | 17,8 |
| 15,1 | 15,9 | 17,8 | 17,2 | 14,4 | 16,8 | 16,2 |
| 24,8 | 16,0 | 28,2 | 16,7 | 23,0 | 38,7 | 22,4 |
| 11,0 | 14,9 | 12,5 | 6,8 | 6,2 | 11,5 | 18,0 |
| 17,9 | 15,4 | 20,3 | 11,7 | 14,6 | 25,1 | 20,2 |
| — | >100 | — | — | >100 | 94,3 | 42,8 |
| >100 | 45,4 | — | — | 71,4 | 61,0 | 43,0 |

**Внутрипопуляционная изменчивость признаков**

| № признака | Признак | Береза | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Опытные | | | |
| | | Салехардский | Березовский | Октябрьский (А) | Кондинский (А) |
| 1 | Длина пластинки листа . . | 23,4 | 21,2 | 20,8 | 19,2 |
| 2 | Ширина листа . . . . . | 26,1 | 23,0 | 23,3 | 22,0 |
| 3 | Отношение длины к ширине пластинки листа . . . | 6,9 | 10,7 | 11,0 | 13,3 |
| 4 | Относительное удаление широкой части пластинки листа . . . . . | 16,1 | 13,0 | 11,5 | 13,8 |
| 5 | Угол основания пластинки листа . . . . . | 18,5 | 14,6 | 14,8 | 16,3 |
| 6 | Оттянутость вершины листа | 25,4 | 21,2 | 23,4 | 22,3 |
| | Среднее для признаков листьев . . . | 19,4 | 17,3 | 17,5 | 17,8 |
| 7 | Длина орешка . . . . . | 13,3 | 12,4 | 14,2 | 14,0 |
| 8 | Ширина орешка . . . . . | 11,1 | 14,6 | 11,5 | 11,6 |
| 9 | Ширина семянки . . . . | 14,9 | 18,8 | 14,4 | 18,2 |
| 10 | Высота крыльев . . . . | 14,6 | 14,0 | 12,7 | 15,7 |
| 11 | Индекс орешка . . . . . | 16,6 | 16,5 | 14,9 | 16,5 |
| 12 | Отношение ширины семянки к ширине орешка . . . | 16,1 | 18,8 | 15,9 | 15,4 |
| 13 | Отношение высоты крыльев к длине орешка | 9,2 | 10,0 | 11,6 | 6,8 |
| 14 | Длина плодовой чешуйки . | 16,6 | 12,5 | 15,3 | 12,7 |
| 15 | Ширина чешуйки . . . . | 18,3 | 14,1 | 15,4 | 13,9 |
| 16 | Длина средней лопасти чешуйки . . . . . | 27,2 | 21,5 | 20,5 | 21,1 |
| 17 | Угол между боковыми лопастями чешуйки и ее основанием . . . . . | 11,0 | 14,1 | 8,9 | 12,7 |
| 18 | Отношение длины к ширине чешуйки . . . . . | 21,8 | 18,3 | 15,9 | 15,7 |
| | Среднее для признаков генеративных органов . . . . . | 15,9 | 15,4 | 14,3 | 14,5 |
| 19 | Диаметр деревьев на высоте 1,3 *м* . . . . . | 45,0 | 27,8 | 14,3 | 23,6 |
| 20 | Высота деревьев . . . . | 31,8 | 12,6 | 14,7 | 20,4 |
| | Среднее для признаков деревьев . . | 38,4 | 20,2 | 14,5 | 22,0 |
| 21 | Высота поднятия грубой корки . . . . . | — | — | — | — |
| 22 | Высота поднятия трещин . | — | — | — | — |

Таблица 4

**у берез секции Albae в Зауралье, *C*, %**

| пушистая | | | Береза бородавчатая | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| участки | | | | | | | |
| Ново-Александ-ровский (Б) | Троицкий (Б) | Брединский (Б) | Октябрьский (Б) | Кондинский (Б) | Ново-Александровский (А) | Троицкий (А) | Брединский (А) |
| 19,9 | 19,0 | 25,4 | 18,6 | 16,2 | 17,0 | 17,8 | 20,9 |
| 23,7 | 21,4 | 29,2 | 22,0 | 17,4 | 19,9 | 19,7 | 24,3 |
| 12,0 | 14,6 | 14,9 | 12,7 | 10,0 | 10,3 | 9,8 | 9,7 |
| 12,3 | 18,1 | 11,0 | 19,4 | 20,0 | 16,8 | 14,8 | 17,2 |
| 17,7 | 16,8 | 17,0 | 16,3 | 13,0 | 14,7 | 13,3 | 13,2 |
| 24,3 | 20,8 | 23,5 | 21,7 | 27,0 | 23,1 | 28,3 | 30,4 |
| 18,3 | 18,4 | 20,2 | 18,4 | 17,3 | 16,9 | 17,3 | 19,3 |
| 10,2 | 11,1 | 8,4 | 14,0 | 22,2 | 14,4 | 10,7 | 12,7 |
| 10,7 | 12,0 | 9,4 | 14,1 | 16,3 | 11,5 | 13,3 | 10,8 |
| 14,2 | 12,9 | 21,2 | 16,4 | 18,5 | 14,1 | 14,7 | 16,0 |
| 12,4 | 11,5 | 12,0 | 13,8 | 17,4 | 12,0 | 13,7 | 14,6 |
| 11,9 | 13,4 | 11,4 | 17,4 | 18,7 | 14,1 | 16,0 | 13,7 |
| 16,1 | 15,7 | 18,5 | 13,0 | 18,3 | 14,6 | 14,7 | 15,5 |
| 8,8 | 6,0 | 10,4 | 9,8 | 9,4 | 12,7 | 10,0 | 10,0 |
| 15,5 | 14,9 | 9,5 | 15,7 | 19,2 | 12,9 | 14,6 | 15,6 |
| 13,2 | 14,9 | 5,7 | 17,5 | 15,8 | 14,2 | 14,1 | 14,5 |
| 23,2 | 25,7 | 21,9 | 27,1 | 29,5 | 19,1 | 25,6 | 29,9 |
| 15,2 | 17,1 | 14,2 | 16,8 | 13,3 | 14,9 | 13,1 | 14,9 |
| 14,1 | 14,4 | 7,0 | 20,1 | 16,3 | 14,5 | 11,1 | 10,5 |
| 13,8 | 14,1 | 12,5 | 16,3 | 17,9 | 14,1 | 14,3 | 14,9 |
| 21,9 | 20,8 | 11,5 | 42,3 | 25,4 | 17,6 | 16,1 | 24,3 |
| 9,1 | 23,8 | 13,5 | 24,7 | 22,8 | 5,8 | 8,7 | 12,8 |
| 15,5 | 22,3 | 12,5 | 33,5 | 24,1 | 11,7 | 12,4 | 18,5 |
| >100 | >100 | 79,0 | — | >100 | >100 | 46,1 | 43,7 |
| >100 | 65,4 | 43,7 | — | >100 | >100 | 58,0 | 57,2 |

Таблица 5

**Характеристика внутрипопуляционной и географической изменчивости окраски и строения коры у берез Предуралья**

| Признак | Условная оценка интенсивности окраски, баллы | Береза извилистая и пушистая | | | | | | | | | Береза бородавчатая | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Опытные участки | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | Сейдинский | Интинский | Каджеромский | Нижне-Омринский (Б) | Чердынский | Буренковский | Бирский (А) | Стерлитамакский | Перволоцкий | Каджеромский (Б) | Нижне-Омринский (А) | Чердынский (Б) | Куединский | Бирский (Б) | Стерлитамакский | Перволоцкий |
| **Встречаемость деревьев, %** | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Окраска коры: | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| темно-коричневая | 8 | 5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| темно-бронзово-серая | 7 | 35 | 20 | 14 | — | — | 2 | — | — | — | 8 | 4 | — | — | — | — | — |
| бронзово-желто-серая | 6 | 25 | 40 | — | 16 | 5 | 6 | — | 10 | 20 | 12 | 8 | — | — | — | — | — |
| бронзовато-желто-серая | 5 | 25 | 40 | 11 | 16 | 25 | 16 | — | 10 | 12 | 36 | 8 | — | — | 14 | — | — |
| темновато-серая | 4 | 10 | — | 21 | 8 | 10 | 16 | 7 | — | — | 8 | 56 | 8 | 12 | 6 | 3 | — |
| серая | 3 | — | — | 54 | 28 | 15 | 16 | 7 | 10 | 36 | 12 | 20 | 20 | 14 | 17 | 11 | 5 |
| серо-белая | 2 | — | — | — | 32 | 40 | 28 | 56 | 60 | 24 | 16 | 4 | 8 | 54 | 39 | 54 | 50 |
| белая | 1 | — | — | — | — | 5 | 16 | 30 | 10 | 8 | 8 | — | 64 | 20 | 24 | 32 | 45 |
| Средняя для участка интенсивность окраски коры, баллы | — | 6 | 5,8 | 4,0 | 3,6 | 3,3 | 3,1 | 1,9 | 2,7 | 3,4 | 4,2 | 4,1 | 1,7 | 2,2 | 2,4 | 1,9 | 1,6 |
| **Среднее значение признака** | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Строение коры: | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| высота поднятия грубой корки, *м* | — | — | — | — | — | — | — | 0,06 | 0,07 | 0,23 | — | — | 0,53 | 0,52 | 0,66 | 1,54 | 1,40 |
| высота поднятия трещин, *м* | — | — | — | — | — | — | 0,31 | 0,81 | 0,62 | 1,41 | — | 0,01 | 1,60 | 3,74 | 3,94 | 3,76 | 3,70 |

Таблица 6

**Характеристика внутрипопуляционной и географической изменчивости окраски и строения коры у берез Горного Урала**

| Признак | Условная оценка интенсивности окраски, баллы | Березы извилистая и пушистая | | | | | | Береза бородавчатая | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Опытные участки | | | | | | | | | | |
| | | Полярный | Саранпауль-ский | Ивдельский (Б) | Полевской | Иремельский | Ново-Троиц-кий | Саранпауль-ский | Ивдельский (А) | Ревдинский | Иремельский | Ново-Троиц-кий (Б) |
| **Встречаемость деревьев, %** | | | | | | | | | | | | |
| Окраска коры: | | | | | | | | | | | | |
| темно-коричневая | 8 | 5 | 3 | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| темно-бронзово-серая | 7 | 35 | — | — | — | 12 | — | 11 | — | — | — | — |
| бронзово-желто-серая | 6 | 25 | 20 | 30 | 3 | 4 | — | 33 | 48 | — | 7 | — |
| бронзовато-желто-серая | 5 | 35 | 43 | 10 | 1 | — | 47 | 33 | 32 | 2 | 21 | 3 |
| темновато-серая | 4 | — | 7 | — | 14 | 76 | — | 11 | — | 16 | 29 | — |
| серая | 3 | — | 10 | 20 | 13 | 8 | — | — | 8 | 14 | 21 | — |
| серо-белая | 2 | — | 17 | 40 | 34 | — | 53 | 12 | 12 | 32 | 14 | 40 |
| белая | 1 | — | — | — | 35 | — | — | — | — | 36 | 8 | 57 |
| Средняя для участка интенсивность окраски коры, баллы | — | 6,1 | 4,5 | 3,7 | 2,2 | 4 4 | 3,4 | 5,1 | 3,6 | 2,2 | 3,6 | 1,5 |
| **Среднее значение признака** | | | | | | | | | | | | |
| Строение коры: | | | | | | | | | | | | |
| высота поднятия грубой корки, *м* | | — | — | — | — | — | 0,22 | — | — | 0,55 | 0,94 | 1,53 |
| высота поднятия трещин, *м* | | — | — | — | 0,35 | 0,03 | 1,26 | — | — | 5,67 | 2,82 | 4,33 |

Таблица 7

**Характеристика внутрипопуляционной и географической изменчивости окраски и строения коры у берез Зауралья**

| Признак | Условная оценка интенсивности окраски, баллы | Береза пушистая | | | | | | | Береза бородавчатая | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Опытные участки | | | | | | | | | | | |
| | | Салехардский | Березовский | Октябрьский (А) | Кондинский (А) | Ново-Александровский (Б) | Троицкий (Б) | Брединский (Б) | Октябрьский (Б) | Кондинский (Б) | Ново-Александровский (А) | Троицкий (А) | Брединский (А) |
| **Встречаемость деревьев** | | | | | | | | | | | | | |
| Окраска коры: | | | | | | | | | | | | | |
| темно-коричневая | 8 | 9 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| темно-бронзово-серая | 7 | 27 | 7 | 8 | — | — | — | — | 50 | — | — | — | — |
| бронзово-желто-серая | 6 | 50 | 15 | 44 | 20 | 10 | 15 | 25 | 15 | — | 6 | — | — |
| бронзовато-желто-серая | 5 | 14 | 8 | 12 | 5 | 4 | 10 | 25 | — | — | 6 | — | 7 |
| темновато-серая | 4 | — | 25 | 12 | 25 | 48 | — | — | 20 | 25 | 44 | — | 3 |
| серая | 3 | — | 45 | 24 | 45 | 32 | 20 | 25 | 15 | 50 | 22 | 8 | 25 |
| серо-белая | 2 | — | — | — | 5 | 6 | 45 | 25 | — | 15 | 18 | 35 | 55 |
| белая | 1 | — | — | — | — | — | 10 | — | — | 10 | 4 | 57 | 10 |
| Средняя для участка интенсивность окраски коры, баллы | — | 6,3 | 4,2 | 5,0 | 3,9 | 3,8 | 3,0 | 4,0 | 5,6 | 2,9 | 3,5 | 2,0 | 2,3 |
| **Среднее значение признака** | | | | | | | | | | | | | |
| Строение коры: | | | | | | | | | | | | | |
| высота поднятия грубой корки, *м* | | — | — | — | — | 0,13 | 0,38 | 0,56 | — | 0,62 | 0,37 | 1,41 | 1,31 |
| высота поднятия трещин, *м* | | — | — | — | — | 0,40 | 1,60 | 1,80 | — | 2,30 | 2,20 | 4,99 | 5,90 |

расположения над уровнем моря. Характер растительности этих участков обычно соответствует растительности их аналогов на равнинах.

Анализ габитуальных признаков березы на опытных участках показал, что наиболее оптимальные условия для ее произрастания существуют в подзонах южной и частично средней тайги, т. е. там, где насаждения березы достигают наивысшей продуктивности.

## ОЦЕНКА ИЗМЕНЧИВОСТИ И ЕЕ ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

Величина амплитуды изменчивости признаков характеризует уровень неоднородности изучаемого объекта и может служить показателем гетерогенности популяций, сложности их структуры, а также объяснить специфику взаимосвязей между контактирующими популяциями. Для оценки изменчивости в работе используется коэффициент вариации (С, %) и шкала уровней изменчивости, предложенная С. А. Мамаевым (1970).

О характере внутрипопуляционной изменчивости березы и некоторых ее закономерностях для отдельных районов Урала сообщалось ранее (Махнев, 1969, 1970 и др.), однако обобщения для целого региона по этому вопросу не было.

Изменчивость ряда структурных признаков березы (табл. 2—7) имеет определенную специфику. Это прежде всего проявляется в том, что уровни внутрипопуляционной изменчивости различных признаков варьируют от низкого до очень высокого: при С=7% — очень низкий, от 7,1 до 15% — низкий, от 15,1 до 25% — средний и т. д. Однако во всех частях Урала у изученных видов берез преобладают признаки со средней по величине амплитудой изменчивости.

Признаки с низкой амплитудой изменчивости немногочисленны, но имеются как у листьев, так и у генеративных органов. Во всех районах Урала наибольшая константность проявляется у признака, характеризующего форму пластинки листа (отношение длины к ширине). У березы бородавчатой, кроме этого, обнаружен еще один признак с низкой амплитудой изменчивости (величина угла у основания пластинки листа), хотя на отдельных участках изменчивость особей по этому признаку превышает низкий уровень.

Среди признаков генеративных органов наиболее константным является признак, характеризующий отношение высоты крыльев к длине орешка. Аналогично изменчивости индекса пластинки листа величина коэффициента вариации данного признака не превышает 15%, а в большинстве случаев — менее 10%. Среди других признаков генеративных органов четкого распределения по уровням изменчивости не

наблюдается; к той или иной категории, в зависимости от степени изменчивости, их можно отнести только условно. Так, в Предуралье низкую амплитуду изменчивости имеют признаки: длина и ширина орешка, высота крыльев у семянок. У березы пушистой, кроме того, относительно стабильна величина угла между боковыми лопастями плодовой чешуйки и ее основанием, а у березы бородавчатой — ширина чешуйки и ее индекс.

Аналогичное распределение признаков в зависимости от величины амплитуды их изменчивости наблюдается в Зауралье. Однако в среднем уровень изменчивости признаков генеративных органов у березы пушистой здесь несколько ниже, поэтому увеличивается и число признаков, имеющих пониженный уровень изменчивости. В отличие от Предуралья у березы пушистой в Зауралье низок уровень изменчивости по размерам плодовых чешуек.

В горной части Урала, по сравнению с равнинными, уровень изменчивости признаков выше, соответственно сокращается число признаков с низкой амплитудой изменчивости.

Среди признаков, характеризующих размеры деревьев и строение коры, относительно стабильна высота деревьев. В целом по всем изученным районам амплитуда изменчивости по высоте ниже у березы бородавчатой. Сопоставление коэффициента вариации по высоте деревьев с соответствующими показателями других признаков, также имеющих пониженную амплитуду изменчивости, показывает, что специфика данного габитуального признака заключается в прямой зависимости уровня его варьирования от экологических условий. Большое значение имеет также полнота насаждений и экологические особенности самих видов. Обычно повышенный уровень изменчивости деревьев по высоте наблюдается в низкополнотных насаждениях. Причина большей изменчивости по высоте у березы пушистой, по сравнению с бородавчатой, по-видимому, в том, что первая более теневынослива и поэтому подвержена меньшему давлению отбора в результате недостатка света.

Для других признаков, характеризующих особенности строения коры (высота поднятия трещин и грубой корки по стволу), амплитуда изменчивости особенно велика и соответствует очень высокому уровню.

Анализ изменчивости признаков генеративных и вегетативных органов у березы приводит к заключению о возможности их классификации только в зависимости от степени их варьирования. Каждый из изученных признаков можно отнести к одной из следующих групп:

I группа — признаки с низким уровнем изменчивости. Они характеризуют форму листьев, семянок или плодовых чешуек; доля их среди изученных признаков мала.

II группа — признаки со средней по величине амплитудой изменчивости; в количественном отношении преобладают.

III группа — признаки с повышенным уровнем изменчивости. В эту группу входит только одни признак листьев — степень оттянутости вершины листа, а также один признак генеративных органов — длина средней лопасти плодовой чешуйки. Сюда же можно отнести диаметр деревьев.

IV группа — признаки, характеризующие особенности строения коры и имеющие очень высокую амплитуду изменчивости.

Следует заметить, что, как и другие биологические явления, ряд коэффициентов вариации различных признаков представляет собой континуум, поэтому отнесение отдельных признаков к одной из групп, как и само их выделение, в определенной степени условно.

Средние коэффициенты вариации для отдельных органов и частей растений во всех трех частях Урала характеризуются одинаковым соотношением, поэтому изученные органы и части растения можно расположить в ряд по мере возрастания степени их вариабельности.

Самая низкая изменчивость у признаков генеративных органов, далее следуют листья, затем габитуальные признаки деревьев и, наконец, признаки, отражающие строение коры. Было показано (Махнев, 1969, 1970), что относительная стабильность признаков генеративных органов и листьев у березы связана с их слабой экологической изменчивостью. Но имеются данные, не соответствующие этой точке зрения (Маргайлик, 1964). Остальные части растения более лабильны.

Закономерности внутрипопуляционной изменчивости признаков отражаются на результатах географической изменчивости. В частности, уровни изменчивости признаков листьев и генеративных органов во всех природных районах, несмотря на их удаленность и принадлежность к различным ботанико-географическим зонам, характеризуются величинами примерно одного порядка, что ранее было установлено для хвойных пород на Урале С. А. Мамаевым (1970).

В отношении географической изменчивости признаков березы явно выражена тенденция, заключающаяся в том, что амплитуда изменчивости признаков несколько повышается на пределе распространения видов (на севере и юге Урала) и снижается в зоне, оптимальной для их произрастания. Как правило, вариабельность признаков на северном пределе несколько выше, чем на южном.

Указанную тенденцию можно объяснить, по крайней мере, двояко. Как известно, на северном пределе распространения берез секции Albae в зоне лесотундры и тундры леса сильно изрежены, поэтому здесь напряженность естественного отбора ниже, чем в зонах, оптимальных для произрастания бере-

**Сравнительная характеристика амплитуды внутрипопуляционной и**

| № признака | Признак | Предуралье | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Березы извилистая и пушистая | | Береза бородавчатая | |
| | | Индивидуальная | Географическая | Индивидуальная | Географическая |
| 1 | Длина пластинки листа . . | 22,5 | 15,9 | 18,5 | 8,2 |
| 2 | Ширина листа . . . . . | 24,4 | 9,9 | 20,4 | 7,7 |
| 3 | Индекс пластинки листа . . | 11,3 | 7,1 | 10,7 | 4,9 |
| 4 | Относительное удаление широкой части пластинки листа . . . . . | 15,7 | 4,9 | 18,3 | 6,2 |
| 5 | Угол основания пластинки листа . . . . . | 16,3 | 10,4 | 14,2 | 7,5 |
| 6 | Оттянутость вершины листа | 24,0 | 14,3 | 19,2 | 8,8 |
| | Среднее для признаков листьев . . . | 19,0 | 10,4 | 17,8 | 7,2 |
| 7 | Длина орешка . . . . . | 13,3 | 9,6 | 12,8 | 12,2 |
| 8 | Ширина орешка . . . . . | 13,4 | 8,4 | 13,2 | 7,2 |
| 9 | Ширина семянки . . . . | 18,0 | 14,8 | 16,4 | 13,9 |
| 10 | Высота крыльев . . . . . | 13,4 | 10,7 | 13,5 | 10,0 |
| 11 | Индекс орешка . . . . . | 16,9 | 6,2 | 15,8 | 9,6 |
| 12 | Отношение ширины семянки к ширине орешка . . . | 18,3 | 9,3 | 19,8 | 8,1 |
| 13 | Отношение высоты крыльев к длине орешка . . . | 8,5 | 3,1 | 10,3 | 8,6 |
| 14 | Длина плодовой чешуйки . | 15,3 | 13,9 | 14,5 | 14,5 |
| 15 | Ширина чешуйки . . . . | 14,9 | 12,3 | 13,7 | 12,8 |
| 16 | Длина средней лопасти . . | 26,8 | 11,5 | 25,0 | 9,3 |
| 17 | Угол между боковыми лопастями чешуйки и ее основанием . . . . . | 13,6 | 10,8 | 15,6 | 7,7 |
| 18 | Отношение длины к ширине чешуйки . . . . . | 15,8 | 7,8 | 13,6 | 5,8 |
| | Среднее для признаков генеративных органов . . . . . | 15,7 | 9,9 | 15,2 | 10,0 |
| 19 | Диаметр деревьев на высоте 1,3 *м* . . . . . | 24,8 | 40,9 | 26,2 | 27,1 |
| 20 | Высота деревьев . . . . . | 18,6 | 41,0 | 12,6 | 34,6 |
| | Среднее для признаков деревьев . . | 21,7 | 41,0 | 19,4 | 30,9 |

Таблица 8

**географической изменчивости признаков у берез секции Albae на Урале, *C*, %**

| Горный Урал | | | | Зауралье | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Березы извилистая и пушистая | | Береза бородавчатая | | Березы извилистая и пушистая | | Береза бородавчатая | |
| Индивидуальная | Географическая | Индивидуальная | Географическая | Индивидуальная | Географическая | Индивидуальная | Географическая |
| 24,9 | 14,8 | 17,9 | 6,1 | 21,2 | 15,9 | 18,1 | 5,0 |
| 25,9 | 10,6 | 20,4 | 5,7 | 24,0 | 13,4 | 20,7 | 7,3 |
| 12,1 | 10,2 | 10,1 | 6,7 | 11,8 | 8,2 | 10,5 | 3,8 |
| 17,4 | 5,8 | 18,4 | 6,3 | 13,6 | 5,5 | 17,7 | 6,3 |
| 17,7 | 12,8 | 14,3 | 10,8 | 16,3 | 6,8 | 14,1 | 5,8 |
| 21,9 | 14,9 | 26,1 | 14,3 | 22,8 | 8,7 | 26,5 | 4,2 |
| 20,0 | 11,5 | 17,8 | 8,3 | 18,4 | 9,8 | 17,9 | 5,4 |
| 15,4 | 9,7 | 15,9 | 7,1 | 12,0 | 10,8 | 14,8 | 9,4 |
| 12,4 | 10,0 | 15,2 | 7,7 | 11,9 | 8,8 | 13,2 | 14,2 |
| 17,5 | 8,7 | 17,4 | 14,2 | 16,7 | 12,6 | 15,9 | 7,2 |
| 16,4 | 3,2 | 16,0 | 10,3 | 13,3 | 7,6 | 14,3 | 11,1 |
| 16,1 | 7,3 | 18,3 | 8,2 | 14,7 | 6,5 | 16,0 | 7,5 |
| 15,9 | 10,8 | 19,2 | 6,9 | 16,9 | 8,7 | 15,2 | 7,1 |
| 9,3 | 5,7 | 9,7 | 3,6 | 9,1 | 3,4 | 10,4 | 5,7 |
| 16,1 | 5,1 | 14,7 | 12,5 | 13,6 | 8,2 | 15,6 | 9,0 |
| 16,9 | 12,8 | 16,0 | 14,1 | 13,7 | 13,7 | 15,2 | 11,0 |
| 26,8 | 8,4 | 24,0 | 18,6 | 22,8 | 11,4 | 26,2 | 14,7 |
| 13,6 | 14,6 | 16,4 | 11,4 | 13,4 | 10,7 | 14,6 | 8,9 |
| 16,5 | 10,0 | 15,3 | 6,4 | 15,7 | 11,7 | 14,5 | 5,3 |
| 16,1 | 8,9 | 16,5 | 10,1 | 14,4 | 9,5 | 15,5 | 9,2 |
| 30,1 | 30,6 | 25,8 | 24,1 | 24,1 | 41,4 | 25,7 | 22,6 |
| 22,4 | 36,0 | 11,0 | 29,7 | 17,3 | 42,8 | 15,7 | 29,2 |
| 26,3 | 33,3 | 18,4 | 26,9 | 20,7 | 42,1 | 20,5 | 25,9 |

зы, где сомкнутость насаждений на всех этапах их формирования значительно выше. Следовательно, в тундре и лесотундре вероятность сохранения крайних вариантов больше, чем в таежной и лесостепной зонах. На южном пределе в степной зоне естественный отбор, очевидно, более эффективен, чем на севере, но не достигает уровня, характерного для таежной и лесостепной зон.

Другая вероятная причина повышения амплитуды изменчивости признаков у березы на северном и южном пределах ее распространения заключается в необходимости более полной реализации генотипических особенностей в крайних, неблагоприятных для существования вида условиях (Мамаев, 1970; Махнев, Мамаев, 1972).

Признаки листьев и генеративных органов, мало подверженные экологической изменчивости, отличаются и невысоким уровнем географической изменчивости. Сравнение амплитуд географической и внутрипопуляционной изменчивости признаков (табл. 8) показывает, что уровень первой в среднем на один порядок ниже, чем у второй. По большинству изученных признаков во всех частях Урала для географической изменчивости характерен низкий или очень низкий уровень. Признаки с самой низкой амплитудой внутрипопуляционной изменчивости соответственно отличаются наиболее низкой географической изменчивостью. Пониженный по сравнению с внутрипопуляционной уровень географической изменчивости свидетельствует о наличии структурного единства в пределах изучаемых видов берез на всей территории Урала.

По группе признаков, характеризующих габитус растений и отличающихся широкой амплитудой экологической изменчивости, географическая изменчивость в среднем на один порядок выше, чем внутрипопуляционная. Лабильность особей по этой группе признаков в экологическом и географическом плане закономерна, так как способствует расселению вида.

В большей степени географическая изменчивость превышает уровень внутрипопуляционной по признакам, отражающим строение коры. Крайние варианты в ряду географической изменчивости отстоят чрезвычайно далеко — от полного отсутствия трещин и грубой корки на стволах березы пушистой во всех северных частях Урала вплоть до подзоны южной тайги и соответственно подзоны средней тайги у березы бородавчатой до сильного проявления данных признаков в лесостепной и степной зоне.

По окраске коры географическая изменчивость превышает амплитуду внутрипопуляционной. В географическом ряду окраска коры изменяется от сравнительно темной на севере до светлой на юге, а изменчивость носит клинальный характер.

В связи со значительной амплитудой экологической и географической изменчивости признаков, отражающих строение

и цвет коры, часто возникает вопрос о целесообразности использования их в качестве таксономических и о роли этих признаков в микроэволюционном процессе. В отношении таксономической значимости строения и цвета коры единого мнения нет. Многие ботаники (Ascherson, Graebner, 1913; Schneider, 1906; Schenck, 1939; Gunnarsson, 1925; Nakai, 1915, и др.) использовали признаки коры при таксономии рода *Betula* не только на уровне разновидности, но и вида. Другие, в частности В. Н. Сукачев (1914), учитывая, что цвет коры зависит от условий существования, считают необходимым проявлять большую осторожность при пользовании им как систематическим признаком. Аналогичной точки зрения придерживается также Линдквист (Lindquist, 1946), считающий, что признаки коры могут использоваться при систематике берез, но только в качестве вспомогательных и с учетом уровня их вариабельности в пределах отдельных видов.

Результаты наших наблюдений в основном соответствуют точке зрения В. Н. Сукачева и Б. Линдквиста. Как правило, деревья с темными тонами в окраске коры при прочих равных условиях встречаются на участках избыточно увлажненных, но нередки такие деревья и на участках с оптимальным гидрологическим режимом. Обычно наличие темных, с бронзовым оттенком тонов в окраске бересты сопровождается отслаиванием ее верхних слоев в виде пленок или более крупных частей неопределенной формы — «струпьев».

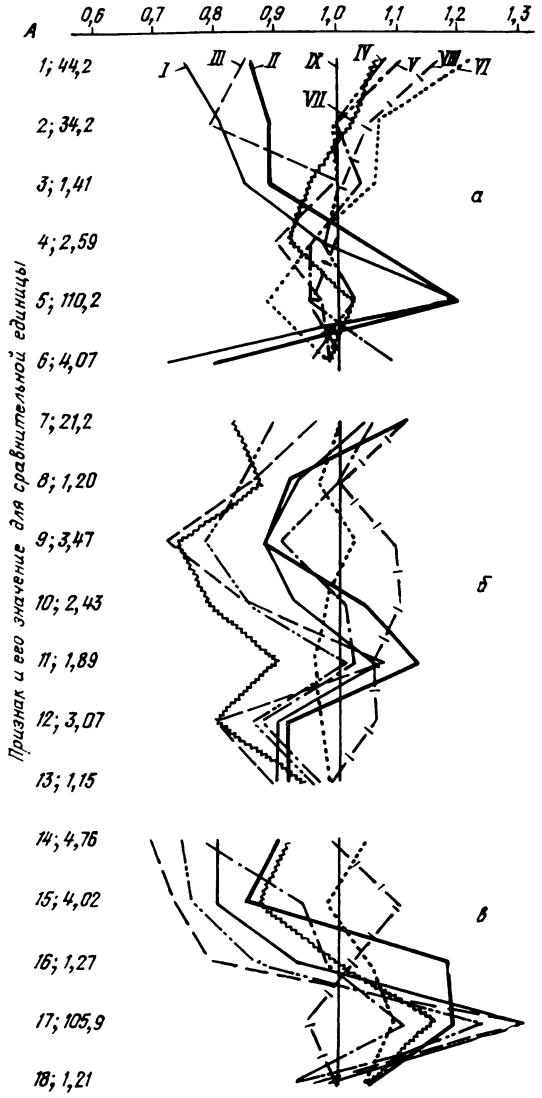
Обращает на себя внимание то, что цвет коры у берез подвержен сильным возрастным изменениям. Он изменяется от более темных тонов в ювенильном возрасте до светлых — на последующих возрастных этапах. Поэтому неслучайно В. Н. Сукачев (1914) рассматривает темноцветную снаружи перидерму как перидерму, остановившуюся в развитии.

Преобладание формы березы с темными тонами в окраске коры повсеместно в высоких широтах и в верхнем поясе гор (Махнев, Мамаев, 1972), а также на участках, избыточно увлажненных, в других районах свидетельствует о превалирующей роли специфичных факторов среды на формирование этого признака. По-видимому, в указанных условиях более темный тон в окраске коры имеет большое значение для выживания особей.

Аналогичные выводы можно привести по приспособительному значению признаков, характеризующих строение коры.

## ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СТРУКТУРЫ ВИДОВ, СХЕМА РАЗМЕЩЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

Оценка внутри- и межпопуляционной изменчивости, помимо установления отдельных закономерностей, дает возможность судить о степени полиморфности березы, но только в общих


A
0,6
0,7
0,8
0,9
1,0
1,1
1,2
1,3
Признак и его значение для сравнительной единицы
1; 44,2
2; 34,2
3; 1,41
4; 2,59
5; 110,2
6; 4,07
7; 21,2
8; 1,20
9; 3,47
10; 2,43
11; 1,89
12; 3,07
13; 1,15
14; 4,76
15; 4,02
16; 1,27
17; 105,9
18; 1,21
I
III
II
IX
IV
V
VIII
VI
VII
а
б
в

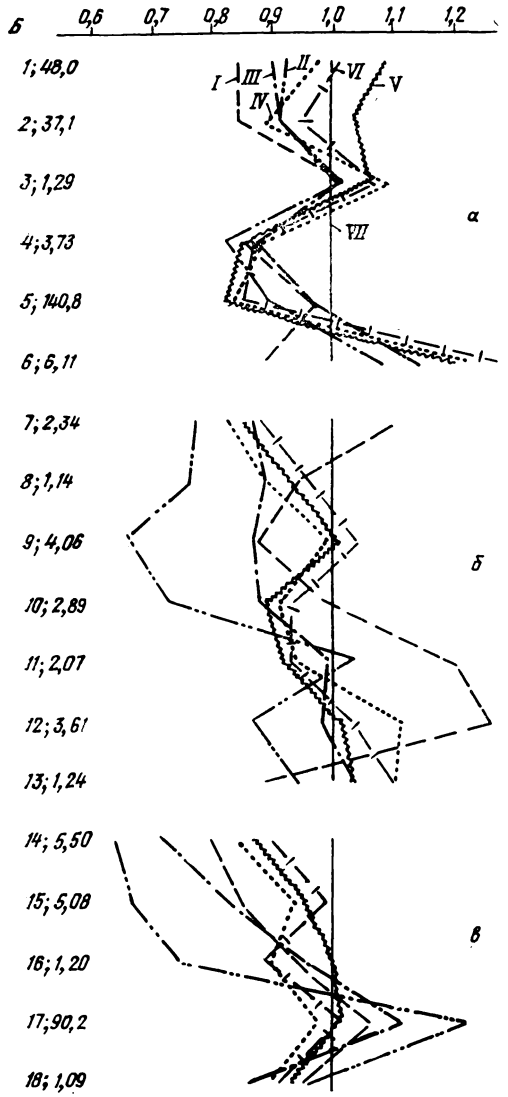



Рис. 2. Сравнение признаков березы пушистой (*А*) и березы бородавчатой (*Б*) из популяций разных природных районов Предуралья

а, б, в (здесь и на других рисунках) — соответственно, признаки листьев, семянок и плодовых чешуек (см. обозначения признаков № 1—18 в табл. 2, № 19) — степень опушенности плодовых чешуек.

*А*: *I* — Сейдинский, *II* — Интинский, *III* — Каджеромский, *IV* — Нижне-Омринский, *V* — Чердынский, *VI* — Буренковский, *VII* — Бирский, *VIII* — Стерлитамакский, *IX* — Перволоцкий (сравнительная единица);

*Б*: *I* — Каджеромский, *II* — Нижне-Омринский, *III* — Чердынский, *IV* — Куединский, *V* — Бирский, *VI* — Стерлитамакский, *VII* — Перволоцкий (сравнительная единица).

чертах. Для определения закономерностей дифференциации структуры видов в настоящее время широко используются самые различные методы, в том числе цитологические, физиологические, биохимические и т. д., но последние обычно лишь подтверждают, уточняют или расширяют результаты, полученные с помощью сравнительно-морфологических методов, которые, безусловно, по-прежнему должны составлять основу биосистематических исследований.

Из сравнительно-морфологических методов обращает на себя внимание довольно трудоемкий, но позволяющий получать точные, объективные результаты графический метод (Gardiner, Jeffers, 1962; Natho, 1964), с успехом применяемый ботаниками Польши и других стран (Jentys-Szaferowa, 1950; Staszkiewicz, 1966; Wieckowska, 1970; Юркевич, Чубанов, 1968, и др.). Наш вариант графического метода отличается от варианта, предложенного Йентис-Шаферовой (Jentys-Szaferowa, 1959), тем, что в качестве сравнительной единицы используется не так называемый «стандарт», т. е. образец, составленный из всей изучаемой совокупности, а средний образец, представляющий только одну из популяций. Таким образом, видоизмененный метод позволяет получить более четкое представление об особенностях структуры изучаемых популяций в сравнении с одной из них.

## ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СТРУКТУРЫ БЕРЕЗ СЕКЦИИ ALBAE В ПРЕДУРАЛЬЕ

Для всех частей Урала в качестве сравнительной единицы условно взяты популяции березы с южного предела ее распространения, т. е. из степной зоны. В Предуралье для анализа внутривидовых структурных особенностей у ряда, представленного березами извилистой и пушистой, в качестве сравнительной единицы выбрана береза с Перволоцкого опытного участка (см. табл. 1).

Сравнение образцов берез с различных опытных участков со «стандартом» (рис. 2 А) показывает, что в зависимости от особенностей профиля линий, размера и формы листьев образцы образуют несколько групп, более или менее однородных в своих пределах. Выделяется группа, представленная образцами из Печорской тундровой провинции — Сейдинский и Интинский опытные участки. Береза с Каджеромского опытного участка является как бы связующим звеном между березами из Печорской тундровой и среднетаежной провинций. Березы с остальных опытных участков имеют близкие линии размера и формы листьев. К сравнительной единице наиболее близка береза из южной части Белебеевской лесостепной провинции. Таким образом, по листьям изучаемые образцы берез делятся на две группы, связанные через образец переходного

типа. Популяции из степной и лесостепной зон от популяций таежных по линии размера и формы листьев отличаются слабо.

В зависимости от размера и формы генеративных органов дифференциация анализируемых образцов происходит несколько иначе. В частности, образцы из тундровой и таежной зон имеют сходные линии размера и формы семянок и плодовых чешуек. От них четко отличаются образцы из степной, лесостепной и с южного предела таежной зоны, за исключением образца с Бирского опытного участка, находящегося на северном пределе лесостепной зоны.

Особенность генеративных органов по сравнению с листьями в том, что по некоторым признакам (например, высота крыльев) березы из тундры и лесотундры ближе к березам лесостепной и степной, чем таежной зоны. Вообще по комплексу признаков генеративные органы северных и южных берез более сходны, чем у берез из смежных таежной и южной зон.

Благодаря четкой обособленности образцов из тундры и лесотундры по листьям, а образцов из других зон — по генеративным органам ряд береза извилистая — береза пушистая в Предуралье распадается на следующие три группы: I — Печорская тундровая и предлесотундровая (Сейдинский и Интинский опытные участки); II — таежная (Нижне-Омринский, Чердынский и Бирский опытные участки); III — лесостепная и степная (Буренковский, Стерлитамакский, Перволоцкий опытные участки). Березы с Каджеромского опытного участка, занимающие промежуточное положение между I и II группами, по совокупности признаков ближе ко II группе.

Ареал березы бородавчатой в Предуралье ограничивается северотаежной подзоной, т. е. подзоной, севернее которой идет уже не собственно береза пушистая, а близкий к ней таксон (подвид) — береза извилистая. Дифференциация березы бородавчатой в Предуралье по размерам и форме листьев выражена довольно четко, но по существу имеются только две хорошо обособленные группы (см. рис. 2 *Б*). Одна из них, занимающая обширные пространства, включает образцы из таежной и лесостепной зон, а другая представлена единственным образцом из степной зоны, который принят за сравнительную единицу. Группа из таежной и лесостепной зон, несмотря на значительное распространение, структурно единообразна. Исключение представляют образцы из Печорской северотаежной провинции с северного предела распространения березы бородавчатой, у которых листья выделяются из общей совокупности слабой оттянутостью вершины и своими сравнительно незначительными размерами.

В большей степени отличаются между собой образцы березы бородавчатой из Печорской северотаежной провинции и лесной (лесостепной) зон по семянкам. Сохраняя лишь в об-

щих чертах элементы структуры, присущие березам таежной зоны, семянки березы из северотаежной провинции имеют ряд особенностей: более крупные размеры, своеобразные пропорции в соотношении отдельных частей (длины и ширины орешка, высоты и ширины крыльев).

Аналогично березе пушистой, береза бородавчатая со своего северного предела проявляет большее структурное сходство по морфологическим особенностям генеративных органов с березами из лесостепи и степи, чем с березами из собственно таежной зоны. Это свидетельствует о необходимости учета эколого-биологических особенностей берез при систематике их по морфологическим признакам. По размерам и форме семянок и плодовых чешуек березы южного происхождения из лесостепной и степной зоны довольно четко отличаются от берез из лесной зоны.

По совокупности изучаемых признаков береза бородавчатая в Предуралье подразделяется на три группы. Первая группа представлена только одной популяцией, которую условно можно назвать северотаежной «островной», учитывая, что береза бородавчатая распространена здесь в виде изолированных массивов (Каджеромский опытный участок). Вторая группа сравнительно однородная по листьям и плодовым чешуйкам и в меньшей степени — по семянкам, включает образцы из среднетаежной подзоны (Нижне-Омринский и Чердынский опытные участки). Третья группа объединяет березняки с южного предела южнотаежной и из лесостепной провинций (Куединский, Бирский и Стерлитамакский опытные участки) со сходной структурой по признакам листьев, семянок и плодовых чешуек. Целесообразность выделения четвертой группы, в которую можно включить только одну Самаро-Илецкую популяцию, проблематична. О необходимости выделения данной популяции в отдельную группу свидетельствует специфичность морфологии листьев.

Нетрудно заметить, что ареалы, занимаемые выделенными группами, у берез бородавчатой и пушистой в основных чертах в Предуралье совпадают. У обоих видов группы популяций приурочены главным образом к одной из основных ботанико-географических зон: тундре, тайге или степи. Однако полного совпадения их ареалов не наблюдается. Это в первую очередь связано с эколого-биологическими особенностями самих видов. Различия хорошо видны на примере специфики дифференциации между степными и лесостепными популяциями. Береза пушистая, имеющая в условиях лесостепи и, особенно, степи жестко лимитированную экологическую нишу, представлена в этих зонах только одной сравнительно однородной группой, в то время как у более пластичной здесь березы бородавчатой степень дифференциации между лесостепными и степными популяциями достаточно высока.

## ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СТРУКТУРЫ БЕРЕЗ СЕКЦИИ ALBAE В ЗАУРАЛЬЕ

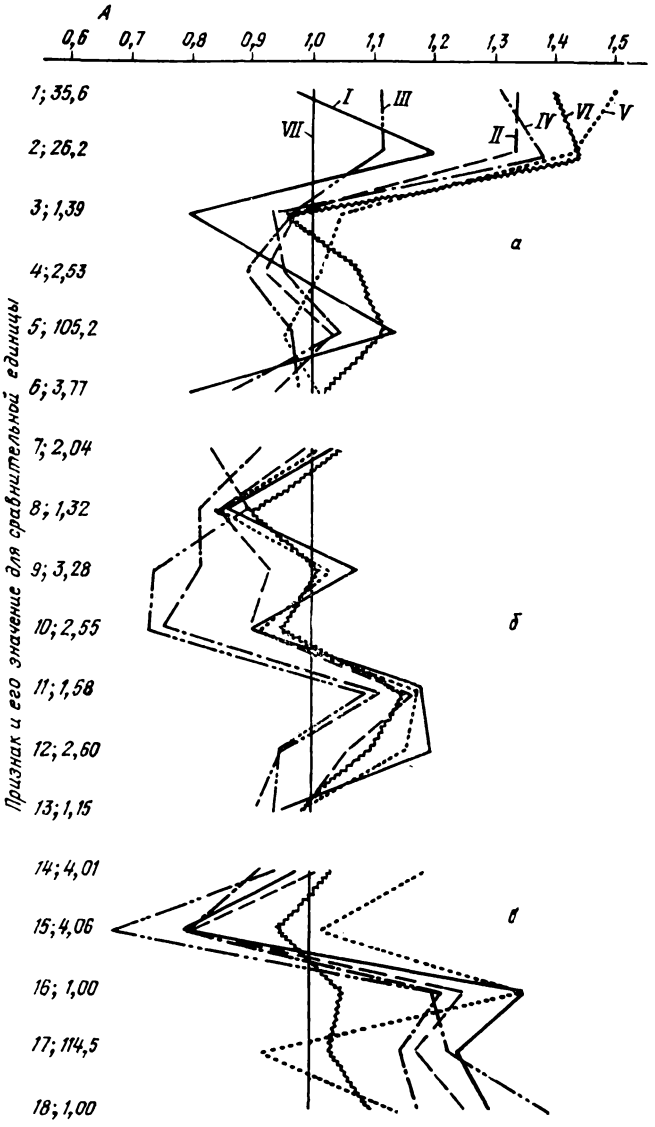
В Зауралье при изучении внутривидовой дифференциации берез обнаружен ряд особенностей. В отличие от Предуралья образцы березы пушистой с ее северного предела слабо отличаются от таежных как по размерам, так и по форме листьев. Между тем дифференциация березы из других зон по листьям выражена четко и изучаемая совокупность распадается на три однородные в своих пределах группы (рис. 3 *А*). Самая обширная по занимаемой территории группа включает образцы из тундры, лесотундры и тайги. Далее идет группа из южной части тайги и лесостепи. Популяция из степи по размерам листьев отличается от последней группы.

Вторая, не менее интересная особенность березы пушистой в том, что по размерам и форме семянок образцы из тундры и лесотундры в Зауралье, обнаруживая поразительное сходство с образцами из лесостепи и предлесостепи, по ряду признаков существенно отличаются от образцов из смежной с ними таежной зоны. По размерам и форме плодовых чешуек береза пушистая в Зауралье распадается на сходные по листьям группы.

По совокупности признаков с учетом эколого-географических особенностей образцов из отдельных зон у березы пушистой в Зауралье можно выделить четыре группы. Первая группа включает образцы из лесотундры, предлесотундры и частично тундры (Салехардский и Березовский опытные участки). От расположенной южнее (таежной) группы она отличается в основном по признакам семянок. Вторая таежная группа четко отличается от остальных по семянкам и в меньшей степени по листьям и плодовым чешуйкам (Октябрьский и Кондинский опытные участки). Третья, предлесостепная и лесостепная, группа разнородная по форме листьев, а также по размерам и форме плодовых чешуек, достаточно однородна по размерам и форме семянок. Четвертая группа, локализованная в степной зоне и имеющая, по-видимому, самостоятельное значение, отличается от остальных по размерам листьев, размерам и форме семянок, а по форме плодовых чешуек сближается с березами из лесостепи.

Самая северная точка распространения березы бородавчатой в Зауралье обнаружена нами в пойме р. Щекурьи (приток р. Ляпина) в районе пос. Саранпауля, но поскольку этот район расположен непосредственно в предгорьях восточного склона Урала, данная популяция включена в ряд собственно горноуральских берез. Береза бородавчатая в равнинной части Зауралья в пойме р. Оби (Октябрьский опытный участок) распространена до подзоны северной тайги.

Приняв в качестве сравнительной единицы популяцию с


A
0,6
0,7
0,8
0,9
1,0
1,1
1,2
1,3
1,4
1,5
Признак и его значение для сравнительной единицы
1; 35,6
2; 26,2
3; 1,39
4; 2,53
5; 105,2
6; 3,77
7; 2,04
8; 1,32
9; 3,28
10; 2,55
11; 1,58
12; 2,60
13; 1,15
14; 4,01
15; 4,06
16; 1,00
17; 114,5
18; 1,00
I
III
VII
II
IV
VI
V
а
б
в

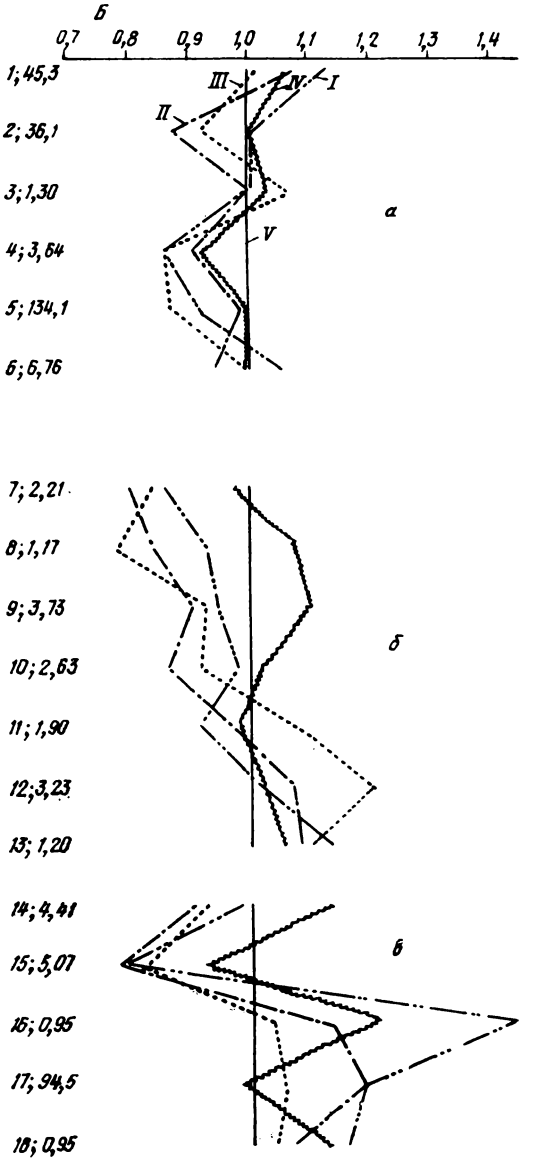



Рис. 3. Сравнение признаков березы пушистой (*А*) и березы бородавчатой (*Б*) из популяций разных природных районов Зауралья

*А*: *I* — Салехардский, *II* — Березовский, *III* — Октябрьский, *IV* — Кондинский, *V* — Ново-Александровский, *VI* — Троицкий, *VII* — Брединский (сравнительная единица); *Б*: *I* — Октябрьский, *II* — Кондинский, *III* — Ново-Александровский, *IV* — Троицкий, *V* — Брединский (сравнительная единица).

Брединского степного опытного участка (см. рис. 3 *Б*) и сравнив с ней березы из других районов Зауралья, видим, что в зависимости от особенностей линий размера и формы листьев, семянок и плодовых чешуек, сравниваемые популяции распределяются на три группы. Первая группа включает образцы таежной зоны (Октябрьский, Кондинский и Ново-Александровский опытные участки) из всех ее подзон, т. е. из северной, средней и южной тайги. Она сравнительно однородна по морфологическим особенностям листьев, семянок и плодовых чешуек. Лишь по отдельным признакам, например по длине средней лопасти, в этой группе выделяются березы из северотаежной подзоны. Вторую группу, представленную одной популяцией из лесостепи (Троицкий опытный участок), по-видимому, следует рассматривать как переходную между группами из степи и тайги. С одной стороны, по профилю линии размера и формы плодовых чешуек и, особенно, листьев лесостепные березы Зауралья очень близки к таежным, а по семянкам наблюдается сходство со степной популяцией. Наконец, к третьей, особой, группе следует отнести Брединскую степную популяцию.

Таким образом, как и в Предуралье, в Зауралье дифференциация берез пушистой и бородавчатой на крупные в систематическом отношении группы осуществляется в принципе сходным путем. Это проявляется в первую очередь в приуроченности упомянутых групп к основным ботанико-географическим зонам и в частичном несовпадении границ у изучаемых видов березы. Между тем дифференциация березы в Предуралье и Зауралье имеет ряд существенных особенностей, о чем уже частично упоминалось. Дополнительно отметим, что в Предуралье выражена «мозаичность» границ между группами таежных и лесостепных (степных) популяций у березы пушистой. Например, березы с северного предела лесостепи (Бирский опытный участок) по своим морфологическим особенностям сходны с типичными таежными, а произрастающие к северу от г. Бирска березы из подзоны южной тайги (Буренковский опытный участок) входят в группу лесостепных и степных популяций.

Еще более существенное отличие в структуре березы пушистой в Предуралье и Зауралье наблюдается по степени дифференциации между популяциями из лесостепной и степной зон. В Зауралье популяции из этих смежных зон дифференцированы почти на уровне групп, а в Предуралье этого нет.

У березы бородавчатой особенности дифференциации структуры в Предуралье и Зауралье в основном сводятся к следующему.

Во-первых, наличие в Предуралье на северном пределе распространения березы бородавчатой (северотаежная подзона) особой, отличной от типичной таежной группы «остров-

ных» популяций, существование которой, по-видимому, в значительной степени обусловлено здесь дизъюнктивностью ее ареала.

В Зауралье характер расселения березы бородавчатой на ее северном пределе иной. Участки, пригодные по своим эдафическим условиям для ее произрастания, расположены по возвышенным берегам вдоль рек, т. е. выражен более или менее непрерывный ленточный ареал и степень изоляции между северо- и среднетаежными популяциями менее значительна.

Во-вторых, в Зауралье в состав таежной группы березы бородавчатой входят образцы из предлесостепных лесов, в то время как в Предуралье березы из соответствующей подзоны органически связаны с группой лесостепных популяций.

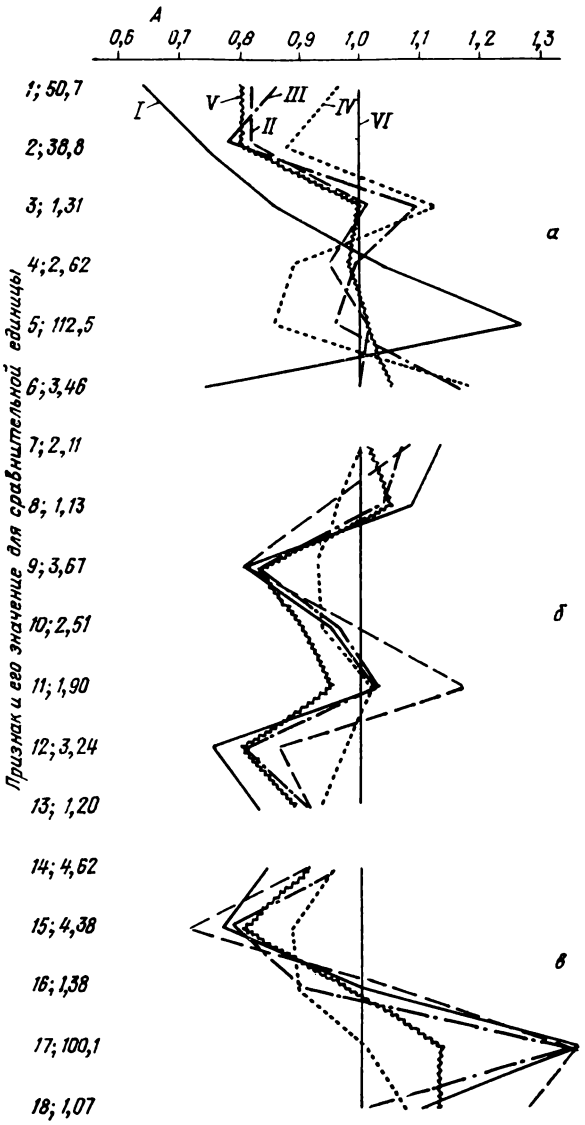
Общим для дифференциации березы бородавчатой в Предуралье и Зауралье является то, что степные и лесостепные популяции отличаются между собой меньше, чем популяции из других смежных ботанико-географических зон (возможно, исключая тундру и лесотундру).

## ОСОБЕННОСТИ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ И СТРУКТУРЫ ВИДОВ БЕРЕЗЫ СЕКЦИИ ALBAE В ПРЕДЕЛАХ СОБСТВЕННО УРАЛЬСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ

При изучении закономерностей изменчивости и дифференциации структуры берез бородавчатой и пушистой в связи с эколого-географическими факторами установлено, что популяции этих видов из пределов Уральской горной страны на широте Среднего Урала отличаются от смежных с ними равнинных популяций по морфологическим признакам и экологическим особенностям. Поэтому горноуральские популяции выделены в особый уральский горный экотип (Махнев, 1970, 1971), однако, аналогичных данных по другим частям Урала до сих пор нет.

Для изучения закономерностей внутривидовой дифференциации в ряду береза извилистая — береза пушистая в горной части Урала анализировались образцы с шести опытных участков. В качестве стандарта для сравнений использована береза с Ново-Троицкого участка Восточно-Южноуральской области.

По линии размера и формы листьев (рис. 4 *А*) заметно выделяется популяция из Центрально-Полярноуральской области (Полярный опытный участок). Далее к югу идет сравнительно однородная по линиям размера и формы листьев группа популяций, занимающих значительную по протяженности территорию от Приполярно-Уральской до Центрально-Южноуральской провинций. Из этой группы по листьям выделяется береза с Полевского опытного участка Центрально-Среднеуральской провинции. Еще больше она отличается по


A
0,6
0,7
0,8
0,9
1,0
1,1
1,2
1,3
Признак и его значение для сравнительной единицы
1; 50,7
2; 38,8
3; 1,31
4; 2,62
5; 112,5
6; 3,46
7; 2,11
8; 1,13
9; 3,67
10; 2,51
11; 1,90
12; 3,24
13; 1,20
14; 4,62
15; 4,38
16; 1,38
17; 100,1
18; 1,07
I
II
III
IV
V
VI
а
б
в

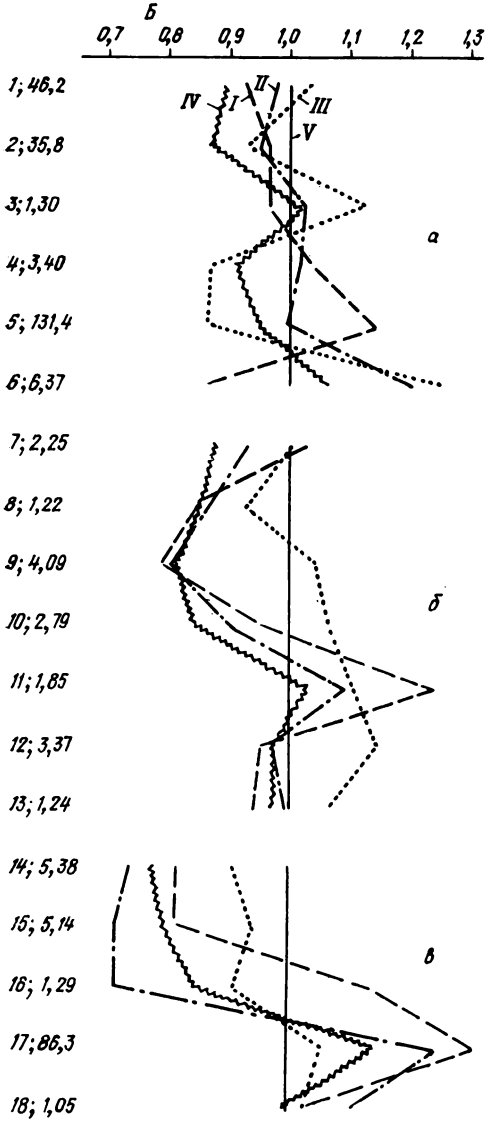



Рис. 4. Сравнение признаков березы пушистой (*А*) и березы бородавчатой (*Б*) из популяций разных природных районов Горного Урала

*А*: *I* — Полярный, *II* — Саранпаульский, *III* — Ивдельский, *IV* — Полевской, *V* — Иремельский, *VI* — Ново-Троицкий (сравнительная единица); *Б*: *I* — Саранпаульский, *II* — Ивдельский, *III* — Ревдинский, *IV* — Иремельский, *V* — Ново-Троицкий (сравнительная единица).

линиям размера и формы семянок и плодовых чешуек от других горнотаежных берез. По размерам и форме плодовых чешуек береза с Полевского опытного участка сравнительно близка с березой Иремельского участка (Центрально-Южноуральская провинция).

Формирование структуры у березы пушистой в условиях Горного Урала, следовательно, происходит своеобразно, в соответствии с характером орографии различных провинций. Показательно в этом отношении структурное сходство по морфологическим признакам между популяциями из низкогорной Среднеуральской провинции (Полевской опытный участок) и с южного предела Южноуральской провинции (Ново-Троицкий опытный участок). Соответственно, популяция с высокогорий Южного Урала по своей структуре имеет много общего с северными березами (Ивдельский опытный участок).

В целом, с учетом отмеченных особенностей, ряд береза извилистая — береза пушистая из горноуральской части ареала представлен тремя группами: первая группа, четко выделяющаяся формой листьев, включает березу из Центрально-Полярноуральской провинции; вторая, наиболее репрезентативная, группа включает березу из Приполярноуральской и Североуральской провинций и с высокогорий Южноуральской провинции; третья, неоднородная по форме листьев, представлена березами из Средне- и Южноуральской провинций (Полевской и Ново-Троицкий опытные участки).

Для анализа особенностей дифференциации структуры березы бородавчатой в пределах Уральской горной страны сравнивались образцы из горных провинций со «стандартом» с южного предела Южноуральской провинции (Ново-Троицкий опытный участок).

Судя по профилю линий размера и формы листьев, семянок и плодовых чешуек (см. рис. 4 *Б*), дифференциация березы бородавчатой во всех горноуральских провинциях имеет ряд общих черт с березой пушистой. В частности, популяция с северного предела распространения березы бородавчатой из Приполярноуральской провинции по форме листьев и некоторым признакам генеративных органов, как и у березы пушистой, существенно отличается от популяций южных провинций.

В ряду сравниваемых берез особое место занимает популяция из горной части Среднего Урала (Ревдинский опытный участок). Эта низкогорная таежная популяция, аналогично березе пушистой, по признакам листьев и генеративных органов сильно отличается от других таежных популяций березы бородавчатой, имея в то же время много общего с березами, локализованными на своем южном пределе распространения. Соответственно высокогорная южноуральская береза бородавчатая (Иремельский опытный участок) по размеру и фор-

ме листьев и генеративных органов очень сходна с образцами из горной части средней тайги (Ивдельский участок). Таким образом, на характер дифференциации березы бородавчатой, как и у березы пушистой, сильно влияет высотный фактор.

По экологическим и морфологическим особенностям рассматриваемый географический ряд горноуральской березы бородавчатой распадается на следующие группы: первая — Приполярноуральская (Саранпаульский опытный участок); вторая — представлена березами из Североуральекой провинции и высокогорий Южноуральской; третья группа, как и у березы пушистой, неоднородная по листьям, включает березы из низкогорной Среднеуральской и Южноуральской провинций (Ревдинский и Ново-Троицкий опытные участки).

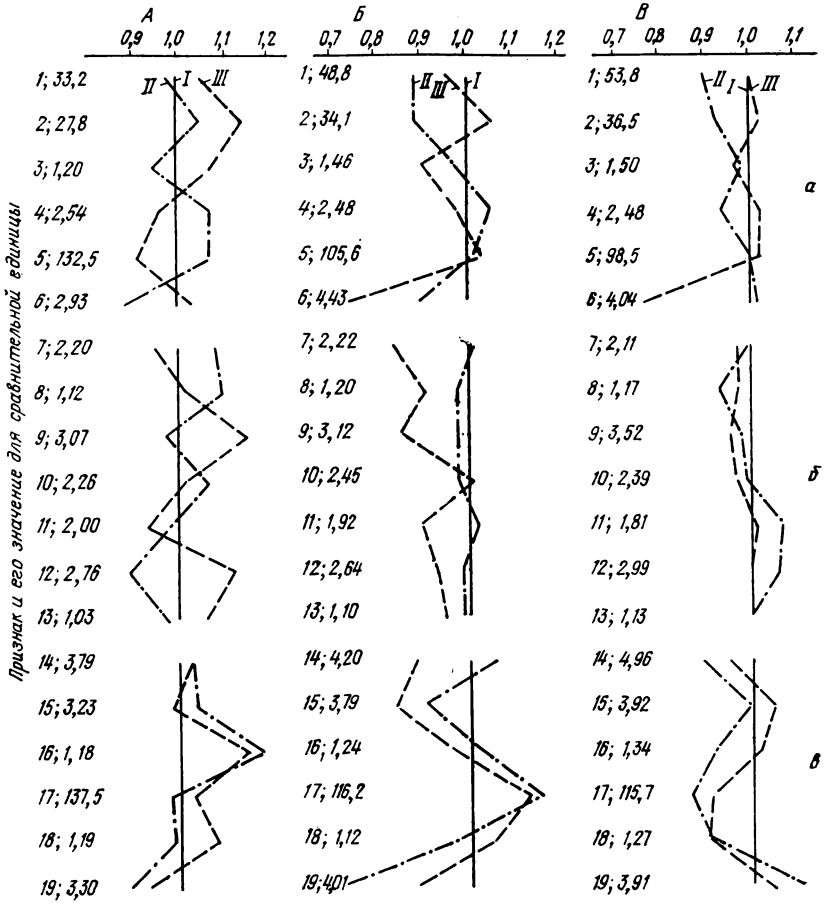
## СООТНОШЕНИЕ ГОРНОУРАЛЬСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ БЕРЕЗ СО СМЕЖНЫМИ С НИМИ РАВНИННЫМИ

Анализ взаимосвязей и соотношения горноуральских берез с березами сопредельных равнин выполнен с помощью графического метода. Для каждого варианта сравнений использовались опытные участки, расположенные примерно на одной широте во всех частях Урала. Исключение представляет только один вариант березы бородавчатой, в котором северотаежные образцы из Предуралья и Горного Урала сравниваются со среднетаежными из Зауралья.

Сравнение образцов березы пушистой из различных частей Урала показывает, что степень внутривидовой дифференциации зависит от ряда факторов, к числу которых в первую очередь следует отнести абсолютную высоту и мощность горного массива, т. е. его протяженность в широтном направлении, а также своеобразие фитоценозов (полнота, состав и т. д.), в состав которых входит береза (рис. 5). Действительно, по морфологическим особенностям листьев и генеративных органов береза пушистая из Предуралья, Горного Урала и Зауралья наиболее однородна на широте Среднего Урала, который, как известно, отличается низкогорным рельефом (см. рис. 5 *В*). Высота водораздельного хребта достигает здесь 700—800 *м* над ур. м., а наиболее низкие отметки около 300—400 *м*.

По мере повышения абсолютной высоты горного массива к югу и северу от Среднего Урала степень дифференциации сравниваемых вариантов березы пушистой увеличивается и на севере на широте Приполярного Урала, где находятся крупнейшие горные массивы (горы Народная, Манарага, Неройка и др.), достигает наибольшей величины.

На юге наивысшая степень дифференциации, если судить по профилю линий размера и формы изучаемых органов и частей растений, наблюдается на крайнем пределе распро-


А
Б
В
0,9 1,0 1,1 1,2
0,7 0,8 0,9 1,0 1,1 1,2
0,7 0,8 0,9 1,0 1,1
II I III
II III I
II I III
Признак и его значение для сравнительной единицы
1; 33,2
2; 27,8
3; 1,20
4; 2,54
5; 132,5
6; 2,93
7; 2,20
8; 1,12
9; 3,07
10; 2,26
11; 2,00
12; 2,76
13; 1,03
14; 3,79
15; 3,23
16; 1, 18
17; 137,5
18; 1,19
19; 3,30
1; 48,8
2; 34,1
3; 1,46
4; 2,48
5; 105,6
6; 4,43
7; 2,22
8; 1,20
9; 3, 12
10; 2,45
11; 1,92
12; 2,64
13; 1,10
14; 4,20
15; 3,79
16; 1,24
17; 116,2
18; 1,12
19; 4,01
1; 53,8
2; 36,5
3; 1,50
4; 2, 48
5; 98,5
6; 4,04
7; 2,11
8; 1,17
9; 3,52
10; 2,39
11; 1,81
12; 2,99
13; 1,13
14; 4,96
15; 3,92
16; 1,34
17; 115,7
18; 1,27
19; 3,91
а
б
в

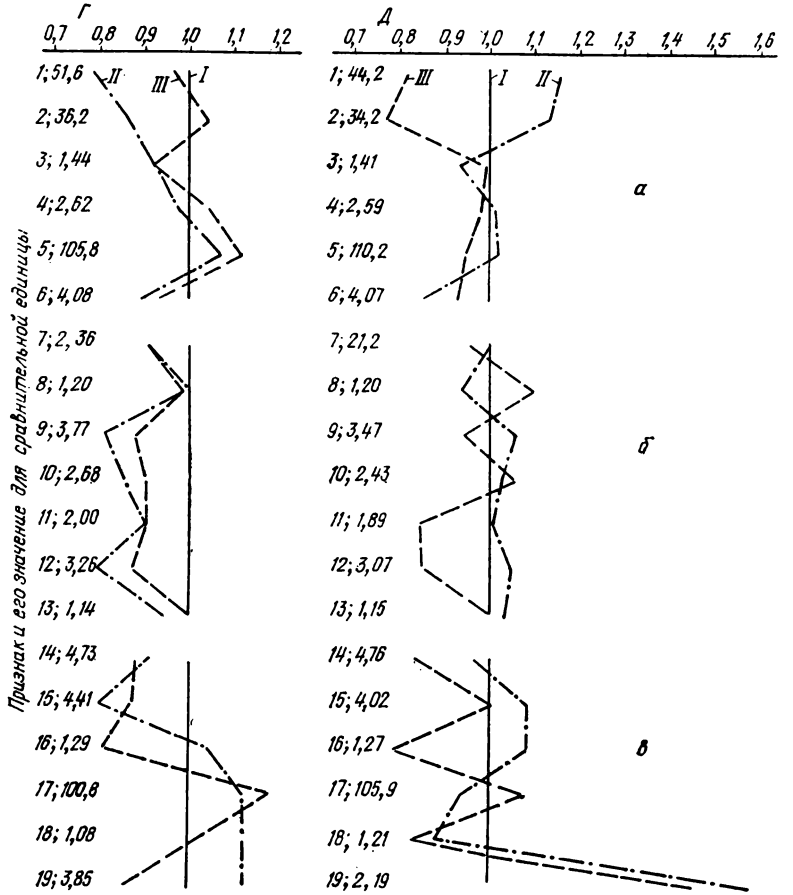



Рис. 5. Сравнение признаков березы пушистой из популяций Предуралья (I сравнительная единица), Горного Урала (II) и Зауралья (III)

*А* — тундра, лесотундра, *Б* — средняя тайга, *В* — южная тайга, *Г* — лесостепь, *Д* — степь

странения березы пушистой — на широте степной зоны (рис. 5 *Д*). Здесь сравниваемые варианты четко обособлены на уровне, который характерен для отдельных групп из различных ботанико-географических зон. Горноуральская популяция березы пушистой обособлена в одинаковой степени как от предуральской, так и зауральской популяции и занимает промежуточное положение по многим признакам.

В других ботанико-географических зонах Урала с более или менее сомкнутым пологом древесной растительности в формировании структуры березы пушистой обнаружена общая закономерность, заключающаяся в том, что береза пушистая из горноуральской части ареала по своим морфологическим особенностям ближе к березам из Зауралья, чем Предуралья (см. рис. 5 *А*, *В*, *Г*). Особенно строго данная закономерность во всех зонах Урала проявляется по признакам, определяющим форму и размеры плодовых чешуек. Только в зоне тундры и лесотундры по листьям и семянкам горноуральские березы обособленны от зауральских и предуральских примерно одинаково. Исключение из закономерности наблюдается по признакам семянок в варианте сравнения на широте Северного Урала (Чердынский — Ивдельский — Кондинский опытные участки), где горноуральская береза почти тождественна березам из Предуралья (см. рис. 5 *Б*).

Переходя к общей оценке степени дифференциации между горноуральскими и смежными равнинными популяциями березы пушистой, отметим следующее.

Во-первых, уровень различий горноуральских и равнинных популяций в разных частях Урала неодинаков. Максимума он достигает на двух «полюсах» — на южном и северном пределе распространения березы пушистой, а минимум приходится на среднюю, низкогорную часть Урала. В зонах с максимальной степенью дифференциации обособление сравниваемых вариантов происходит, вероятно, на уровне групп популяций. В остальных частях Урала, возможно, за исключением низкогорной части Среднего Урала, горноуральские березы обособлены от берез смежных равнин по морфологическим признакам на межпопуляционном или, реже, популяционном уровнях.

Во-вторых, органическое сочетание морфологической обособленности горноуральских популяций от равнинных с особыми специфичными эколого-климатическими условиями горных провинций дает право включить первые в разряд горноуральских экотипов.

Наконец, последнее, важное для понимания закономерностей формирования популяционной структуры березы пушистой, положение заключается в том, что, в сущности, Уральский хребет не является на всем своем протяжении рубежом,

который служит естественной границей между восточно-европейскими и западно-сибирскими расами березы пушистой. По совокупности изученных признаков горноуральские популяции входят в состав западно-сибирских рас, границы которых, следовательно, проходят западнее Уральских гор. Ранее при изучении особенностей дифференциации европейских, уральских и западно-сибирских популяций берез было показано, что у березы пушистой восточная окраина Европейской равнины является переходной полосой между упомянутыми расами (Махнев, 1970).

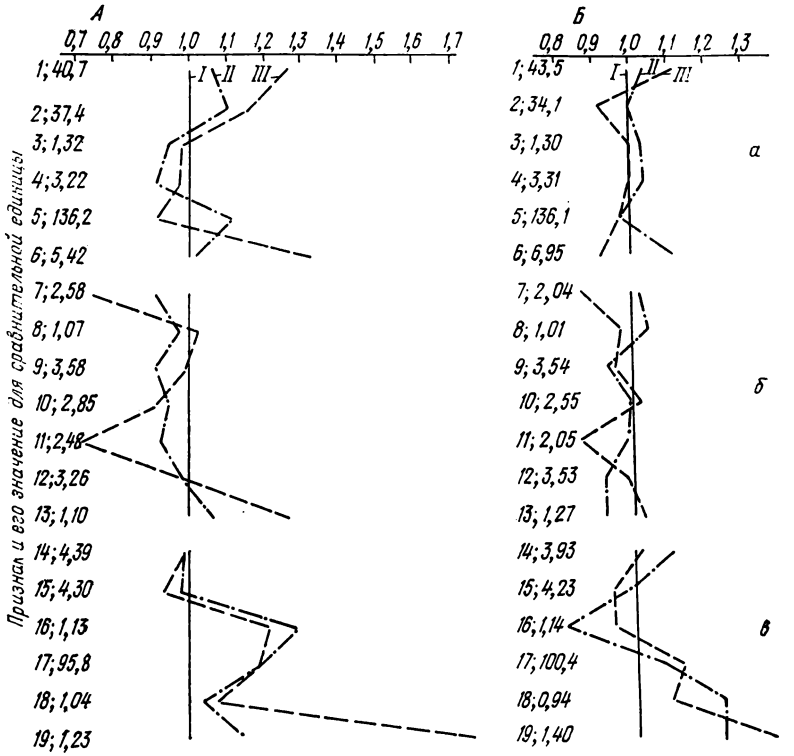
При сравнении горноуральских и равнинных популяций березы бородавчатой обнаружен ряд особенностей не свойственных березе пушистой.

Во-первых, у березы бородавчатой во всех ботанико-географических зонах дифференциация между горными и смежными равнинными популяциями выражена довольно четко и не обнаруживает какой-либо определенной связи с абсолютной высотой отдельных горных массивов (рис. 6). Несколько больше различаются популяции березы бородавчатой по линиям размера и формы листьев, семянок и плодовых чешуек на своем северном пределе, где степень дифференциации достигает значительной величины и соответствует рангу, эквивалентному различиям между группами популяций (рис. 6 *А*). Между тем заметно, что дифференциация по отдельным органам неравнозначна. Так, по листьям и плодовым чешуйкам горноуральская береза сравнительно близка к смежной западно-сибирской, по признакам семянок — ближе к предуральской.

Во-вторых, горноуральские популяции по своим морфологическим особенностям отличаются в одинаковой степени как от смежных предуральских, так и зауральских. Вместе с тем, если судить по линиям формы и размера плодовых чешуек у популяций из таежной и лесостепной зон (см. рис. 6 *Б*, *В*, *Г*) и формы листьев и семянок у образцов из степной зоны (рис. 6 *Д*), наблюдается выраженная тенденция к сближению горноуральских популяций с западно-сибирскими. Несмотря на наличие указанной тенденции, в целом горноуральские популяции четко обособлены по большинству признаков от смежных равнинных популяций.

Отмеченные выше особенности позволяют утверждать, что Уральская горная страна является естественным разграничительным рубежом между западно-сибирскими и восточно-европейскими расами березы бородавчатой, в отличие от березы пушистой, у которой соответствующий рубеж сдвинут к западу от Уральских гор.

Некоторое сходство горноуральских популяций с западно-сибирскими у березы бородавчатой подтверждает уже высказанную гипотезу (Махнев, 1970) о возможности прохождения


А
Б
0,7 0,8 0,9 1,0 1,1 1,2 1,3 1,4 1,5 1,6 1,7
0,8 0,9 1,0 1,1 1,2 1,3
I II III
I II III
1; 40,7
2; 37,4
3; 1,32
4; 3,22
5; 136,2
6; 5,42
7; 2,58
8; 1,07
9; 3,58
10; 2,85
11; 2,48
12; 3,26
13; 1,10
14; 4,39
15; 4,30
16; 1,13
17; 95,8
18; 1,04
19; 1,23
1; 43,5
2; 34,1
3; 1,30
4; 3,31
5; 136,1
6; 6,95
7; 2,04
8; 1,01
9; 3,54
10; 2,55
11; 2,05
12; 3,53
13; 1,27
14; 3,93
15; 4,23
16; 1,14
17; 100,4
18; 0,94
19; 1,40
а
б
в
Признак и его значение для сравнительной единицы

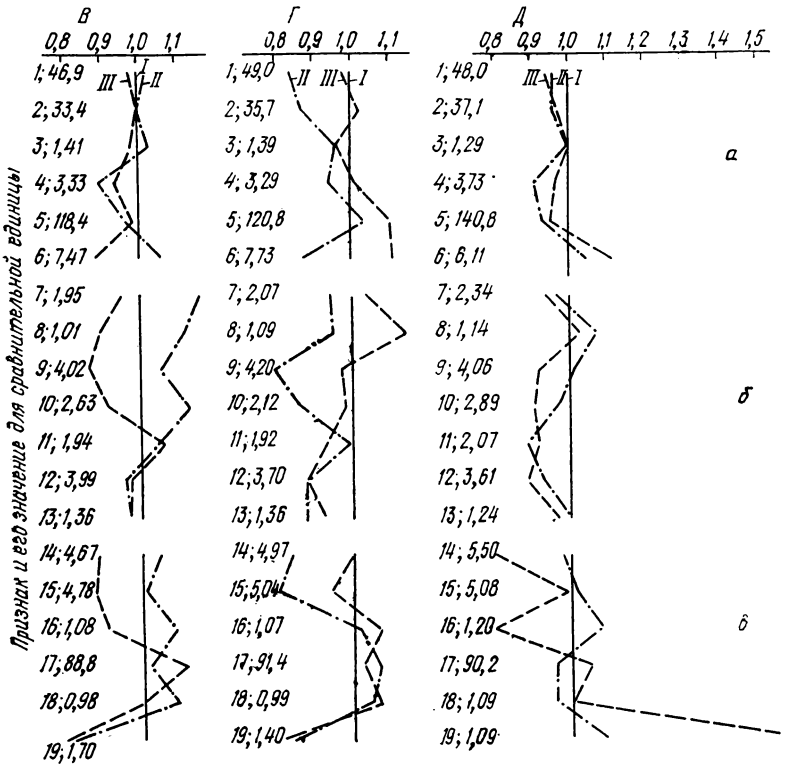



Рис. 6. Сравнение признаков березы бородавчатой из популяций Предуралья (I — сравнительная единица), Горного Урала (II) и Зауралья (III)

*А* — северная тайга, *Б* — средняя тайга, *В* — южная тайга, *Г* — лесостепь, *Д* — степь.

рубежа между восточно-европейскими и западно-сибирскими расами преимущественно по западной физико-географической границе Уральской горной страны.

В связи с морфологическими и экологическими особенностями береза бородавчатая, как и береза пушистая, в Уральской горной стране представлена рядом экотипов. Используемые нами для характеристики структуры видов термины «группа популяций» (Махнев, 1970) и «горный экотип» представляют собой единицы, которые отражают реально существующие внутривидовые компоненты, занимающие определенное положение в системе вида. Приуроченность морфологически дифференцированных групп популяций к крупным природным районам, соответствующим одной или двум ботанико-географическим зонам, показывает, что по своим эколого-географическим и генетическим особенностям эти группы представляют географические расы, как это понимал С. И. Коржинский (1892). Итак, по своему объему группа популяций у березы — высшая ступень в иерархии внутривидовых единиц.

Группа популяций не является единицей, строго фиксированной по рангу в таксономическом отношении. В своем максимальном значении она эквивалентна виду, по В. Л. Комарову (1944), или географическому экотипу, по Турессону (Turesson, 1922), и, наконец, подвиду в общепринятом понимании. Хорошей иллюстрацией такой группы популяций служит северная раса березы пушистой — береза извилистая. В своем минимальном значении группа популяций, по-видимому, эквивалентна климатическому экотипу в понимании Л. Ф. Правдина (1965), а не А. А. Корчагина (1964), у которого объем этой структурной единицы равен подвиду.

Горный экотип занимает сравнительно небольшие по площади участки территории, иногда пространственно разобщенные, т. е. по объему он меньше, чем группа популяций, но по структуре может быть не менее сложен и представлен одной или несколькими популяциями. Горный экотип имеет локальное значение в специфичных горных условиях и представляет собой эдафо-климатический экотип.

Следующая структурная единица вида — «популяция» по рангу ниже первых, но является основной с точки зрения эволюции (Шварц, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Теоретические и практические аспекты популяционной структуры видов у растений, связанные с установлением объема и конкретных границ популяций, изучены пока слабо. Поэтому составление детальной схемы реально существующих популяций вызывает много затруднений.

Если последовательно рассматривать и далее используемую нами систему внутривидовых единиц, составленную в основном по эколого-генетическому принципу (Завадский, 1957), то следует определить место, занимаемое в ней более

мелкими структурными компонентами. В первую очередь речь идет о таких единицах, как «вариация» и «форма». Как известно, при изучении внутривидовой изменчивости травянистых растений Е. Н. Синская (1964) широко оперирует термином «экоэлемент», который, очевидно, соответствует вариации или форме. Кроме того, Раункьер (Raunkiaer, 1918) в аналогичных случаях использует единицу, называемую «изореагент». Поскольку вопрос о соотношении этих единиц пока не вполне ясен, целесообразно использовать общепринятые и более нейтральные термины вариация или форма.

В соответствии с приведенной классификацией нами предпринята попытка дать конкретную обобщенную схему внутривидовых структурных компонентов высших рангов (групп и горных экотипов) для видов березы секции Albae на Урале с учетом схемы природного районирования (табл. 9). Отдельные конкретные популяции в схему не включены, так как вопрос об объеме и границах их находится в стадии изучения. Обобщенная схема локализации групп популяций и горных экотипов, занимающих высшие ступени в иерархии внутривидовых единиц, для наиболее распространенных видов березы Урала разрабатывается впервые, поэтому она не претендует на исчерпывающую полноту и является предварительной. В настоящее время проводятся экспериментальные исследования с целью получения дополнительных критериев, в том числе генетических, которые, безусловно, позволят сделать более тщательное обоснование предложенной схемы.

## КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ И ГОРНЫХ ЭКОТИПОВ БЕРЕЗ СЕКЦИИ ALBAE НА УРАЛЕ

Анализ морфоструктуры видов березы с помощью графического метода позволил оценить ее с учетом отдельных признаков, но только в общем виде, без характеристики конкретной динамики структуры. Между тем, именно эта, преимущественно описательная, часть анализа структуры видов и популяций имеет большое значение для биосистематики.

На данном этапе изучения структуры видов березы, когда еще окончательно не разработаны надежные критерии для выделения отдельных популяций, по-видимому, целесообразно проанализировать структурные особенности отдельных групп популяций и экотипов, четко различающихся между собой по эколого-биологическим и морфологическим особенностям.

### Характеристика групп популяций и экотипов берез извилистой и пушистой

Несмотря на существенные различия природно-климатических условий аналогичных ботанико-географических зон в трех частях Урала (Предуралье, Уральская горная страна и Зауралье), основные средообразующие факторы здесь имеют

Таблица 9

**Группы популяций и горные экотипы берез секции Albae на Урале**

| Береза бородавчатая | | | Березы извилистая и пушистая | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Группы популяций | | Экотипы горной части Урала | Группы популяций | | Экотипы горной части Урала |
| Предуралье | Зауралье | | Предуралье | Зауралье | |
| 1. Печорская северотаежная «островная» | 1. Зауральская таежная | 1. Приполярноуральский | 1. Печорская тундрово-предлесотундровая | 1. Нижне-Обская северотаежная | 1. Полярноуральский |
| 2. Печеро-Тиманская среднетаежная | 2. Средне-Тобольская лесостепная | 2. Высокогорный Южно- и Североуральский | 2. Предуральская таежная | 2. Зауральская таежная | 2. Высокогорный Южно- и Североуральский |
| 3. Южная Белебеевско-Илецкая | 3. Брединская степная | 3. Низкогорный Средне- и Южноуральский | 3. Южная Белебеевско-Илецкая | 3. Средне-Нижне-Тобольская предлесо- и лесостепная 4. Брединская степная | 3. Низкогорный Средне- и Южноуральский |

несравненно больше общего, чем в смежных, но разных зонах одной части Урала. С учетом этого характеристика выделенных структурных компонентов производится параллельно во всех частях Урала в пределах аналогичных ботанико-географических зон.

Самая северная группа популяций, включающая березы из тундры, лесотундры и частично предлесотундровых лесов во всех частях Урала отличается от расположенных к югу групп как спецификой экотипов, так и фитоценозов, для которых обычны разреженность древесного полога и низкорослость особей. Характерная особенность березы — искривленность стволов, особенно в комлевой части, изреженность и неопределенность формы крон. Однако в пределах северных групп популяций перечисленные признаки изменчивы. В частности, искривленность стволов и изреженность крон значительно уменьшаются с увеличением полноты насаждений на южном пределе.

По окраске коры в группе северных популяций распространены особи, имеющие сравнительно темный тон — от темно-коричневого до темновато-серого. Существенных различий между березами из Предуралья, Горного Урала и Зауралья по данному признаку не установлено. Трещины на коре северных берез отсутствуют.

Листья в этих группах популяций отличаются небольшими размерами (в среднем длина пластинки листа 30—40 *мм*), незначительной величиной индекса пластинки листа, т. е. слабой ее вытянутостью и слабой оттянутостью вершины листа.

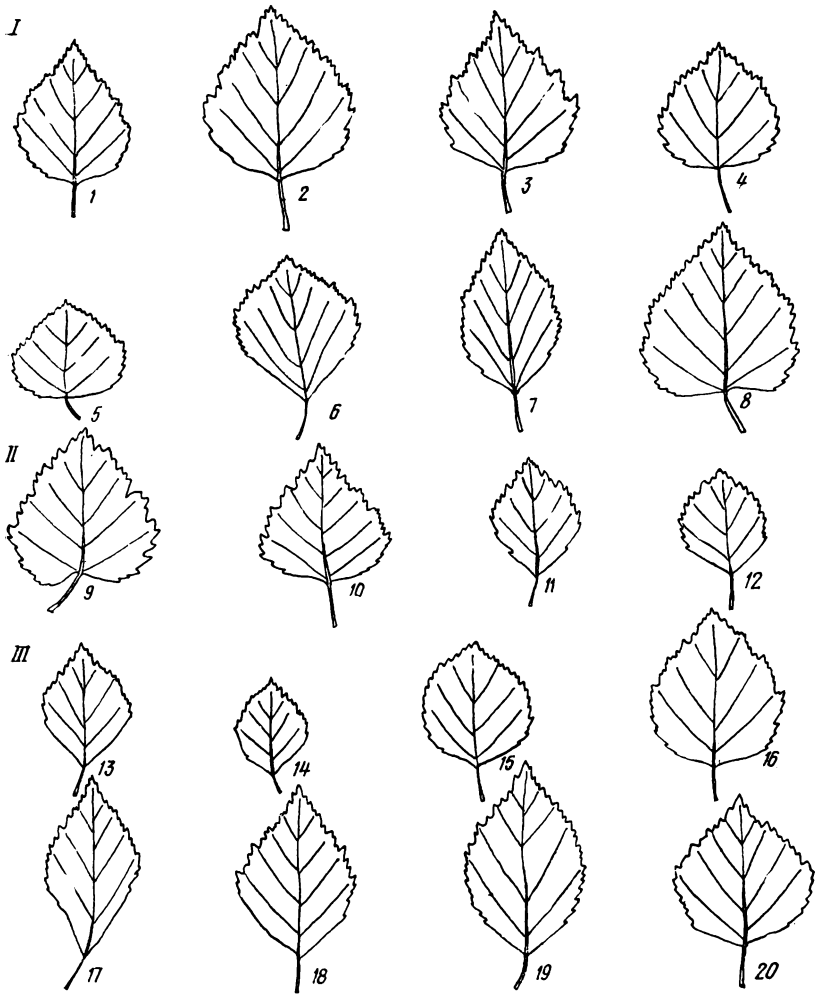



Рис. 7. Вариации по форме и размерам листьев в группах северных популяций березы пушистой (извилистой)

*I* — Печорская тундрово-предлесотундровая группа популяций с северного (*1—5*) и южного (*6—8*) пределов: *1* — яйцевидные и *2* — широкояйцевидные равнозубчатые, *3* — яйцевидные двоякозубчатые, *4* — яйцевидные с плоским основанием, *5* — широкояйцевидно-сердцевидные, *6* — ромбовидные, *7* — эллиптические, *8* — слабосердцевидные; *II* — Полярноуральский экотип: *9* — крупнозубчатые сердцевидно-яйцевидные, *10* — яйцевидные, *11* — ромбовидно-яйцевидные, *12* — широкоэллиптические; *III* — Нижне-Обская северотаежная группа популяций северного (*13—16*) и южного (*17—20*) пределов: *13* — ромбовидные, *14* — клиновидно-яйцевидные (мелколистные), *15* — округло-яйцевидные, *16* — яйцевидные, *17* — вытянуто-ромбовидные, *18* — клиновидно-яйцевидные, *19* — округло-ромбовидные (эллиптические), *20* — широкояйцевидные

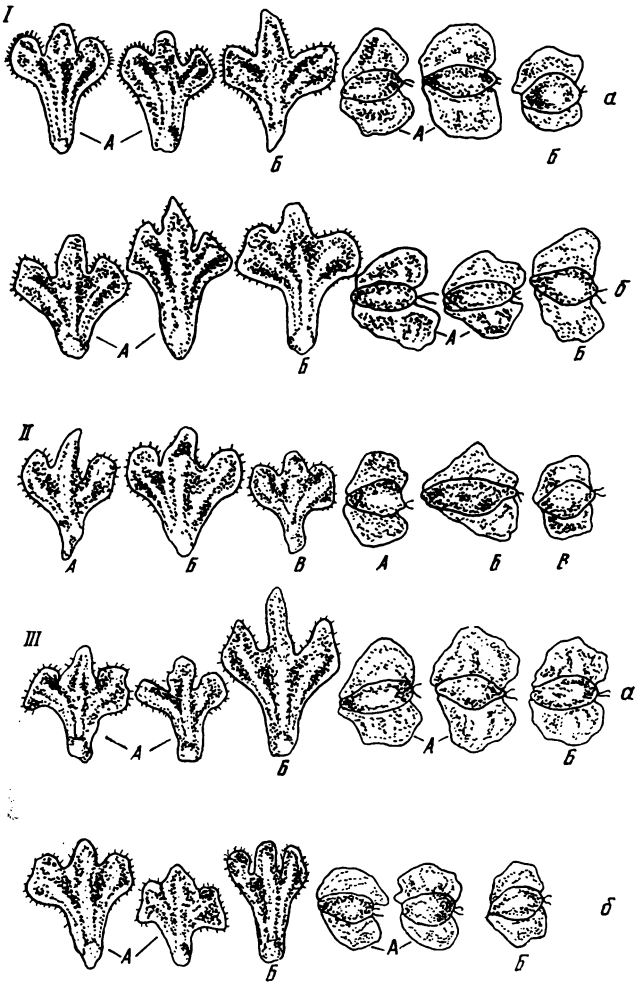



Рис. 8. Вариации по форме и размерам плодовых чешуек и семянок в группах северных популяций березы пушистой (извилистой)

*I* — Печорская тундрово-предлесотундровая группа популяций с северного (*а*) и южного (*б*) пределов; *А*, *Б* — формы, характерные для берез извилистой и пушистой; *II* — Полярноуральский горный экотип; *А*, *Б*, *В* — формы, характерные для берез Кузьмищева, извилистой, пушистой; *III* — Нижне-Обская северотаежная группа популяций с северного (*а*) и южного (*б*) пределов; *А* — формы, характерные для березы пушистой, *Б* — близкие к березе извилистой

Наличие листьев с сердцевидным основанием у пластинки характерно главным образом для горноуральского экотипа. Между группами северных популяций из Предуралья, Зауралья и Горного Урала в зависимости от распространения тех или иных форм по листьям и генеративным органам наблюдаются различия.

В Печорской тундрово-предлесотундровой группе популяций Предуралья, на ее северном пределе (район пос. Сейды) по форме пластинки листа обычны особи с яйцевидными и широкояйцевидными, по краю почти равнозубчатыми листьями. Особи с двоякозубчатыми листьями или с листьями, основание пластинки у которых слегка обрублено или сердцевидное, встречаются редко (рис. 7). У семянок преобладают относительно вытянутые орешки. По форме плодовых чешуек распространены особи со сравнительно короткой, притупленной и сильно опушенной средней лопастью (рис. 8).

Судя по комплексу изученных признаков и особенностям преобладающих форм, на северном пределе распространения древовидных берез в Предуралье мы имеем дело с березой извилистой.

Далее к югу в этой группе популяций появляется значительное количество особей (до 30%) с листьями ромбовидной, яйцевидной или реже эллиптической формы, а также особи с листьями, у которых основание плоское или чуть сердцевидное. Вместе с тем сохраняются вариации с яйцевидными листьями. У особей с ромбовидной и яйцевидно-клиновидной формой листьев плодовые чешуйки имеют удлиненную среднюю лопасть, однако такая лопасть нередко встречается и у особей с яйцевидными и широкояйцевидными листьями.

Множество вариаций по форме листьев, а также по размерам и форме семянок и плодовых чешуек у березы на южном пределе Северной группы популяций в Предуралье (район г. Инты), где типичные северные формы контактируют с таежными, свидетельствует либо о простом смешении их, либо о наличии интрогрессивной гибридизации. Так или иначе в данном районе наблюдается постепенный переход «типичной» березы извилистой в березу пушистую. Аналогичный тип перехода между березами извилистой и пушистой был обнаружен в горах Южного Урала в полосе, переходной от подгольцового к горно-лесному поясу (Махнев, Мамаев, 1972).

Если придерживаться точки зрения В. Н. Васильева (1969) относительно объема и структуры видов березы, то в указанных переходных поясах можно обнаружить вариации, соответствующие березе Литвинова (*B. litwinowii* Doluch) с клиновидными и клиновидно-яйцевидными листьями и боковыми лопастями плодовых чешуек, косо срезанными вверху. Здесь же встречаются «типичные» для березы пушистой особи с широкояйцевидными и яйцевидно-сердцевидными листьями и, наконец, особи, характерные для березы извилистой.

Для полярноуральского горного экотипа, расположенного на широте тундры и лесотундры, по форме листьев наиболее характерна вариация с плоским или сердцевидным основанием пластинки и крупной зубчатостью по ее краю (см. рис. 7).

Плодовые чешуйки с удлиненной средней лопастью, а длина основания, угол отхода боковых лопастей и размеры чешуек сильно варьируют (см. рис. 8). Эта вариация соответствует березе Кузьмищева и возведена в ранг вида В. Н. Сукачевым (1914). Наряду с так называемой березой Кузьмищева в горноуральском экотипе распространены формы, «типичные» для березы извилистой.

Для древовидных берез Крайнего Севера из Зауралья (Нижне-Обская северотаежная группа популяций) характерна пониженная амплитуда изменчивости признаков листьев и генеративных органов по сравнению с березами соответствующих зон Предуралья и Горного Урала. Вариации по листьям у березы Зауралья представлены формами, характерными в большей степени для березы пушистой (ромбовидные, клиновидно-яйцевидные, яйцевидные и широкояйцевидные (см. рис. 7). Значительная степень опушенности плодовых чешуек, заостренность их средней лопасти и форма семянок также соответствует березе пушистой. Однако наличие форм с большим углом отхода боковых лопастей у плодовых чешуек указывает на сходство северных берез Зауралья с березой извилистой (см. рис. 8).

На южном пределе Нижне-Обской группы популяций (Березовский опытный участок) распространены формы, характерные для северного предела. Кроме того, появляется новая вариация с округлоромбическими листьями, плодовые чешуйки с довольно широкими боковыми лопастями, нижний край которых слегка вогнут. Аналогичная вариация описана для этой части Урала как вид и названа березой кривой (*B. procurwa* Litw.)

Краткая характеристика популяционной структуры берез из северной части Зауралья подтверждает данные В. Н. Васильева (1969) о том, что в Зауралье береза извилистая отсутствует.

Группа таежных популяций березы пушистой в Предуралье на своем северном пределе (Каджеромский опытный участок) отличается сравнительно мелкими листьями ромбовидной, яйцевидно-ромбовидной, яйцевидной, острояйцевидной и некоторых других форм (рис. 9). По форме и размерам плодовых чешуек здесь преобладают вариации, близкие к вариациям группы предлесотундровых и тундровых популяций. Они отличаются небольшими размерами и сравнительно коротким клиновидным основанием. Семянки также небольшие, а по признакам, характеризующим их форму, почти не отличаются от семянок северной группы популяций (рис. 10).

Далее к югу, в средней и южной части таежной зоны (Нижне-Омринский и Чердынский опытные участки), у березы пушистой по форме листьев, помимо вариаций, встречающихся севернее, распространены и другие: например, широко-

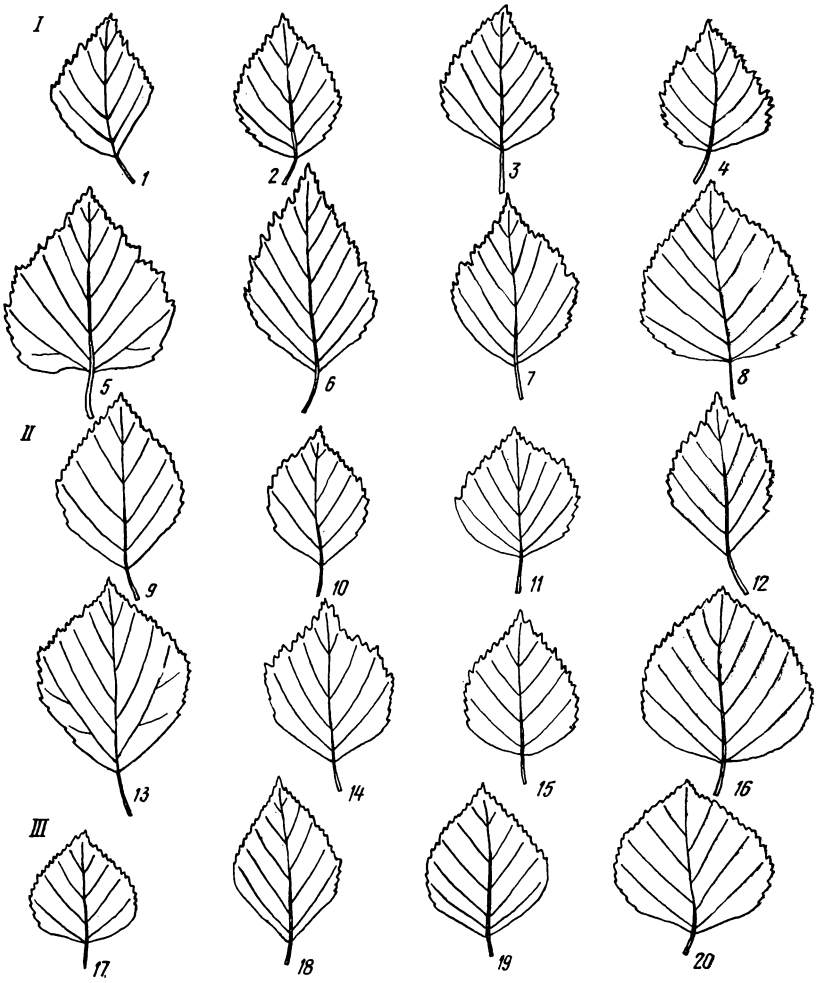



Рис. 9. Вариации по форме и размерам листьев в группах таежных популяций березы пушистой

*I* — северная (*1—4*) и южная (*5—8*) части Предуральской группы популяций: *1* — ромбовидные, *2* — эллиптические, *3* — широкояйцевидные, *4* — острояйцевидные, *5* — широкояйцевидно-сердцевидные, *6* — вытянутояйцевидно-клиновидные, *7* — округло-яйцевидные; *8* — широкояйцевидные; *II* — северная (*9—12*) и южная (*13—16*) части Зауральской группы популяций: *9* — яйцевидно-ромбовидные, *10* — яйцевидные, *11* — округло-яйцевидные, *12* — эллиптические, округло-ромбовидные слабо-(*13*) и сильно-(*14*) рассеченные, *15* — яйцевидные, *16* — широкояйцевидные; *III* — северная часть высокогорного Южно- и Североуральского экотипа: мелкие (*17*) и крупные (*20*) широкояйцевидные, *18* — ромбовидные, *19* — яйцевидные

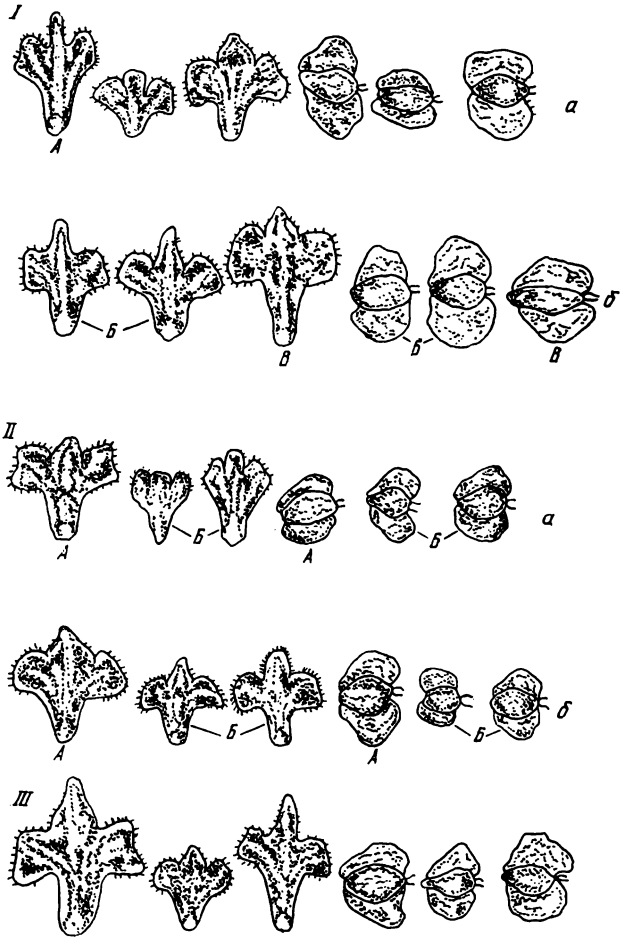



Рис. 10. Вариации по форме и размерам плодовых чешуек и семянок в группах таежных популяций березы пушистой

*I* — северная (*а*) и южная (*б*) части группы в Предуралье: *А* — формы, сходные с березой извилистой; *Б*, *В* — характерные березам Литвинова и пушистой;
*II* — северная (*а*) и южная (*б*) части группы в Зауралье: *А*, *Б* — формы, характерные, соответственно, березам пушистой и внизотогнутой;
*III* — северная часть высокогорного Южно- и Североуральского экотипа

яйцевидная, округло-яйцевидная и широкояйцевидная с сердцевидным основанием. По размеру в этой части таежной зоны преобладают крупнолистные вариации.

В зависимости от размеров и формы плодовых чешуек в рассматриваемом районе широко распространена вариация, имеющая средние по величине чешуи и короткое основание. Форма боковых лопастей сильно варьирует даже в пределах

опытных участков (см. рис. 10). Значительное разнообразие наблюдается также по размерам и форме семянок и их отдельных частей — крыльев и орешков.

По совокупности изученных признаков в таежной зоне Предуралья, кроме «типичной» для березы пушистой формы широко распространены вариации, которые В. Н. Васильев (1969) относит к так называемой березе Литвинова. Однако часто у этих вариаций отсутствует корреляция клиновидного основания листьев с закругленными наверху длинными боковыми лопастями плодовых чешуек, как это указано в видовом диагнозе березы Литвинова.

Как и в Предуралье, в Зауралье в подзоне северной тайги (Октябрьский опытный участок) преимущественно распространены особи со сравнительно мелкими листьями ромбовидной или ромбовидно-яйцевидной формы. Вариации с яйцевидной и широкояйцевидной формой пластинки листа встречаются здесь реже. В среднетаежной подзоне число особей с яйцевидными и широкояйцевидными листьями увеличивается. Здесь же выделяются вариации, различающиеся степенью и характером рассеченности края пластинки листа (см. рис. 9).

Для березы пушистой таежной зоны Зауралья характерно преобладание вариации семянок с относительно узкими крыльями и слабой степенью их возвышения над верхним концом орешка (см. рис. 10). В зависимости от формы и размера плодовых чешуек наиболее распространена вариация со сравнительно коротким основанием, косо срезанным верхним краем боковых лопастей и заостренной средней лопастью. Кроме того, в подзоне средней тайги часто встречается вариация, у чешуек которой нижний край боковых лопастей направлен горизонтально или имеет остроконечие, направленное вниз. Аналогичная вариация описана В. Н. Васильевым (1969) как вид береза внизотогнутая (*B. recurvata* (Ig. Vassil) V. Vassil.).

По листьям у березы пушистой, произрастающей в горнолесном поясе Уральской горной страны на широте северной и средней подзон таежной зоны распространены вариации, характерные для Зауралья. Довольно близки здесь к зауральским также вариации по форме и размерам семянок и плодовых чешуек. Особенность горного экотипа — отсутствие широкояйцевидной вариации по листьям в популяции из Североуральской провинции (Ивдельский опытный участок).

По морфоструктуре южная Белебеевско-Илецкая группа популяций березы пушистой из степной и лесостепной зон Предуралья имеет много общего с популяциями из таежной зоны. В частности, здесь распространены вариации с ромбовидной, овально-ромбовидной, яйцевидной и широкояйцевидной формой листьев. Однако в группе южных популяций обнаружена мелколистная форма березы пушистой, обычно отсутствующая в популяциях таежной зоны (рис. 11).

В группе южных популяций Предуралья встречается также ряд не свойственных другим районам форм по генеративным органам. Например, здесь широко распространены особи с крупными по размерам плодовыми чешуйками. В зависимости от формы плодовых чешуек встречаются особи с длинным, средним и коротким по размеру основанием чешуйки; количество их примерно равное. По форме боковых лопастей плодовых чешуек преобладает вариация, характерная для «типичной» березы пушистой, имеющая широкие кососрезанные боковые и короткозаостренные средние лопасти. Наряду с ней встречаются вариации по чешуйкам, у которых боковые лопасти отогнуты вниз, имеют остроконечие на концах, закруглены сверху и т. д. (рис. 12). Соответственно плодовым чешуйкам в группе южных популяций широко распространены особи с крупными по размерам семянками, крылья у которых сравнительно высоко возвышаются над верхним концом орешка.

Особенность южной группы популяций Зауралья в том, что мелколистная вариация характерна здесь только для березы пушистой из степной зоны (Брединский опытный участок), в то время как у березы из лесостепи размеры листьев соответствуют листьям березы из популяций таежной зоны. В лесостепной зоне разнообразие особей по форме листьев довольно велико. Здесь распространены вариации с ромбовидными и клиновидно-яйцевидными листьями, у которых наиболее широкая часть пластинки листа смещена ближе к ее середине. Наряду с ними встречаются вариации с широкояйцевидными и сердцевидными листьями. Последняя, по-видимому, отсутствует в популяциях степной зоны.

Плодовые чешуйки в популяциях степной и лесостепной зон Зауралья сравнительно мелкие (около 4 *мм*), средняя лопасть короткая. По форме боковых лопастей, преимущественно широких, наблюдается сходство с березами из южных популяций Предуралья. Здесь также часто встречаются вариации с отклоненными к основанию боковыми лопастями. Однако в отличие от Предуралья на юге Зауралья преобладает вариация чешуек с коротким основанием. По форме и размерам семянки у рассматриваемой группы популяций очень сходны с семянками березы северной группы популяций и заметно отличаются от таежных небольшими размерами. Однако благодаря узости орешка, у большинства вариаций относительная ширина крыльев сравнительно велика.

Береза пушистая из низкогорной Южноуральской провинции (низкогорный Средне- и Южноуральский экотип) отличается от смежных с ней равнинных и расположенных севернее высокогорных популяций преобладанием крупнолистной вариации. Вариации по форме листьев также ближе к соответствующим вариациям березы таежной зоны, чем из смеж-

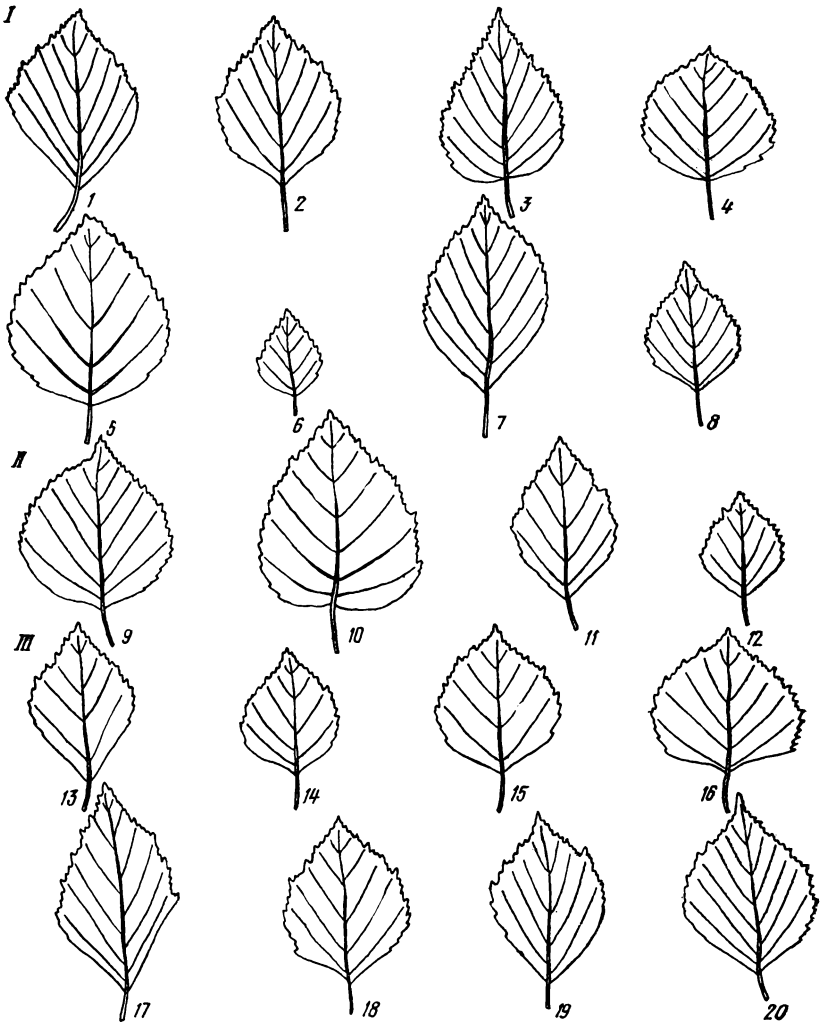



Рис. 11. Вариации по форме и размерам листьев в группах лесостепных и степных популяций березы пушистой

*I* — южная Белебеевско-Илецкая группа популяций: *1* — ромбовидные, *2* — округло-ромбовидные, *3* — острояйцевидные с плоским основанием, *4* — округло-яйцевидные, *5* — широкояйцевидные; *6* — мелколистные, *7* — эллиптические, *8* — яйцевидно-клиновидные; *II* — группы Зауральских лесостепных (*9, 10*) и степных (*11, 12*) популяций: *9* — широко-округло-яйцевидные, *10* — сердцевидные, *11* — яйцевидно-клиновидные, *12* — мелколистные (яйцевидно-клиновидные); *III* — высокогорная (*13—16*) и низкогорная (*17—20*) части Южноуральской провинции: *13* — ромбовидные, *14* — яйцевидные, *15* — округло-яйцевидные, *16* — широкояйцевидные с плоским основанием, *17* — ромбовидные, *18* — яйцевидные короткозаостренные, *19* — округло-ромбовидные сильно рассеченные, *20* — яйцевидные с оттянутой вершиной.

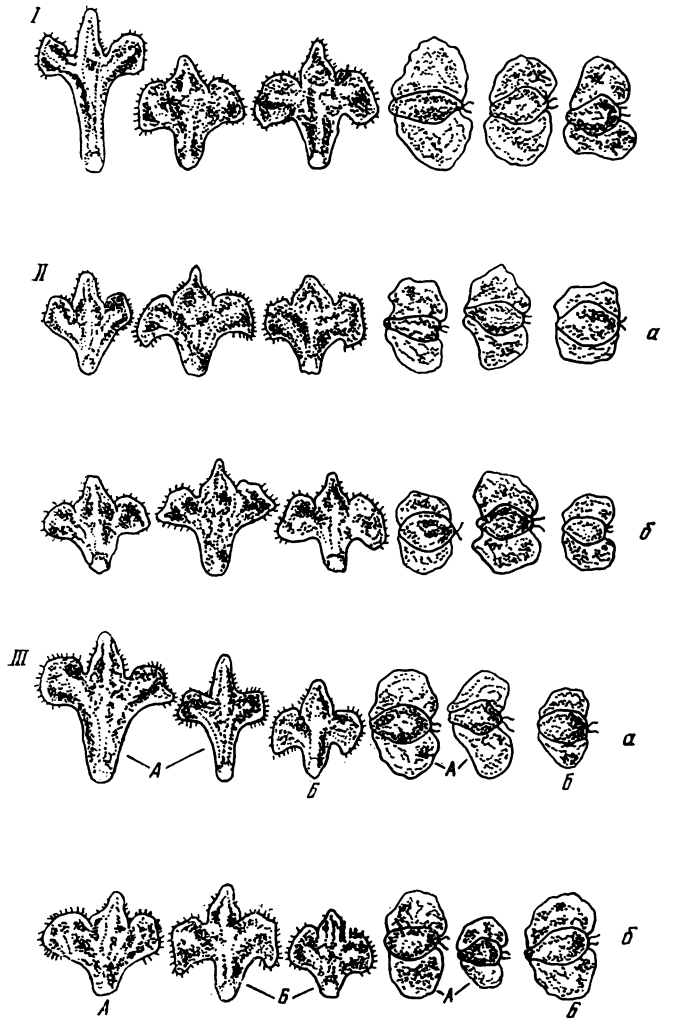



Рис. 12. Вариации по форме и размерам плодовых чешуек и семянок в группах лесостепных и степных популяций березы пушистой

*I* — южная Белебеевско-Илецкая группа, *II* — лесостепная (*а*) и степная (*б*) группы Зауралья, *III* — высокогорная (*а*) и низкогорная (*б*) части Южноуральской провинции; *А, Б* — формы, характерные для берез пушистой и кривой.

ной степной на равнине. Здесь распространены ромбовидная, клиновидно-яйцевидная и яйцевидная формы листьев, отличающиеся, в свою очередь, по степени рассеченности края пластинки листа и оттянутости верхушки (см. рис. 11).

Для березы Южного горноуральского экотипа характерна высокая полиморфность по форме и размерам плодовых чешуек и семянок. Наряду с «типичными» для березы пушистой

вариациями здесь распространена форма березы, чешуйки у которой имеют сильно оттянутые к основанию боковые лопасти с остроконечием на концах. Для данной формы также характерно сильное искривление стволов, значительное число особей этой формы (более 30%) выделяется интенсивной, бронзово-желто-серой окраской коры. По всем основным признакам указанная форма соответствует разновидности березы пушистой, которая описана как береза кривая и значительно реже встречается в Нижне-Обской северотаежной провинции.

По нашим наблюдениям, так называемая береза кривая на южном пределе Южноуральской провинции имеет своеобразную экологическую нишу — различные по площади чашеобразные понижения (без стока) на низкогорном плато, имеющем сравнительно выровненную поверхность. В понижениях с редкой травянистой и кустарниковой растительностью возможно длительное пребывание воды.

В отличие от Южноуральской провинции в низкогорной части Среднего Урала (Полевской опытный участок) разновидность, соответствующая березе кривой, встречается реже. Кроме того, особи, у которых форма плодовых чешуек соответствует березе кривой, не выделяются изогнутостью стволов и цветом коры.

В обеих частях территориально разобщенного низкогорного Средне- и Южноуральского экотипа березы пушистой четко выражена дифференциация особей по размерам плодовых чешуек (крупно- и мелкочешуйчатая вариация), по длине основания чешуек, а также по форме и размерам орешков (см. рис. 12).

## Особенности структуры групп популяций и горных экотипов у березы бородавчатой

Группа северотаежных «островных» популяций березы бородавчатой в Предуралье, для которой характерна относительно высокая амплитуда изменчивости признаков, отличается значительным многообразием вариаций по размерам и форме листьев и генеративных органов. Выделяются особи с крупными и мелкими листьями. Среди первых встречаются вариации узкоклиновидно-яйцевидные, ширококлиновидно-яйцевидные, широкояйцевидные с обрубленным или сердцевидным основанием. Однако для всех форм листьев здесь характерна слабая оттянутость вершины листа (рис. 13).

По форме семянок в «островных» популяциях преобладают особи с относительно узкими и длинными орешками и широкими крыльями. В меньшей степени распространена вариация с короткими, но широкими орешками и относительно узкими крыльями. По чешуйкам, имеющим по сравнению с таежными

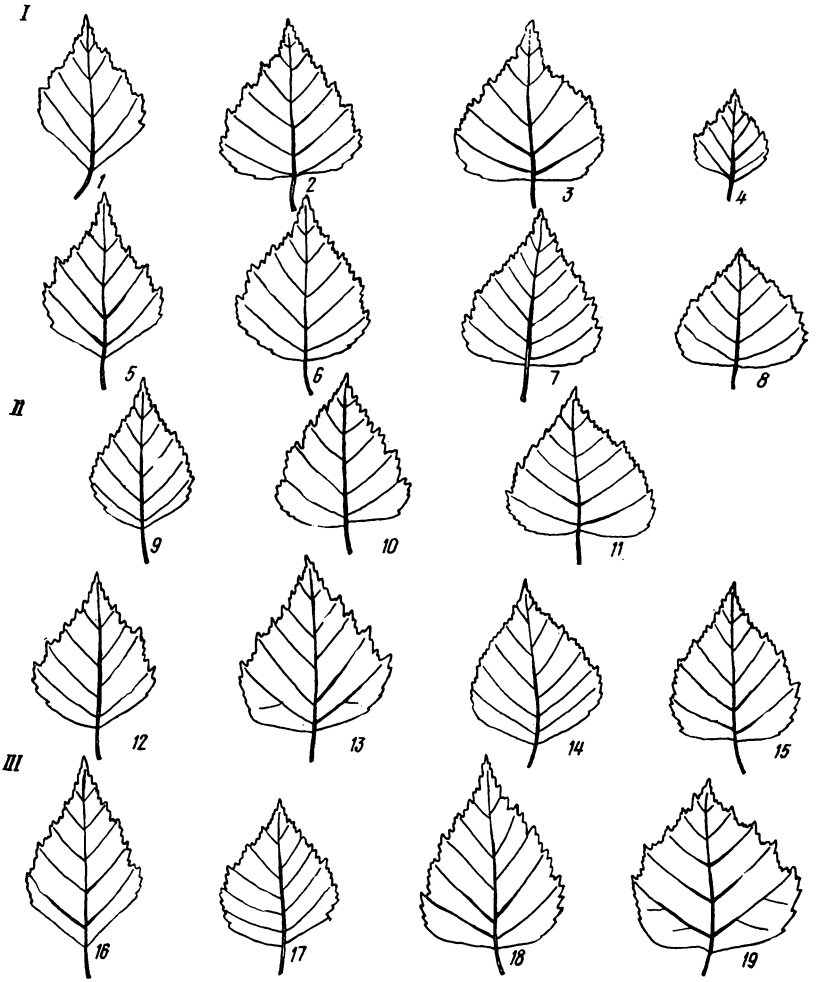



Рис. 13. Вариации по форме и размерам листьев в группах таежных популяций Предуралья и Зауралья у березы бородавчатой

*I* — Печорская северотаежная «островная» группа популяций: *1* — узкоклиновидно-яйцевидные, *2* — ширококлиновидно-яйцевидные, *3* — широкояйцевидные с обрубленным основанием, *4* — мелколистные; *II* — Печоро-Тиманская среднетаежная провинция: узкоклиновидно-яйцевидные сильно-(*5*) и слабо надрезанные (*6*), *7* — яйцевидные, *8* — широкояйцевидные с обрубленным основанием, широкояйцевидно-сердцевидные слабо-(*9*) и сильно-(*10*) надрезанные, *11* — треугольные, сердцевидные при основании; *III* — Зауральская таежная группа популяций из северной (*12—15*) и южной (*16—19*) частей: *12* — узкоклиновидно-яйцевидные, ширококлиновидно-яйцевидные сильно-(*13*) и слаборассеченные (*14*), *15* — широкояйцевидные с обрубленным основанием, *16* — удлиненные узкоклиновидно-яйцевидные, *17* — яйцевидные, широкояйцевидные: *18* — с закругленным и *19* — с плоскообрубленным основанием

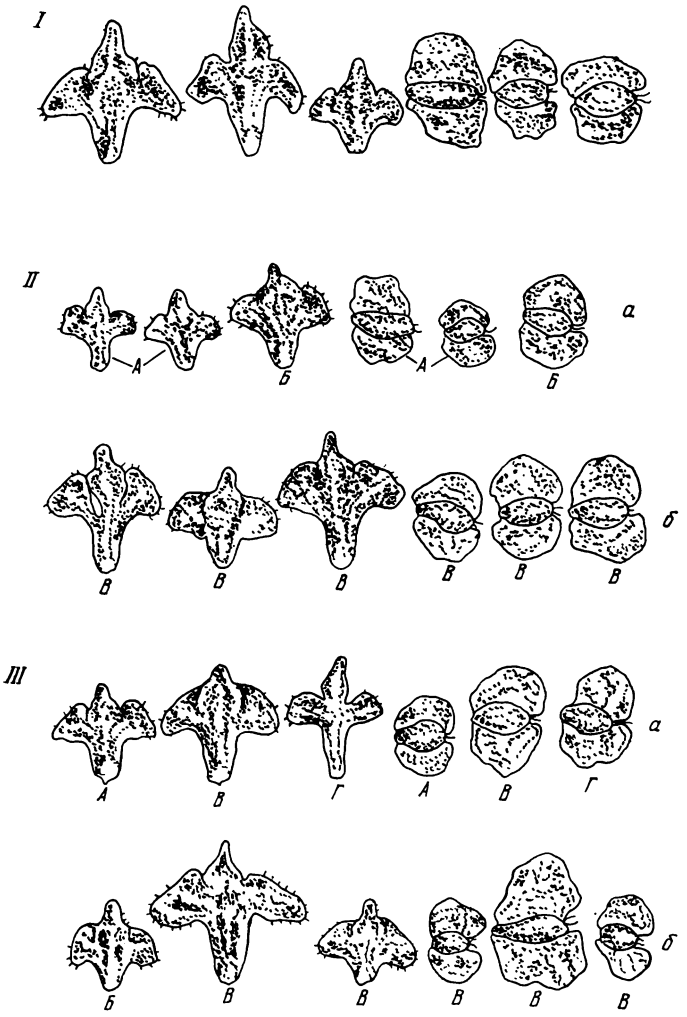



Рис. 14. Вариации по форме и размерам плодовых чешуек и семянок в группах таежных популяций Предуралья и Зауралья у березы бородавчатой

*I* — Печорская северотаежная «островная» группа;
*II* — Печоро-Тиманская среднетаежная провинция с Нижне-Омринского (*а*) и Чердынского (*б*) опытных участков; *А*, *Б*, *В* — формы, характерные для берез Крылова, мелкочешуйной и бородавчатой.
*III* — Зауральская таежная группа популяций из северной (*а*) и южной (*б*) частей; *А*, *Б*, *В* — формы, характерные для берез Крылова, мелкочешуйной и «типичной» бородавчатой, *Г* — форма с длинной средней лопастью

популяциями довольно крупные размеры, преобладают формы с коротким и средним по длине основанием (рис. 14).

Расположенная южнее Печоро-Тиманская среднетаежная группа популяций березы бородавчатой имеет в основном сходные с северной группой формы листьев, но они отличаются более сильной оттянутостью вершины. Особи с мелкими листьями здесь отсутствуют. В южных районах, занимаемых данной группой популяций, встречаются немногочисленные экземпляры, имеющие своеобразную, укороченную пластинку листа треугольной формы, у которой углы при основании закруглены (см. рис. 13).

По наличию и соотношению вариаций семянок и плодовых чешуек среднетаежные популяции разнообразны. В частности, в расположенной на севере Нижне-Омринской популяции преобладают вариации с мелкими семянками, имеющими относительно узкие крылья, слабо возвышающиеся над верхним краем орешка. Плодовые чешуйки также мелкие, с коротким клиновидным основанием и округло-треугольными, отклоненными книзу боковыми лопастями (см. рис. 14). Для особей этих вариаций характерно также отсутствие трещин на стволах и наличие бересты со сравнительно темной окраской (см. табл. 5). В целом по совокупности изученных признаков описываемая разновидность соответствует березе Крылова (*B. krylovii* G. Kryl.), которая, по данным Г. В. Крылова (1954), произрастает на юге лесной зоны Западно-Сибирской равнины между 54—58° с. ш. и достигает восточных склонов Урала. По другим данным (Васильев, 1969), более соответствующим нашим, так называемая береза Крылова заходит в Горный Урал на широте северной части Среднего Урала и далее к югу.

Наравне с разновидностью, похожей на березу Крылова, в Нижне-Омринской популяции распространена вариация с мелкими семянками и плодовыми чешуйками с коротким основанием, но боковые лопасти у нее короткие и закругленные. Эта вариация больше напоминает разновидность, которая была возведена И. В. Васильевым (1961) в ранг вида и названа березой мелкочешуйной (*B. mikrolepis* Ig. Vassil.).

В южной части среднетаежной подзоны (Чердынский опытный участок) по сравнению с северной размеры семянок и плодовых чешуек увеличиваются. В популяции преобладают особи, семянки у которых имеют обратнояйцевидные орешки и широкие, значительно превышающие верхний конец орешка крылья, а чешуйки сравнительно однообразны по форме боковых лопастей, обычно отогнутых книзу. Заметно выражено варьирование по длине основания плодовых чешуек. Наряду с обычными для березы бородавчатой чешуйками по длине основания, встречаются особи с очень коротким основанием.

Таежная группа популяций в Зауралье содержит значи-

тельное разнообразие форм по листьям и генеративным органам, но при этом между отдельными частями группы отмечено сходство по морфоструктуре. Некоторое различие между северной и южной частями наблюдается по степени оттянутости вершины листа, которая на севере (Октябрьский опытный участок) больше. Преобладают вариации с ширококлиновидным усеченным основанием, а также широкояйцевидные с закругленным или, реже, плоскообрубленным основанием. Последняя вариация, встречающаяся в Предуралье, характерна для березы Крылова (см. рис. 13).

Среди различных форм семянок и плодовых чешуек в таежной зоне Зауралья легко обнаружить вариации, характерные для типичной березы бородавчатой, берез Крылова и мелкочешуйной, а также для переходных форм; здесь же имеется вариация с очень длинной средней лопастью (см. рис. 14).

Наличие в таежной группе популяций Зауралья разновидности, сходной с березой Крылова, показывает, что данная форма березы распространена на север значительно дальше, чем предполагалось (Крылов, 1954).

Приполярноуральский экотип березы бородавчатой на северном пределе таежной зоны по морфоструктуре сходен с таежными популяциями Зауралья. По форме и размерам листьев распространены близкие вариации. Здесь отмечена только одна форма (сердцевиднолистная), не встречающаяся на этой широте в Зауралье (рис. 15). Кроме того, все вариации листьев из горноуральского экотипа отличаются слабой оттянутостью вершинок и несколько меньшими размерами. Для берез данного экотипа, аналогично Зауралью, характерно преобладание форм с мелкими плодовыми чешуйками, боковые лопасти у которых округло-треугольные, отогнутые книзу. По форме семянок преобладают вариации с узкими крыльями и сравнительно узкими эллиптическими орешками. Около половины изученных особей имеют удлиненную среднюю лопасть (рис. 16).

По комплексу изученных признаков ни одна из выделенных форм не отвечает полностью видовому диагнозу, сооответствующему «типичной» бородавчатой березе или одной из ее разновидностей, возведенных в ранг вида. Одновременно обнаруживается сходство с так называемыми березами мелкочешуйной, Крылова и березой бородавчатой. Из перечисленных трех берез выделенные нами формы обнаруживают наибольшее сходство с березой Крылова.

В отличие от Приполярноуральского в смежном Североуральском и высокогорном Южном экотипах распространены особи с усеченными узкоклиновидными и мелкими листьями. Формы, характерные для Приполярноуральского экотипа, сохраняются, но в меньшем количестве. Напротив, вариация

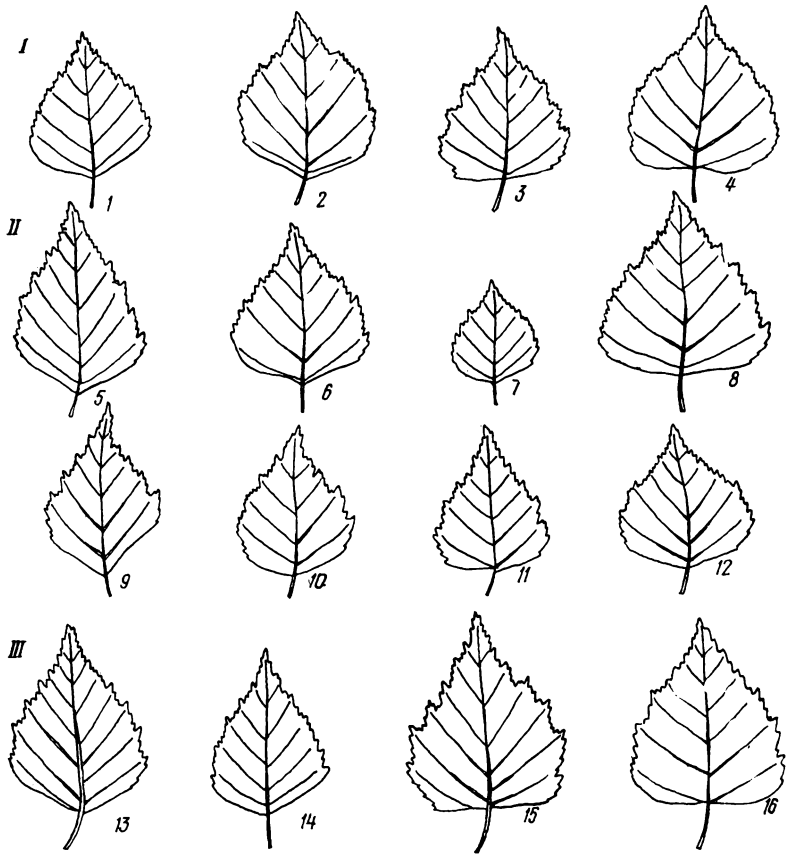



Рис. 15. Вариации по форме и размерам листьев в горных экотипах березы бородавчатой

*I* — Приполярноуральский экотип: *1* — ширококлиновидно-яйцевидные, *2* — округло-яйцевидные с плоским основанием, *3* — широкояйцевидные с плоским основанием, *4* — сердцевидные; *II* — Североуральский (*5—8*) и высокогорный Южный (*9—12*) экотипы: *5* — удлиненные узкоклиновидно-яйцевидные, *6* — ширококлиновидно-яйцевидные, *7* — мелколистные, *8* — широкояйцевидные с плоскообрубленным основанием, *9* — усеченно-узкоклиновидные, *10* — яйцевидные, *11* — треугольные с плоскоокруглым основанием, *12* — ширококлиновидно-яйцевидные; *III* — низкогорный Средне- и Южноуральский экотипы: *13* — яйцевидно-клиновидные, *14* — яйцевидные, *15* — широкояйцевидные с обрубленным и *16* — сердцевидным основанием

с сердцевидными листьями почти не выражена (см. рис. 15). По размерам и форме генеративных органов в рассматриваемой группе популяций преобладает вариация, характерная для «типичной» березы бородавчатой. Далее по распространенности следует форма, соответствующая так называемой березе мелкочешуйной и сравнительно редко встречается форма, характерная для березы Крылова (см. рис. 16). Однако, как и в группе приполярноуральских популяций, строгой

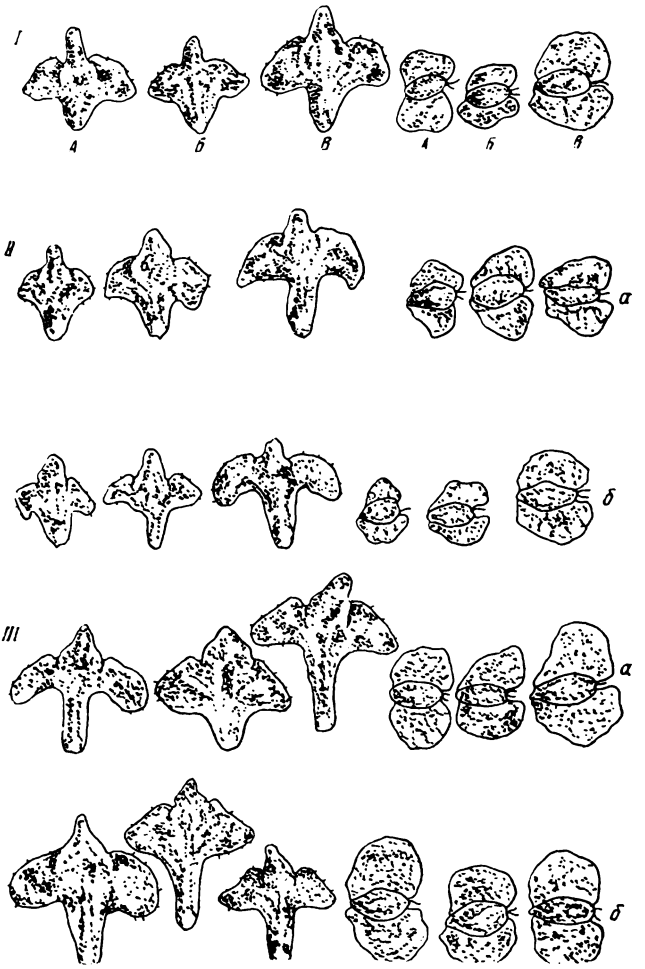



Рис. 16. Вариации по форме и размерам генеративных органов в горных экотипах березы бородавчатой

*I* — Приполярноуральский экотип; *А*, *Б*, *В* — формы, близкие к березам Крылова, мелкочешуйной и «типичной» бородавчатой;
*II* — Североуральский (*а*) и высокогорный Южный (*б*) экотипы;
*III* — низкогорный Средне- (*а*) и Южноуральский (*б*) экотип

корреляции между признаками видового диагноза у отмеченных таксонов не наблюдается.

Территориально разобщенный низкогорный Средне- и Южноуральский экотип сравнительно разнороден по преобладающим формам листьев. В северной части преобладают вариации листьев с узкоусеченно-клиновидным основанием, формы с широкоугольными, почти треугольными листьями встречаются редко; в южной — вариации листьев с узко- и

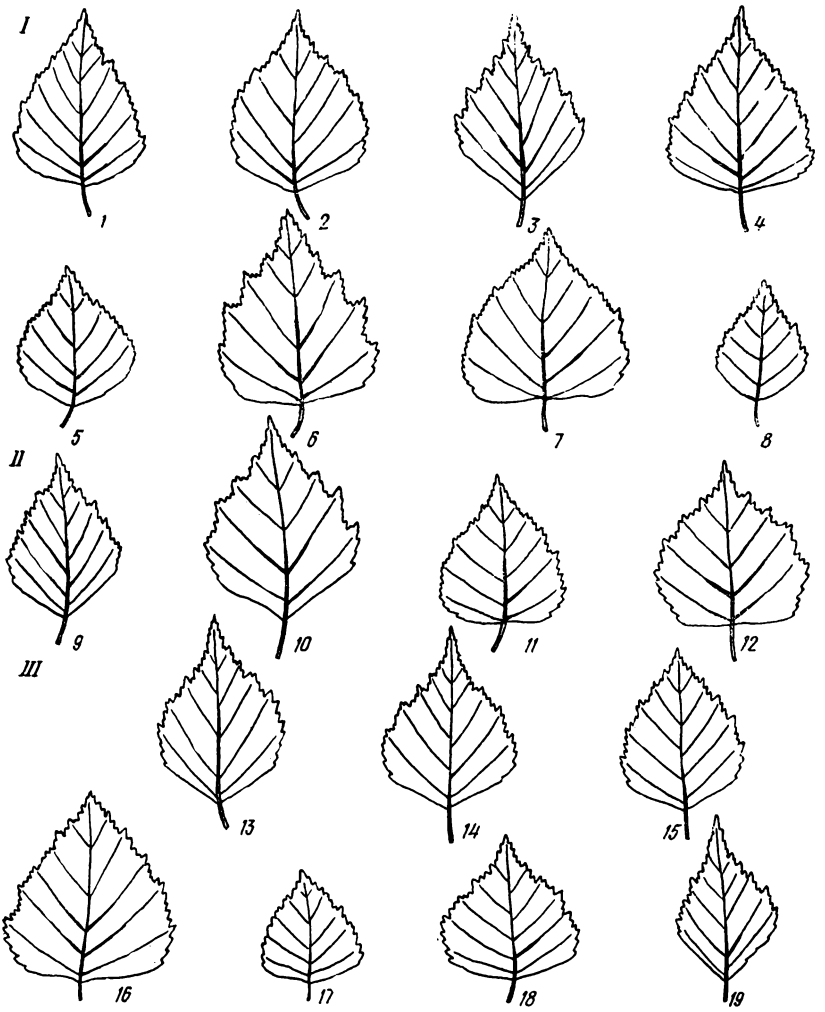



Рис. 17. Вариации по форме и размерам листьев в группах лесостепных и степных популяций березы бородавчатой

*1* — лесостепная (*1—4*) и степная (*5—8*) зоны южной Белебеевско-Илецкой группы популяций: *1* — яйцевидные, *2* — округло-яйцевидные, *3* — узкоклиновидно-яйцевидные, *4* — ширококлиновидно-яйцевидные, *5* — округло-яйцевидные (мелко-равномерно-пильчатые), *6* — ширококлиновидно-яйцевидные (крупно-двоякопильчатые), *7* — широкояйцевидные с обрубленным основанием, *8* — мелколистные; *II* — Средне-Тобольская лесостепная группа популяций: *9* — узкоклиновидно-яйцевидные (мелко-равномерно-пильчатые), *10* — клиновидно-яйцевидные (крупно-двоякопильчатые), *11* — сердцевидно-яйцевидные, *12* — округло-яйцевидные с плоскообрубленным основанием; *III* — Брединская степная группа популяций: *13—15* — клиновидно-яйцевидные с различной степенью оттянутости вершины, *16—17* — соответственно, крупные и мелкие широкояйцевидные с плоским основанием, *18* — ширококлиновидно-яйцевидные, *19* — ромбовидные

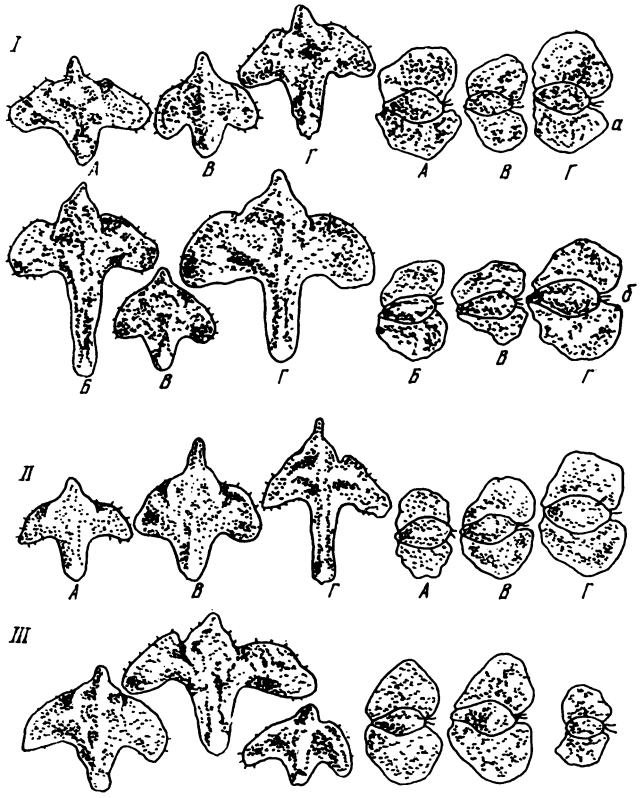



Рис. 18. Вариации по форме и размерам генеративных органов в группах лесостепных и степных популяций березы бородавчатой

*I* — лесостепная (*а*) и степная (*б*) зоны южной Белебеевско-Илецкой группы популяций; *А, Б, В, Г* — формы, характерные для берез короткочешуйной, плосколистовидной, мелкочешуйной и «типичной» бородавчатой;
*II* — Средне-Тобольская лесостепная группа популяций; *А, В, Г* — формы, характерные для берез Крылова, короткочешуйной и плосколистовидной;
*III* — Брединская степная группа популяций

ширококлиновидным основанием представлены примерно в равном количестве. Кроме того, встречаются формы листьев с плоскообрубленным и слабосердцевидным основанием (см. рис. 15). В обеих частях экотипа распространены вариации, сходные по форме, но отличающиеся по размеру семянок и плодовых чешуек. Здесь встречаются особи с чешуйками, имеющими длинное и короткое основание, но отличающиеся по форме боковых и длине средней лопастей. По совокупности изученных признаков в низкогорном экотипе распространены формы, сходные с так называемыми березами мелкочешуйной, короткочешуйной и плосколистовидной, однако преобладаю-

щая форма соответствует «типичной» березе бородавчатой. В отличие от смежных на равнине степных популяций в южной части низкогорного экотипа отсутствует мелколистная форма.

В северной части, занимаемой Белебеевско-Илецкой группой популяций березы бородавчатой в Предуралье (Куединский, Бирский и Стерлитамакский опытные участки), наиболее репрезентативны особи с узко- и ширококлиновидно-яйцевидными листьями, имеющими сильно оттянутую вершину и варьирующие по степени рассеченности края пластинки листа. Реже встречается вариация с яйцевидной или отрубленной в основании формой листа (рис. 17). Особи с широкояйцевидными, закругленными у основания и со слабо оттянутой вершинкой листьями единичны. Плодовые чешуйки у них с короткими основаниями, средней лопастью и широкими серповидно загнутыми книзу средними лопастями. Подобная форма березы бородавчатой возведена В. Н. Васильевым (1969) в ранг вида и названа березой коротко-чешуйной (*B. brachylepis* V. Vassil). Ранее Б. Линдквист (Lindquist, 1947) выделил и описал подобную форму как одну из разновидностей березы бородавчатой (var. *lapponica* Lindq.), которая, по его данным, распространена в Швеции.

По размерам плодовых чешуек в северном районе южных популяций преобладают средне- и крупночешуйчатые, варьирующие по длине основания и ширине боковых лопастей от узких, свойственных так называемой березе мелкочешуйной, до широких. Преобладающая форма орешков обратнояйцевидная, реже встречаются эллиптические и узкоэллиптические орешки (рис. 18).

На юге южной группы в степной зоне Предуралья отмечено большое разнообразие форм березы бородавчатой по листьям. Здесь кроме вариаций, встречающихся в лесостепи и на южном пределе таежной зоны, распространены мелколистная и широкояйцевидная с обрубленным основанием (см. рис. 17). Последняя возведена В. Н. Васильевым (1969) в ранг вида и названа березой плосколистовидной (*B. platyphylloides* V. Vassil.). По размерам и форме плодовых чешуек преобладает вариация, «типичная» для березы бородавчатой. Реже встречается форма с крупными чешуями, основание у которых сильно удлинено, а боковые лопасти своим нижним краем горизонтально направлены. Данная форма чешуек характерна для упомянутой березы плосколистовидной. Наконец, здесь же обнаружена вариация плодовых чешуек, соответствующая по форме березе мелкочешуйной, но имеющая сравнительно крупные размеры (4—5 *мм*).

Средне-Тобольская лесостепная группа популяций, являющаяся переходной от таежных к степным в Зауралье, по на-

личию и соотношению форм листьев слабо отличается от группы таежных популяций. В основном вариации по форме листьев в этих группах совпадают; по размерам и форме семянок и плодовых чешуек в лесостепной зоне Зауралья встречается вариация, соответствующая березе Крылова. Однако в этой зоне преобладающее количество особей имеет признаки, характерные для «типичной» березы бородавчатой. Наряду с указанными, здесь единично встречается форма, имеющая чешуи с длинным основанием и длинными боковыми лопастями, нижние края которых расположены почти горизонтально, т. е. форма, сходная с так называемой березой плосколистовидной (см. рис. 18).

Группа степных популяций в Зауралье по форме листьев существенно отличается от других групп значительным смещением наиболее широкой части пластинки листа ближе к его основанию. Разнообразие форм по листьям довольно велико. Совместно с формами, характерными для таежной и лесостепной зон, здесь распространены мелколистные вариации с формой пластинки от узкоклиновидной до плоскообрубленной у основания (см. рис. 17). Мелколистная форма березы бородавчатой, спорадически встречающаяся также в степной зоне Предуралья и других районах Урала, была найдена в смежных со степным Зауральем районах Казахстана и выделена как вид *B. oycoviensiformis* V. Vassil. (Пугачев, 1972).

В степной зоне Зауралья около $^1/_4$ изученных особей березы бородавчатой представляют форму, у которой плодовые чешуйки имеют короткое основание и широкие, серповиднозагнутые книзу боковые лопасти, а листья широкотреугольные с округлым основанием. Данная форма очень сходна с так называемой березой короткочешуйной и, как отмечалось, найдена в других районах Урала.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Относительная стабильность амплитуды изменчивости морфологических признаков у берез секции Albae на Урале, несмотря на разнообразие климатических и экологических условий региона, является закономерным следствием ее генетической обусловленности. Некоторое повышение или понижение вариабельности в отдельных районах связано в первую очередь с особенностями формирования фитоценозов.

Лабильность и вместе с тем целостность структуры видов в немалой степени поддерживаются благодаря специфичности отдельных групп признаков. Часть из них имеет высокую норму реакции и тем самым способствует расселению вида в разнообразных условиях. Другие признаки, преимущественно признаки генеративных органов и листьев, отличаются срав-

нительно низкой амплитудой внутрипопуляционной, экологической и географической изменчивости, что, в свою очередь, обеспечивает сохранение структуры вида в более или менее стабильном состоянии.

Широкое расселение изучаемых видов *Betula* неизбежно сопровождалось определенными локальными сдвигами в направлении формообразовательного процесса, а это в конечном итоге привело к внутривидовой дифференциации на межпопуляционном уровне и проявилось в наличии групп популяций (рас), горных экотипов и отдельных популяций.

Как известно, направление и степень внутривидовой дифференциации, наряду с генетическими факторами, зависят от факторов внешней среды. Хорошим примером является дифференциация берез Горного Урала, у которых обнаруживается поразительное сходство в структуре популяций на сходных по экологическим условиям, но пространственно изолированных участках (Североуральские и высокогорные Южноуральские или низкогорные Средне- и Южноуральские районы).

В Предуралье, горной части Урала и Зауралье характер внутривидовой дифференциации березы различен. В частности, степень обособления самой северной группы популяций высока только в Предуралье и в горной части Урала. Поэтому неслучайно северная раса березы пушистой в Предуралье многими ботаниками рассматривается как самостоятельный вид (*B. tortuosa*). Однако отсутствие у этой березы хиатуса по признакам листьев с таежными популяциями и сходство с ними по генеративным органам свидетельствуют о том, что данная раса соответствует подвиду. По этой же причине локализованная в Полярноуральской провинции так называемая береза Кузьмищева также не является самостоятельным видом. В Зауралье северная группа популяций отличается от таежной слабо и в таксономическом отношении не представляет особого подвида.

Хотя Уральские горы как природный фактор вносят значительные коррективы в формообразовательный процесс у березы, его направление не меняется коренным образом непосредственно к западу и востоку от гор. Это подтверждается тем, что на большем протяжении Уральские горы не являются естественным рубежом между западно-сибирскими и восточно-европейскими расами у березы пушистой, а на отдельных участках и у березы бородавчатой.

Изучение морфоструктуры берез секции Albae с учетом природно-климатических условий их произрастания показывает, что амплитуда естественной внутривидовой изменчивости довольно широка. В этой связи представляется вполне очевидным, что выделение некоторых вариаций и возведение их в ранг вида без изучения эколого-биологических особенностей и репрезентативности недостаточно обосновано. На самом деле

в большинстве случаев эти так называемые виды не выходят за рамки внутри- или межпопуляционной изменчивости хорошо известных видов — берез бородавчатой и пушистой, а являются либо крайними вариантами, спорадически встречающимися в различных частях Урала (*B. brachylepis*), либо более или менее широко распространены безареальными разновидностями (*B. mikrolepis*, *B. litwinowii* и др.), либо «хорошими» подвидами (*B. tortuosa*).

## ЛИТЕРАТУРА


Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система.— Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции Всесоюз. ин-та растениеводства, 1931, т. 26, вып. 3.

Васильев В. Н. Березы Урала.— Новые данные о флоре и растительности Урала. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1969, вып. 69.

Васильев И. В. К систематике и географии берез.— Ботанические материалы гербария Бот. ин-та АН СССР, 1961, т. 21.

Говорухин В. С. Флора Урала. Свердлгиз, 1937.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала.— Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1966, вып. 48.

Горчаковский П. Л. Растительность.— Урал и Предуралье. М., «Наука», 1968.

Завадский К. М. К вопросу о дифференциации вида у высших растений.— Вест. ЛГУ, 1957, т. 21, № 4.

Колесников Б. П. Леса Свердловской области.— Леса СССР, т. 4. Леса Урала, Сибири и Дальнего Востока. М., «Наука», 1969.

Комаров В. Л. Учение о виде растений. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1944.

Коржинский С. И. Флора востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношениях, т. 5. Томск, 1892, (Томский ун-т).

Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения.— Полевая геоботаника, т. 3, Л., Изд-во АН СССР, 1964.

Крылов Г. В. О новом виде березы из Томской области.— Бот. ж., 1954, т. 39, № 2.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири, вып. 9. Томск, 1937.

Крылов Г. В., Крылов А. Г. Леса Западной Сибири — Леса СССР, т. 4. Леса Урала, Сибири и Дальнего Востока. М., «Наука», 1969.

Куваев В. Б. К флоре Приполярного Урала и сопредельных низменностей.— Новые данные о флоре и растительности Урала. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1969, вып. 69.

Кувшинова К. В. Климат.— Урал и Предуралье. М., «Наука», 1968.

Мамаев С. А. Уровни изменчивости анатомо-морфологических признаков сосны и их колебания в различных природно-климатических зонах.— Ботанические исследования на Урале. Зап. Свердл. отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1970, вып. 5.

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

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., «Наука», 1972.

Маргайлик Г. И. Морфофизиологические особенности листьев березы бородавчатой в разных условиях местопроизрастания.— Исследования Белорусского отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1964, вып. 6.

Махнев А. К. О внутрипопуляционной и географической изменчивости и морфогенезе листьев *Betula verrucosa* Ehrh. и *Betula pubescens* Ehrh. на Среднем Урале.— Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1969, вып. 64.

Махнев А. К. Закономерности географической изменчивости вегетативных органов березы.— Вопросы географической изменчивости растений на Урале. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1970, вып. 75.

Махнев А. К. Изменчивость генеративных органов березы в связи с эколого-географическими и генетическими факторами. Эколого-географические факторы и внутривидовая изменчивость древесных растений. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1971, вып. 82.

Махнев А. К. Вилив еколого-географічних умов на морфогенез вегетативних органів деяких видів *Betula* L.— Пути экспериментального исследования морфогенеза высших растений (на украинском языке). Киев, «Наукова думка», 1972.

Махнев А. К., Мамаев С. А. Внутривидовая изменчивость и структура популяций березы в горах Южного Урала в связи с высотной поясностью.— Экология, 1972, № 1.

Меницкий Ю. Л. Дубы Кавказа. Л., «Наука», 1971.

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

Пугачев П. Г. Новые данные о флоре Кустанайской и Тургайской областей.— Бот. ж. 1972, т. 57, № 5.

Синская Е. Н. Динамика вида. М.—Л., ОГИЗ — Сельхозгиз, 1948.

Синская Е. Н. Об общих закономерностях эколого-географической изменчивости состава популяций дикорастущих и культурных растений.— Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции Всесоюз. ин-та растениеводства, 1964, т. 36, вып. 2.

Сукачев В. Н. О *Betula pubescens* Ehrh. и близких к ней видах в Сибири.— Изв. Академии наук, серия биол., 1914, № 3.

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

Чикишев А. Г. Природное районирование.— Урал и Приуралье. М., «Наука», 1968.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных.— Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1969, вып. 65.

Юркевич И. Д., Чубанов К. Д. Изучение форм листьев березы бородавчатой и пушистой графическим методом.— Докл. АН БССР, 1968, т. 12, № 8.

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

Bialobrzeska M., Truchanowiczowna J. Zmiennosc ksztaltu owocow i lusek Europejskich brzoz (Betula L.) oraz oznaczanie ich w stanie kopalnym.— Monographiae botanicae, 1960, vol. 9, N 2.

Gardiner A. S., Ziffers I. N. K. Analysis of the collective species Betula alba L. on the basis of leaf measurements.— Silvae Genetica, 1962, Bd II, H. 5/6.

Gunnarsson J. G. Monografi över Skandinaviens Betula. Malmö, 1925.

Jentys-Szaferowa J. Analysis of the collective species Betula alba L. on the basis of leaf measurements.— Extr. Bull. Acad. Polon. Sci. Lettres., Serie B, 1949, part. I, 1950, part. II.

Jentys-Szaferowa J. A graphical method of comparing the shapes of plantes.— Rev. Pol. Acad. Sci., 1959, vol. 4, N 1/13.

Ledebour C. F. Flora Rossica, T. 3. Stuttgartie, 1851.

Lindquist B. Studien über die Stammrindentypen der Gattung Betula L.— Acta Horti Bergiani, 1946, Bd 14, N 4.

Lindquist B. On the variation in Scandinavian Betula verrucosa Ehrh. with some notes on the Betula series Verrucosae Sukacz.— Svensk. Bot. Tidskrift., 1947, Bd 41, H. 1.
Löve A., Löve D. Cyto-taxonomical studies on boreal plants. 3. Some new chromosoma numbers of scandinavian plants.— Arkiv Bot., 1944, vol. 31 A, N 12.
Nakai T. Praecursores ad Floram Sylvaticam Koreanam. II. Betulaceae.— Bot. Magaz. (Tokyo), 1915, vol. 29.
Natho G. Stand und Problematik der Betula — Taxonomie in Mitteleuropa.— Biol. Zbb., 1964, Bd 83, N 2.
Regel E. Monographia Betulacearum. Mosquae, 1861.
Schenck C. A. Fremdländische Wald- und Parkbäume, Bd III. Berlin, 1939.
Schneider C. K. Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde, 1, Jena, 1906.
Staszkiewicz J. Wstepne badanie nad zmiennoscia szyszek swierka pospolitego Picea abies (L.). Karst. subsp. abies z Polski.— Fragm. florist. et geobot., Ann. XII, Pars 4, 1966, Krakow.
Turesson J. The species and the variety as ecological units.— Hereditas, 1922, vol. 3.
Wieckowska J. Brzoza brodawkowata, Betula verrucosa Ehrh., brzoza omszona, Betula pubescens Ehrh.— Monographiae bot., 1970, vol. 32.
Winkler H. Jn: Engler. "Das pflanzenreich". 1904, H. 19.
Wright J. W. Genetics of forest tree improvement.— Forestry a. Forest. Producte Studies, 1962, N 16.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ 1975

УДК 581.5+581.84

*Ю. Ф. РОЖДЕСТВЕНСКИЙ*

# ВАРЬИРОВАНИЕ РАЗМЕРОВ КЛЕТОЧНЫХ СТРУКТУР В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Из всех видов сем. *Pinaceae* индивидуальная изменчивость наиболее полно изучена у сосны обыкновенной. Исследовалась изменчивость размеров формы ствола и кроны, строения и окраски коры, хвои, генеративных органов, плодоношения, качества семян и т. д. Этому способствовало развитие лесной генетики и селекции древесных пород. Много работ посвящено индивидуальной изменчивости только хвойных (Князев, 1965; Мамаев, 1965, 1968), а также в той или иной мере связанных с ней или ставящих важные вопросы по лесной генетике и селекции (Гальперн, 1956; Николаюк, 1971; Петров, 1963; Wright, 1962, и др.). Детально исследованы репродуктивные органы сосны обыкновенной (Козубов, 1962; 1971; Козубов и др. 1967; Хромова, 1972 и др.) — их структура, физиолого-биохимические и анатомические признаки. Большое значение придается изучению жизнеспособности пыльцы хвойных (Волосенко, Егорова, 1965), биологии цветения (Гиргидов, 1964), условиям хранения и влиянию на всхожесть различных факторов (Duffield, 1954; Chira, 1964), а также изменчивости ее (Andersson, 1954; Мамаев, 1965).

Мы попытались проследить индивидуальную изменчивость спорогенных клеток сосны обыкновенной на различных этапах их развития. Наблюдения проводились в течение 1967—1971 гг. в основном на Урале в разнообразных по почвенно-климатическим условиям районах, по возможности на материале одновозрастных индивидуумов сосны. Два опытных участка находились в пригородных районах г. Свердловска, третий — в Семиозерном районе Кустанайской области; типы леса соответственно: сосняк разнотравный (участок 1), сосняк багульниково-долгомошниковый (участок 2) и сосняк разнотравно-вишарниковый (участок 3).

Спорогенные клетки развиваются в шишках мужских

колосков, размеры которых варьируют в зависимости от индивидуальных особенностей деревьев сосны даже на ветвях одного порядка (табл. 1). В пределах насаждения коэффициент вариации не превышает 20—21%. Крайние варианты составляют незначительный процент, основная масса особей имеет средний уровень изменчивости. Варьирование количества шишек (стробилов) в колоске характеризуется средним уровнем, но значительному проценту индивидуумов свойственна низкая изменчивость (табл. 2).

Более высокая по сравнению со средней степень варьирования длины почек у отдельных деревьев объясняется, с одной стороны, различиями колебаний экологических факторов в пределах насаждения и, с другой — эндогенной изменчивостью индивидуумов. Это подтверждает следующий пример. В заболоченном местообитании, в сосняке багульниково-долгомошниковом, были одновременно собраны все мужские почки с двух рядом стоящих одинаково развитых деревьев. В результате замеров получены величины (табл. 3), коэффициент достоверности различий $t$ которых не превышал единицы даже при низком доверительном уровне ($P=0{,}95$). Эти небольшие различия, вероятно, обусловлены эндогенной изменчивостью индивидуумов.

Таблица 1

**Изменчивость длины мужских генеративных почек сосны обыкновенной (участок 1)**

| № модели | Длина почек | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $M_{ср}$, мм | $m$ | $C$, % | Максимальная | | Минимальная | |
| | | | | $M$ | % от $M_{ср}$ | $M$ | % от $M_{ср}$ |
| 63 | 11,4 | 0,63 | 20,4 | 15,0 | 131 | 6,5 | 57 |
| 4 | 17,3 | 0,49 | 10,0 | 21,0 | 121 | 15,0 | 87 |
| 8 | 14,3 | 0,75 | 20,1 | 20,0 | 140 | 9,0 | 63 |
| 2 | 15,2 | 0,79 | 17,7 | 18,0 | 118 | 9,0 | 60 |
| 6 | 16,8 | 0,94 | 16,7 | 20,0 | 119 | 12,0 | 71 |
| 15 | 12,8 | 0,59 | 16,0 | 16,0 | 125 | 9,0 | 70 |
| 5 | 18,6 | 0,65 | 11,3 | 21,0 | 113 | 14,6 | 78 |
| 13 | 20,7 | 0,54 | 8,12 | 24,0 | 116 | 19,0 | 96 |
| 64 | 10,2 | 0,30 | 12,0 | 13,0 | 127 | 8,0 | 78 |
| 17 | 16,9 | 0,82 | 16,3 | 22,0 | 130 | 13,0 | 77 |
| 18 | 15,2 | 0,54 | 12,8 | 18,0 | 118 | 11,0 | 72 |
| 20 | 14,9 | 0,45 | 9,8 | 18,0 | 128 | 13,0 | 87 |
| 16 | 12,2 | 0,53 | 18,0 | 18,0 | 148 | 9,0 | 74 |
| 3 | 16,9 | 0,45 | 9,8 | 20,0 | 119 | 14,0 | 83 |
| 9 | 11,5 | 0,45 | 16,0 | 16,0 | 139 | 9,0 | 78 |
| 14 | 15,4 | 0,73 | 15,9 | 19,0 | 123 | 11,0 | 71 |
| 11 | 14,1 | 0,78 | 15,7 | 17,0 | 120 | 11,0 | 78 |
| 19 | 19,3 | 0,77 | 13,0 | 25,0 | 129 | 17,0 | 88 |

Таблица 2

**Изменчивость количества стробилов в колоске (участок 2)**

| № модели | Количество стробилов в колоске | | |
|---|---|---|---|
| | Лимиты | $M \pm m$ | $C$, % |
| 1 | 25—35 | 30,5±1,18 | 11,6 |
| 2 | 25—35 | 32,0±0,88 | 9,34 |
| 15 | 25—40 | 34,0±1,32 | 13,2 |
| 5 | 30—50 | 43,0±1,05 | 15,1 |
| 13 | 40—60 | 50,5±1,18 | 13,3 |
| 18 | 25—45 | 35,0±1,53 | 15,9 |
| 20 | 25—40 | 32,0±1,27 | 13,7 |
| 3 | 35—50 | 44,0±1,15 | 9,5 |
| 9 | 20—40 | 29,0±1,33 | 17,9 |
| 19 | 35—50 | 41,0±1,45 | 11,5 |

Через два дня опыт повторили, но в этом случае местообитания различались по микроусловиям: модель 6 находилась на небольшом возвышении, а следовательно, ее корневая система по условиям аэрации была в лучшем положении; модель 10 постоянно испытывала переувлажнение почвы. Здесь влияние экологических условий несомненно. Это в первую очередь отразилось на варьировании длины почек и вызвало смещение в сторону минимального размера.

Влияние внешних факторов окружающей среды также отражается на величине изменчивости и на клеточном уровне. Но даже в одинаковых органах реакции составляющих его элементов на внешние воздействия различны. Так, варьирование размеров археспориальных клеток из одного микроспорофилла, а тем более из разных и у различных деревьев одного насаждения отличается по амплитуде. Общим для них является не выходящая за пределы низкого уровня амплитуда изменчивости признака (табл. 4).

Таблица 3

**Изменчивость размеров мужских генеративных почек деревьев сосны, произрастающих в различных условиях внешней среды (участок 2), *мм***

| № модели | Длина | | | Толщина | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Лимиты | $M \pm m$ | $C$, % | Лимиты | $M \pm m$ | $C$, % |
| 1 | 5,5—10,6 | 8,0±0,23 | 15,4 | 2,7—4,9 | 3,9±0,09 | 11,9 |
| 2 | 5,4—10,4 | 7,7±0,22 | 16,0 | 3,3—5,1 | 3,9±0,08 | 11,4 |
| 6 | 6,2—10,2 | 7,9±0,18 | 12,3 | 3,3—4,8 | 4,0±0,07 | 9,3 |
| 10 | 3,5—9,3 | 7,3±0,26 | 19,5 | 3,0—4,6 | 3,9±0,07 | 10,0 |

Таблица 4

**Изменчивость размеров ядер археспориальных клеток (участок 2)**

| № модели | Дата анализа (1971 г.) | Диаметр, *мк* | | |
|---|---|---|---|---|
| | | Лимиты | $M \pm m$ | *C*, % |
| 13 | 30/III | 13,2—20,5 | 16,5±0,30 | 11,0 |
| 20 | 30/III | 12,5—19,1 | 16,5±0,30 | 10,4 |
| 25 | 30/III | 12,0—18,6 | 14,9±0,20 | 8,1 |
| 13 | 28/IV | 21,4—27,8 | 24,1±0,30 | 6,4 |
| 20 | 28/IV | 16,6—27,5 | 22,2±0,40 | 10,2 |
| 25 | 28/IV | 16,6—23,5 | 20,5±0,30 | 8,3 |

Достоверность различий по данному признаку часто (но не всегда) обеспечивается с высокой надежностью, которая сохраняется при дальнейшем развитии клеток в пределах t=3,0—9,0 (табл. 4).

За период с 30 марта по 28 апреля размеры ядер значительно увеличились, величина изменчивости осталась в пределах того же уровня. На данном примере отчетливо проявляется действие внутренних регуляторных механизмов, контролирующих процессы индивидуального развития. В процессе эволюции выработалась определенная норма реакции на внешние воздействия, но у различных индивидуумов сосны она колеблется. В период развития размеры ядер археспориальных клеток находятся в состоянии подвижного и в то же время устойчивого равновесия: в границах лимитов они подвижны, устойчивость обусловлена определенными пределами их изменчивости.

В клетках археспория до мейоза происходят биохимические преобразования, в результате которых они превращаются в материнские клетки пыльцы. Формообразование их происходит при взаимодействии ядра и цитоплазмы, при этом цитоплазма становится гомогенной, ядро уплотняется, клетки принимают округлую форму. Уровень изменчивости остается тем же, что и у археспориальных клеток, причем снижению варьирования размеров меньшего диаметра клетки, как правило, сопутствует снижение изменчивости меньшего диаметра ядра и, наоборот, увеличению варьирования размеров меньшего диаметра клетки соответствует увеличение изменчивости меньшего диаметра ядра (табл. 5). Достоверность различий средних величин материнских клеток пыльцы на данном этапе развития для деревьев всего насаждения обеспечивается, за редкими исключениями, на высоком уровне ($t$=2,3—10,0).

Таблица 5

**Изменчивость размеров материнских клеток пыльцы сосны обыкновенной в предмейотический период (участок 2), *мк***

| № модели | Клетка | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Больший диаметр | | | Меньший диаметр | | |
| | Лимиты | $M \pm m$ | $C$, % | Лимиты | $M \pm m$ | $C$, % |
| 2 | 30,4—49,4 | 34,4±0,9 | 13,6 | 22,4—33,2 | 28,1±0,5 | 9,4 |
| 3 | 39,9—45,3 | 43,3±0,3 | 3,1 | 27,8—41,0 | 34,5±0,5 | 8,8 |
| 4 | 28,4—38,9 | 32,1±0,5 | 8,0 | 23,1—29,1 | 26,4±0,3 | 5,7 |

| № модели | Ядро | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Больший диаметр | | | Меньший диаметр | | |
| | Лимиты | $M \pm m$ | $C$, % | Лимиты | $M \pm m$ | $C$, % |
| 2 | 16,3—23,0 | 19,8±0,3 | 8,4 | 14,9—20,3 | 17,1±0,3 | 7,8 |
| 3 | 20,3—25,2 | 23,8±0,2 | 5,0 | 15,6—23,3 | 20,8±0,3 | 9,0 |
| 4 | 19,0—24,7 | 20,9±0,3 | 6,8 | 16,8—18,6 | 17,6±0,1 | 2,6 |

Процесс преобразования археспориальных клеток в материнские клетки пыльцы происходит не сразу во всех клетках микроспорофилла, он может приостанавливаться или замедляться воздействием внешних факторов. В нижних микроспорофиллах он происходит быстрее, чем в верхних (табл. 6), причем, чем дальше от основания колоска стробил, тем медленнее совершается в нем переход.

Специфика процесса мейотического деления определяется внутренними факторами, поэтому независимо от географического расположения участка в механизме редукционного

Таблица 6

**Соотношение клеток археспория и материнских клеток пыльцы в микроспорофилле (участок 1), %**

| Стробил в колоске | Микроспорофилл в стробиле | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Нижний | | Верхний | |
| | Археспориальные клетки | Материнские клетки пыльцы | Археспориальные клетки | Материнские клетки пыльцы |
| Нижний . . . . . | 22,7 | 77,3 | 32,4 | 67,6 |
| Верхний . . . . . | 22,1 | 77,9 | 68,9 | 31,1 |

Таблица 7

**Изменчивость микроспороцитов сосны обыкновенной в профазе мейоза**

| № модели | № стробила | Диаметр, *мк* | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Клетки | | | Ядра | | |
| | | Лимиты | $M \pm m$ | $C$, % | Лимиты | $M \pm m$ | $C$, % |
| | | Участок 1 | | | | | |
| | | Лептонема-пахинема | | | | | |
| 1 | 1 | 28,8—38,3 | 33,0±0,35 | 5,8 | 13,0—19,9 | 16,3±0,30 | 8,0 |
| 3 | 1 | 35,5—47,3 | 39,3±0,60 | 7,2 | 16,2—24,4 | 20,0±0,35 | 9,9 |
| | | Синапсис | | | | | |
| 1 | 1 | 32,5—45,4 | 38,3±0,55 | 7,7 | 16,2—22,7 | 20,5±0,30 | 7,0 |
| 2 | 1 | 36,2—45,8 | 40,6±0,40 | 5,6 | 12,8—22,0 | 17,2±0,40 | 13,1 |
| 3 | 1 | 32,1—42,3 | 37,3±0,50 | 7,1 | 13,7—19,7 | 16,9±0,30 | 7,4 |
| | | Участок 2 | | | | | |
| | | Лептонема-пахинема | | | | | |
| 3 | 1 | 33,3—44,6 | 38,9±0,64 | 8,3 | 18,3—27,3 | 22,9±0,54 | 11,3 |
| 6 | 1 | 28,2—39,5 | 27,9±0,51 | 8,3 | 18,2—21,8 | 19,9±0,14 | 4,5 |
| | | Диплонема-диакинез | | | | | |
| 1 | 3 | 40,8—54,0 | 47,7±0,64 | 7,9 | — | — | — |
| 6 | 3 | 29,3—39,8 | 33,6±0,41 | 7,0 | — | — | — |
| 9 | 3 | 37,5—53,4 | 43,8±0,64 | 8,3 | — | — | — |
| | | Участок 3 | | | | | |
| | | Синапсис | | | | | |
| 3 | 1 | 30,6—46,3 | 38,1±0,70 | 10,3 | 24,8—32,0 | 27,5±0,34 | 6,4 |
| 62 | 1 | 34,3—51,6 | 41,9±0,78 | 10,2 | 18,2—25,6 | 22,4±0,37 | 8,6 |
| 17 | 1 | 39,2—58,8 | 47,4±0,88 | 10,4 | 17,9—22,4 | 20,5±0,20 | 7,9 |

деления микроспороцитов сосны различий нет. На довольно широкий диапазон колебаний воздействий внешних факторов для формообразовательного процесса микроспороцитов сосна выработала определенные пределы изменчивости. Кратковременное повышение интенсивности воздействия внешних факторов или не оказывает на формообразовательный процесс микроспороцитов заметного влияния вследствие наличия регуляторных процессов, или при чрезмерной интенсивности воздействия, превышающей порог реактивности мужских генеративных органов, приводит к отмиранию их. Естественно, факторы внешней среды доходят до микроспороцитов в преобразованном виде, и реакция на них зависит как от состояния в целом индивидуума, так и от состояния непосредственно тканей микроспорофилла. Рассмотрим изменчи-

вость размеров микроспороцитов сосны обыкновенной в период мейоза (табл. 7, 8). На всех трех участках, независимо от типа леса, существует достоверная разница между индивидуумами сосны по размерам клеток и ядер во всех стадиях

Таблица 8

**Изменчивость размеров микроспороцитов сосны в период мейоза * (участок 2), *мк***

| № модели | Диаметр | | | № модели | Диаметр | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Лимиты | M ± | C. % | | Лимиты | M± | C.% |
| | Метафаза I | | | | Метафаза II | | |
| 3 | 33,6—41,8 | 37,3±0,41 | 6,2 | 5 | 37,1—58,5 | 49,0±0,82 | 9,3 |
| 4 | 35,4—51,0 | 43,6±0,54 | 6,6 | 7 | 34,5—59,5 | 48,3±1,00 | 15,9 |
| 10 | 37,3—51,4 | 42,9±0,55 | 7,1 | | Анафаза II | | |
| | Анафаза I | | | 5 | 38,0—57,5 | 48,9±0,89 | 9,5 |
| 1 | 34,0—45,8 | 37,2∓0,51 | 7,5 | 7 | 34,7—53,4 | 46,3±0,62 | 15,0 |
| 3 | 32,7—48,3 | 38,7±0,79 | 11,5 | | Телофаза II | | |
| | Телофаза I | | | 5 | 36,0—57,4 | 48,0±0,89 | 9,6 |
| 1 | 34,0—49,0 | 40,5±0,55 | 7,7 | 7 | 36,7—56,8 | 43,6±0,90 | 12,8 |
| 3 | 31,9—42,5 | 37,4±0,55 | 7,8 | | Тетрады | | |
| | Диады | | | 5 | 47,7—59,5 | 52,5±0,54 | 5,6 |
| 4 | 36,0—42,2 | 38,5±0,75 | 5,4 | 7 | 36,4—57,8 | 43,2±0,98 | 12,3 |
| 5 | 34,4—56,8 | 46,8±1,00 | 11,0 | | | | |

* Клетки для замера брали из микроспорофилла, расположенного у основания нижнего в колоске стробила (шишки).

профазы. Амплитуда варьирования размеров ядра и клетки колеблется в пределах 4,5—13,1%, т. е. в основном, не выходит за границы изменчивости низкого уровня (см. табл. 7). Это положение сохраняется и в последующих фазах мейоза микроспороцитов. Некоторые различия появляются в величине амплитуды варьирования, которая находится в пределах 5,4—15,9%, т. е. немного сдвигается в сторону среднего уровня.

Сравнивая величину диаметра клеток в фазах редукционного и эквационного деления мейоза, нетрудно заметить, что во втором случае размеры увеличиваются. Достоверность разницы обеспечивается на уровне P=0,999 (см. табл. 8).

Оболочки, образовавшихся в результате мейоза тетрад микроспор, лизируются, молодые микроспоры продолжают развиваться и расти, причем к моменту созревания поперечные размеры их тела увеличиваются примерно на 20 *мк*, а варьирование их у отдельных деревьев достигает значительной величины.

В табл. 9 приведена изменчивость размеров пыльцы в период вылета из микроспорофиллов. Как лимиты, так и сред-

Таблица 9

**Изменчивость размеров клеток зрелой пыльцы, *мк***

| № модели | *A** | | | *B* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Лимиты | $M \pm m$ | *C*, % | Лимиты | $M \pm m$ | *C*, % |
| | | | Участок 2 | | | |
| 2 | 46,6—58,8 | 52,2±0,60 | 5,7 | 37,5—50,5 | 44,2±0,60 | 7,2 |
| 3 | 35,1—51,3 | 43,1±0,60 | 5,7 | 32,4—45,9 | 37,1±0,60 | 8,8 |
| 4 | 38,2—56,0 | 46,0±0,60 | 8,2 | 34,4—62,6 | 40,2±0,40 | 18,5 |
| | | | Участок 3 | | | |
| 4 | 56,5—71,0 | 66,0±0,60 | 5,5 | 38,2—49,0 | 43,6±0,50 | 6,0 |
| 5 | 33,6—55,0 | 49,7±0,50 | 4,3 | 37,5—45,8 | 41,8±0,50 | 6,3 |
| 6 | 41,3—52,7 | 48,4±0,50 | 4,6 | 35,2—45,8 | 40,2±0,50 | 6,2 |

* А и В — поперечные размеры пыльцевого зерна, вид с брюшной стороны.

ние значения по отдельным деревьям существенно отличаются. Различия оказались недостоверными ($t=1,9$) лишь в одном случае — по среднему размеру моделей № 5 и 6 Семиозерного района (участок 3). В остальных вариантах достоверность различий обеспечивается на достаточно высоком уровне ($t=2,1$—$20,4$), достоверны различия и между участками ($t=9,5$). Амплитуда варьирования характеризуется очень низким уровнем (С=4,3—8,8%).

## ВЫВОДЫ

1. Индивидуальная изменчивость спорогенных клеток сосны обыкновенной обусловлена генетическими особенностями индивидуумов и воздействием факторов внешней среды.

2. Варьирование размеров спорогенных клеток в период их формирования колеблется от 3 до 16% и характеризуется непрерывной изменчивостью. Наименьшая амплитуда изменчивости свойственна размерам пыльцевых зерен (4—9%), несколько больше — у археспориальных клеток (6—12%), в предмейотический период коэффициент вариации 3,0—13,6%, в профазе мейоза 4,5—13,0% и незначительно увеличивается в ходе последующих фаз (5,4—15,9%).

## ЛИТЕРАТУРА

Волосенко А. Н., Егорова Н. В. О сохранении жизнеспособности пыльцы некоторых видов сосны.— Бюлл. Главного ботанического сада АН СССР, 1965, вып. 58.

Гальперн Г. Д. О половой изменчивости у некоторых видов сосен.— Бюлл. Главного ботанического сада АН СССР, 1956, вып. 24.

Гиргидов Д. Я. О некоторых особенностях цветения сосны обыкновенной.— Сборник научно-исследовательских работ по лесному хозяйству, вып. 8. Л., 1964 (Ленингр. науч.-исслед. ин-т лесного х-ва).

Князев В. П. Изменчивость шишек и семян сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в пределах популяции.— Леса Подмосковья. М., «Наука», 1965.

Козубов Г. М. О краснопыльниковой форме сосны обыкновенной.— Бот. ж. 2, 1962, т. 47, № 2.

Козубов Г. М. Репродуктивная деятельность сосны на Севере. Автореф. докт. дисс. Красноярск, 1971.

Козубов Г. М., Ганюшкина Л. Г., Евдокимов А. М. Цитоэмбриологические и физико-биохимические исследования репродуктивных органов сосны обыкновенной.— Вопросы селекции, семеноводства и физиологии древесных пород Севера. Петрозаводск, 1967.

Мамаев С. А. Морфологическая изменчивость пыльцы сосны *Pinus silvestris* L., произрастающей на Урале.— Бот ж., 1965, т. 50, № 5.

Мамаев С. А. Индивидуальная изменчивость сосны Припышминских боров.— Материалы отчетной сессии Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР за 1967 г. Ботаника. Свердловск, 1968.

Николаюк В. А. Изменчивость кариотипа у сосны обыкновенной с различной структурой корки.— Сборник научных работ Белорусского науч.-исслед. ин-та лесного х-ва, 1971, вып. 20.

Петров С. А. Генетические основы селекции и семеноводства сосны обыкновенной.— Труды Казах. науч.-исслед. ин-та лесного х-ва, 1963, вып. 4.

Хромова Л. В. Ритм развития пыльцы *Pinus silvestris* L. в условиях Московской области.— Лесоведение, 1972, № 1.

Andersson E. Nagra data om pollenvariationen och pollenfertiliteten hos gran och tall.— Svensk papperstidn., 1954, vol. 57, N 7.

Duffield I. W. Studies of extraction storage and testing of pine pollen.— Zs. Forstgenet. und Forstpflanzenzücht, 1954, Bd. 3, N 2.

Chira E. Vplyv teploty na zakličovanie čerstvého a rok uskladneného pel'u borovic.— Lesn. časop. Ústav vedeck. inform. MZLVH, 1964, vol. 10, N 11.

Wright I. W. Genetics of Forest tree improvement.— Forestry a. Forest Products Studies, 1962, vol. 16.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ 1975

УДК 581.5+581.15

*Л. А. СЕМКИНА*

# ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОТОМСТВА ВАРИАЦИЙ БАРБАРИСА ОБЫКНОВЕННОГО, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ОКРАСКЕ ЛИСТЬЕВ

В лесной генетике и селекции достаточно хорошо освещен вопрос о дифференциации потомства отдельных особей по интенсивности прироста. Большое внимание уделено изучению так называемых плюсовых деревьев и оценке характера наследования скорости роста. Специфика передачи потомству других признаков исследована гораздо слабее. Почти не изучены особенности наследования признаков, определяющих своеобразную окраску листьев у пурпурнолистных, или краснолистных, вариаций. Имеются только сведения И. Н. Заикиной (1962) для Подмосковья о наследовании красной окраски листьев сеянцев краснолистных форм кленов без учета индивидуальных особенностей отдельных растений.

Мы попытались проанализировать потомство барбариса обыкновенного, который имеет ярко выраженную пурпурнолистную форму (*f. atropurpurea*). Для исследования взято по десять экземпляров десятилетних растений барбариса обыкновенного пурпурнолистной формы и типичных зеленолистных представителей вида, произрастающих совместно в аллейной посадке Ботанического сада. С каждого растения были собраны все семена с целью изучения потомства отдельных семей.

Семена сбора 1968 г. высеяны в вегетационные ящики, а семена 1969 г. без стратификации высеяны в грунт под зиму. Вегетационный опыт проводился в оранжерее. Посев сделан стратифицированными семенами в деревянные ящики с песком, в днищах которых имеются отверстия диаметром 10 *мм*. В ящик насыпался хорошо промытый концентрированной соляной кислотой песок, затем он помещался в оцинкованную ванну, заполненную до определенного уровня водой. Вегетационный метод выращивания сеянцев с использованием капиллярного увлажнения предложен С. А. Мамаевым

Таблица 1

**Изменчивость потомства * отдельных особей барбариса обыкновенного при свободном опылении**

| Пурпурнолистная форма | | | Зеленолистная форма | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Номера растений | Полевой опыт, 1969 г. | Вегетационный опыт, 1968 г. | Номера растений | Полевой опыт, 1969 г. | Вегетационный опыт, 1968 г. |
| 1 | 58,4 | 41,1 | 12 | 4,1 | 6,7 |
| 2 | 34,1 | 55,0 | 13 | 4,3 | 12,5 |
| 3 | 48,0 | 33,3 | 14 | 6,0 | 20,0 |
| 4 | 44,7 | 69,2 | 15 | 20,8 | 10,0 |
| 5 | 60,0 | 57,5 | 16 | 0 | 15,5 |
| 6 | 61,1 | 50,0 | 17 | 28,5 | 11,5 |
| 7 | 42,1 | 17,7 | 18 | 33,3 | 15,5 |
| 8 | 33,1 | 30,0 | 19 | 44,4 | 20,0 |
| 9 | 28,8 | 19,3 | 20 | 29,4 | — |
| 10 | — | 66,7 | | | |
| 11 | — | 33,8 | | | |
| Среднее | 45,6 | 43,5 | | 19,0 | 22,2 |

* Приведен процент пурпурнолистных растений.

(1956) и широко используется в Ботаническом саду при выращивании различных культур. Опыт повторялся 3—4 раза, наблюдения велись в течение двух лет. Полученные данные обработаны методом вариационной статистики.

У пурпурнолистной формы барбариса обыкновенного вследствие панмиксии в условиях свободного переопыления происходит разделение потомства на две группы — с красными и зелеными листьями. При этом и в полевых, и в вегетационных опытах краснолистных вырастает лишь около половины от общего числа растений (табл. 1). Из табл. 1 видно, что вариабельность по этому признаку очень значительна, особенно в условиях оранжереи — от 17,7 до 69,2%.

Следует подчеркнуть, что при совместном произрастании обеих вариаций барбариса зеленолистные особи являются также гетерозиготными. Краснолистные полусибсы при этом составляют 22,2% в полевых условиях и 19% в вегетационном опыте (см. табл. 1). В связи с тем, что исследуемые сеянцы являются полусибсами, изменяется характер их роста и развития. Потомство барбариса обыкновенного пурпурнолистной формы можно разделить на три группы. Большинство составляют особи среднего размера, имеются мелкие — до 10—15 *мм*, а также очень крупные. Мелкие, «карликовые», растения живут короткое время, образуют очень небольшое количество листьев и дают малый прирост. На 2-й или 3-й год они погибают вследствие естественного отпада (табл. 2).

У зеленолистных растений «карликовые» особи составляют 10,4%, у краснолистных — 6,9%.

У некоторых экземпляров на втором году жизни проявляется гигантизм роста, размеры сеянцев достигают 350—400 *мм* при средней высоте 130 *мм*. Число таких особей у краснолистных и зеленолистных растений составляет 24,3 и 25,3%, соответственно. Не исключено, что такое увеличение размеров сеянцев обусловлено проявлением гетерозиса.

Таблица 2

**Естественный отпад сеянцев барбариса обыкновенного пурпурнолистной формы за два года, %**

| № растения | Пурпурнолистные растения | Зеленолистные растения |
|---|---|---|
| 1 | 0 | 30,0 |
| 4 | 0 | 16,8 |
| 5 | 45,5 | 25,0 |
| 7 | 6,97 | 16,4 |
| 8 | 28,9 | 39,3 |
| 9 | 36,4 | 42,8 |
| 10 | 37,5 | 0 |
| 21 | 46,3 | 49,3 |
| 23 | 41,2 | 83,3 |
| Среднее | 27,0 | 33,6 |

Специфическая особенность развития сеянцев барбариса обыкновенного — их медленный рост в первый год жизни: они достигают в среднем 20—25 *мм*. На второй год сеянцы начинают бурно расти в высоту, перекрывая свои прежние размеры в 6—7 раз, на третий год начинается кущение и прирост в высоту сильно уменьшается.

Индивидуальная изменчивость сеянцев по абсолютному приросту потомства у отдельных семей колеблется в сторону увеличения или уменьшения краснолистных сеянцев по сравнению с зеленолистными. При обработке результатов вегетационного опыта дисперсионным методом также не выявлено преобладание прироста той или другой формы. При подсчете величины прироста сеянцев пурпурнолистной формы без учета индивидуальных особенностей растений получены примерно такие же данные (полевой опыт, в скобках количество экземпляров), *см*:

| Год вегетации | Красные | Зеленые |
|---|---|---|
| 1-й | 22,5±0,384 (236) | 22,5±0,448 (314) |
| 2-й | 127,1±3,90 (215) | 129,3±3,26 (299) |
| 3-й | 18,5±0,490 (191) | 18,7+0,598 (221) |

Из приведенных данных видно, что различий по приросту в высоту между краснолистными и зеленолистными растениями нет. Они проявляются лишь на третий год вследствие неравномерного кущения. По сумме прироста на одно растение зеленолистные имеют явное преимущество; *мм*: краснолистные растения 38,9±3,77; зеленолистные растения 59,9±6,59. Различия существенны ($t$=2,8).

Таблица 3

**Дифференциация потомства растений барбариса обыкновенного пурпурнолистной формы по интенсивности роста, %**

| № растения | 1-й год | | 2-й год | | 3-й год | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Красно-листные | Зелено-листные | Красно-листные | Зелено-листные | Красно-листные | Зелено-листные |
| 1 | 42,4 | 28,5 | 61,6 | 60,1 | 30,0 | 28,9 |
| 4 | 26,3 | 29,2 | 62,2 | 80,3 | 48,1 | 37,5 |
| 5 | 43,5 | 51,0 | 83,0 | 85,3 | 60,7 | 60,2 |
| 7 | 18,1 | 33,4 | 69,4 | 63,4 | 55,6 | 55,4 |
| 8 | 16,6 | 21,1 | 34,4 | 36,9 | 32,4 | 20,8 |
| 9 | 44,8 | 35,1 | 51,6 | 24,6 | 19,5 | 18,5 |
| 10 | 37,3 | 48,1 | 65,0 | 51,2 | 24,6 | 34,3 |
| 21 | 38,1 | 30,6 | 53,2 | 48,2 | 21,2 | 19,8 |
| 23 | 31,7 | 35,0 | 34,6 | 53,9 | 33,2 | 22,2 |
| Среднее | 33,2 | 39,0 | 57,2 | 56,0 | 36,1 | 33,1 |

Эти данные подтверждают результаты, полученные нами ранее (Семкина, 1969). В прошлых опытах сеянцы не различались по средней длине побега, но по накоплению массы сухого вещества зеленолистные растения имели преимущество перед краснолистными. Статистически достоверно различается и вес 1000 семян. Так, у краснолистных растений он равен 7,91±0,199 г, у зеленолистных 9,20±0,408 ($t$=2,8).

Рассмотрим амплитуду изменчивости прироста сеянцев отдельных семей барбариса обыкновенного, выраженную коэффициентом вариации (табл. 3). Видно, что дифференциация сеянцев барбариса обыкновенного значительна. Изменчивость интенсивности прироста характеризуется очень высоким уровнем, особенно у двухлетних сеянцев в связи с сильным увеличением абсолютного прироста растений. Следует отметить, что уровень изменчивости прироста сеянцев не зависит от окраски листьев.

## ВЫВОДЫ

1. Потомство пурпурнолистной и зеленолистной формы при совместном произрастании является гетерозиготным по признаку окраски. Однако у пурпурнолистной формы образуется половина растений с красными листьями, у зеленолистной — только одна пятая.

2. У потомства барбариса обыкновенного наблюдается большая дифференциация по характеру роста. Кроме обыч-

ных особей, образуются «карликовые» и гигантские (гетерозисные), которые составляют 18,7 и 24,8% от общего числа растений.

3. Уровень изменчивости прироста сеянцев барбариса обыкновенного очень высок и не зависит от окраски листьев.

4. Отмечается преимущество по сумме прироста трехлетних сеянцев зеленолистных растений барбариса обыкновенного по сравнению с краснолистными. Различия по приросту однолетних и двухлетних сеянцев отсутствуют.

## ЛИТЕРАТУРА

Заикина И. Н. Интродукция клена в Подмосковье и селекция его на окраску листьев. Автореф. канд. дисс. М., 1962.

Мамаев С. А. Исследование роста и развития сосны в связи с задачами лесного семеноводства. Автореф. канд. дисс. М., 1956.

Семкина Л. А. Морфофизиологические особенности некоторых вариаций древесных растений в связи с их внутривидовой изменчивостью по окраске листьев. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1969.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ 1975

УДК 581.5+581.15

*А. К. МАХНЕВ*

# ВЛИЯНИЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПЫЛЬЦЫ НА КАЧЕСТВО СЕМЯН В ОПЫТАХ ПО ГИБРИДИЗАЦИИ БЕРЕЗ

Как известно, род *Betula* отличается полиплоидностью и сильным полиморфизмом. Многообразие форм характерно для всех изученных видов березы. Считается, что одна из причин интенсивного формообразовательного процесса в роде — естественная гибридизация. В настоящее время эта точка зрения широко распространена и подтверждена рядом фактов. В частности, в естественных популяциях некоторых видов березы обнаружена деформация пыльцы, свойственная гибридам (Архангельский, 1963); наблюдается частичное совпадение сроков наступления цветения у разных совместно произрастающих видов березы (Юркевич, Гельтман, 1963; Natho, 1959, и др.). Однако большинство косвенных доказательств о наличии интрогрессивной гибридизации у березы базируется на том, что в природе встречается масса особей с промежуточными признаками в отличие от «типичных», характерных для контактирующих видов (Попов, 1957; Васильев, 1969; Gunnarsson, 1925; Regel, 1861; Сукачев, 1938; Юркевич и Гельтман, 1956 и др.).

Часто о наличии гибридогенных популяций судят на основании данных, которые получены с помощью методов, предложенных Андерсоном (Andersson, 1936, 1949; Natho, 1954, 1955; Clausen, 1962; Коропачинский, 1966, 1974, и др.). Несмотря на свою объективность, указанные методы, к сожалению, ничего не доказывают, а лишь выявляют так называемые п р е д п о л а г а е м ы е гибриды. Поэтому неслучайно некоторые ботаники считают, что интрогрессивная гибридизация у берез крайне ограничена или отсутствует (Jentys-Szaferowa, 1950; Lindquist, 1947; Johnsson, 1945, и др.). Они рассматривают так называемые «промежуточные» формы как результат широкой амплитуды внутривидовой изменчивости.

В связи с этим большой интерес представляют экспериментальные исследования по гибридизации берез, в результате которых показана принципиальная возможность таковой, изучены некоторые особенности кариотипа гибридов, выяснено значение прямых и реципроктных скрещиваний и, наконец, определены посевные качества гибридных семян (Eifler, 1956, 1958, 1964; Johnsson, 1945; Stern, 1963; Vaclav, 1956, и др.).

У исследованных гибридов широко распространенных видов березы: *Betula verrucosa* Ehrh. и *B. pubescens* Ehrh., имеющих соответственно хромосомное число $2n=28$ и $2n=56$, количество хромосом в соматических клетках промежуточное ($2n=42$). На самом деле особи с таким числом хромосом в природе практически не встречаются (Юркевич, Чубанов, 1969, и др.).

Экспериментальные исследования показали, что, кроме цитологических особенностей самих гибридов, существенное ограничение для их распространения представляет отсутствие соответствующих экологических ниш (Andersson, 1949; Clausen, 1962). Предполагаемые гибридогенные популяции встречаются главным образом в местах, где естественные фитоценозы подвергались деструкции в результате антропогенного воздействия и т. д.

Посевные качества семян березы, получающихся в результате возможного скрещивания совместно произрастающих видов или видов, ареалы которых соприкасаются, безусловно, являются главным фактором, лимитирующим появление и распространение естественных гибридов. К сожалению, сведения об этом довольно скудны и носят противоречивый характер. По данным Джонсона (Johnsson, 1945), гибридные семена, полученные в результате скрещивания *B. verrucosa* с *B. pubescens*, как правило, не жизнеспособны. По другим данным (Vaclav, 1956), жизнеспособные семена получаются как в результате прямых, так и реципроктных скрещиваний, хотя всхожесть у гибридных семян в несколько раз ниже, чем у семян родительских видов.

Следует заметить, что у березы совершенно не изучено явление апомиксиса, которое, вероятно, могло иметь место в опытах по гибридизации берез. Между тем Вудворт (Woodworth, 1930) установил, что такой способ размножения в роде *Alnus*, входящего в семейство *Betulaceae*, вполне возможен.

Исходя из необходимости изучения роли интрогрессивной гибридизации в формообразовательном процессе у берез на Урале нами в течение 1969—1971 гг. проводились опыты по гибридизации аутохтонных видов берез. Основная задача опытов заключалась в определении качества гибридных семян, хромосомного числа у гибридов первого поколения.

В 1969 г. в основном отрабатывалась методика работы, а в 1970—1971 гг. выполнены следующие варианты скрещиваний:

| | |
|---|---|
| *B. pubescens* × *B. verrucosa* | — 3 дерева, 15 ветвей, |
| *B. verrucosa* × *B. pubescens* | — 3 дерева, 15 ветвей, |
| *B. pubescens* × *B. nana* | — 1 дерево, 5 ветвей, |
| *B. verrucosa* × *B. nana* | — 1 дерево, 5 ветвей, |
| *B. nana* × *B. pubescens* | — 5 кустов, 20 ветвей, |
| *B. nana* × *B. verrucosa* | — 5 кустов, 20 ветвей. |

Кроме того, в 1971 г. дополнительно проводили скрещивание на заболоченном участке: *B. pubescens* × *B. verrucosa* (1 дерево, 5 ветвей); *B. pubescens* × *B. nana* (1 дерево, 5 ветвей), а также принудительное переопыление в пределах вида у *B. verrucosa*, *B. pubescens* и *B. nana* (3 дерева, 15 ветвей), самоопыление (3 дерева, 15 ветвей) и, наконец, изолирование ветвей с женскими сережками без опыления (3 дерева, 15 ветвей). В общей сложности опыты проведены на 225 ветвях.

## Методика работы

Пыльцу для скрещивания собирали со срезанных ветвей, которые предварительно ставили в воду, и хранили в холодильнике. Намечаемые для скрещиваний ветви освобождали от мужских сережек и изолировали мешочками из целлофана или полиэтилена в самом начале распускания почек. Изоляторы снимали после окончания цветения берез. Опыление проводилось дважды: сразу после появления женских сережек и 1—2 дня спустя. Пыльца в изоляторы вводилась с помощь шприца непосредственно на сережки, или, при избытке пыльцы, трубочкой с последующим встряхиванием изолятора. Плоды собирали по мере созревания. За ходом роста и созревания систематически наблюдали.

Скрещивания и другие эксперименты выполнялись в естественных популяциях на двух опытных участках, расположенных в окрестностях к югу и северо-западу от г. Свердловска.

Первый участок по фитоценотическим и эдафическим условиям неоднороден; его рельеф всхолмленный. Насаждения представлены преимущественно березой, примесь сосны и ольхи серой незначительна. На склонах и частично в понижениях на дренированных местах вдоль лесной речки распространена береза бородавчатая. Береза пушистая локализована в пониженных частях участка. Полнота насаждения неравномерная — от 0,2 до 0,8; возраст березы 50—70 лет. Почва на склонах горно-дерново-подзолистая свежая супес-

чаная, тип леса — березняк разнотравный, бонитет II, 5. В понижениях почва травяно-болотная влажная торфянистая с проточным увлажнением, тип леса — березняк-приручейник, бонитет III.

Второй участок — сосновый «рям» $V^б$ бонитета с примесью березы пушистой до 20% по составу. По микроповышениям произрастает береза карликовая.

Плодоношение березы на первом участке в 1970 г. было хорошее, а в 1971 г. слабое; на втором участке береза пушистая оба года плодоносила слабо, а береза карликовая — удовлетворительно.

## Результаты опытов и их обсуждение

В связи с особенностями плодоношения березы результаты экспериментов 1970 и 1971 гг. по ряду показателей существенно отличаются. Прежде всего это касается веса, выполненности и всхожести, которые в 1971 г. как у контроля, так и у гибридных семян были значительно ниже, чем в 1970 г. Несмотря на это, результаты опытов 1970 и 1971 гг. в основном совпадают и обнаруживают некоторые общие закономерности (табл. 1, 2).

Во-первых, при скрещивании в пределах секции успех работы и качество гибридных семян зависят от индивидуальных особенностей родителей в отношении плодоношения и способности к гибридизации. В частности, в 1970 г. в секции Albae отрицательные результаты получены почти во всех вариантах опытов на дереве № 45, а в 1971 г. этого не наблюдалось. Напротив, на дереве № 25 опыты не удались оба года. Далее, на результаты скрещиваний, по-видимому, влияют условия произрастания материнских деревьев. Так, на худшем для произрастания березы пушистой участке (сосновый «рям») опыты в 1971 г. были неудачными, хотя количество их довольно мало для того, чтобы сделать окончательные выводы. Качество гибридных семян при благоприятных условиях мало зависит от того, какой из двух скрещиваемых видов используется в качестве матери или отца. В этом отношении результаты наших опытов соответствуют данным Вацлава (Vaclav, 1956), но не совпадают с выводами Эйфлера (Eifler, 1964), у которого в эксперименте пыльца березы бородавчатой плохо прорастала на рыльцах березы пушистой.

Во-вторых, при прочих равных условиях качество семян, т. е. их выполненность, энергия прорастания и всхожесть, непосредственно зависит от происхождения пыльцы. Самыми высокими качествами обладают семена, полученные в результате скрещивания в пределах вида или при свободном опылении. Значительно ниже по качеству семена, полученные в

Таблица 1

**Качество семян в опытах 1970 г.**

| Варианты опытов | Вес 1000 семян, *г* | Процент выполненных семян | Всхожесть, % |
|---|---|---|---|
| Береза пушистая № 1×береза бородавчатая № 45 | 0,093—0,184* | — | 1—4* |
| Береза пушистая № 26×береза бородавчатая № 45 | 0,162 | — | 7 |
| Береза пушистая № 26×береза бородавчатая № 25 | 0,100 | 6 | 0 |
| Береза пушистая № 26×береза карликовая | 0,180 | — | 8 |
| Береза бородавчатая № 45×береза пушистая № 26 | 0,115 | — | 2 |
| Береза карликовая×береза бородавчатая № 25 | 0,167 | — | 9 |
| Береза пушистая № 1, свободное опыление | 0,169 | 45 | 8 |
| Береза пушистая № 26, свободное опыление | 0,278 | 93 | 44 |
| Береза бородавчатая № 25, свободное опыление | 0,155 | — | 15 |
| Береза бородавчатая № 45, свободное опыление | 0,323 | 92 | 91 |
| Береза карликовая, свободное опыление | 0,217 | — | 39 |

* Лимиты веса и всхожести семян в пределах варианта.

результате скрещивания в пределах секции или при самоопылении. Самыми низкими качествами отличаются семена, получаемые при скрещивании видов из разных секций или в опытах без опыления. В последнем случае семена могут иметь более или менее нормальный вес, но все без исключения являются партенокарпическими.

О трудности гибридизации видов из разных секций свидетельствует низкий процент удачных опытов, особенно в том случае, когда в качестве матери используется *B. nana*. При опылении *B. nana* пыльцой *B. verrucosa* и *B. pubescens* получено только три сережки на 80 ветвях. При реципроктных скрещиваниях опыты были более удачны. Вообще в экспериментах с *B. nana*, как правило, заканчивалось неудачей принудительное опыление и опыты без опыления и с самоопылением. Женские сережки в этих случаях гибли еще в изоляторах.

Несмотря на возможность получения гибридных семян экспериментальным путем, а следовательно, и принципиальную возможность естественной гибридизации, о летальности гибридов свидетельствует не только низкое качество гибрид-

Таблица 2

**Качество семян в опытах 1971 г.**

| Варианты опытов | Вес 1000 семян, *г* | Процент выполненных семян | Энергия прорастания, % | Всхожесть, % |
|---|---|---|---|---|
| Береза пушистая № 1×береза бородавчатая № 45 . . | 0,078—0,085 | 1,0—11,2 | 0—2,4 | 0—2,4 |
| Береза пушистая № 26×береза бородавчатая № 45 . . | 0,110—0,120 | 0—5,0 | 0—4,3 | 0—4,3 |
| Береза пушистая № 1×береза карликовая . . . . . | 0,090 | 0 | 0 | 0 |
| Береза бородавчатая № 45×береза пушистая № 1 . | 0,070 | 0 | 0 | 0 |
| Береза бородавчатая № 45×береза пушистая № 2 . . . | 0,046—0,074 | 0 | 0 | 0 |
| Береза бородавчатая № 42×береза пушистая № 2 . . | 0,081 | 11,0 | 2,0 | 2,0 |
| Береза бородавчатая № 45×береза карликовая . . . | 0,067 | 0 | 0 | 0 |
| Береза карликовая×береза бородавчатая № 45 . . . . | 0,084 | 0,7 | 0 | 0 |
| Береза бородавчатая № 42×береза бородавчатая № 45 . . . . . | 0,084 | 9,5 | 4,5 | 4,5 |
| Береза бородавчатая № 45, самоопыление . . . . . | 0,062 | 1,0 | 0,2 | 0,2 |
| Береза пушистая № 1, самоопыление . . . . . | 0,080 | 11,7 | 2,3 | 2,3 |
| Береза бородавчатая № 45, без опыления . . . . . | 0,075 | 0 | 0 | 0 |
| Береза пушистая № 1, без опыления . . . . . | 0,072 | 0 | 0 | 0 |
| Береза пушистая № 1, свободное опыление . . . . . | 0,088 | 8,2 | 2,0 | 2,2 |
| Береза пушистая № 2, свободное опыление . . . . . | 0,090 | 19,1 | 1,4 | 1,4 |
| Береза пушистая № 26, свободное опыление . . . . . | 0,127 | 42,0 | 0,7 | 1,0 |
| Береза бородавчатая № 25, свободное опыление . . . | 0,081 | 53,2 | 1,8 | 2,8 |
| Береза бородавчатая № 42, свободное опыление . . . | 0,076 | 12,8 | 1,2 | 1,2 |
| Береза бородавчатая № 45, свободное опыление . . . | 0,130 | 51,6 | 28,8 | 29,4 |
| Береза карликовая, свободное опыление . . . . . | 0,110 | 19,0 | 0,1 | 0,5 |

ных семян, но и их хромосомное число (обычно не встречаемое в естественных популяциях). Это подтверждается и данными выполненных нами кариологических исследований. Подсчитаны хромосомные числа у родителей и гибридов первого поколения. Подсчет проводили на 125 метафазных пластинках (давленные препараты, которые готовились из кон-

чиков корешков проростков по стандартной методике — Ромедер, Шенбах, 1962).

В результате исследований установлено, что хромосомные числа (2 *n*) у родителей *B. nana*, *B. verrucosa* и *B. pubescens* соответственно равны 28; 28 и 56 хромосомам, что соответствует данным различных исследователей (Wetzel, 1928; Woodworth, 1929, и др.). У гибридов первого поколения получены следующие результаты:

1) береза пушистая × береза бородавчатая — в среднем 42 хромосомы с колебаниями от 36 до 48;

2) береза бородавчатая × береза пушистая — 28 хромосом, однако результат мало достоверен, ибо исследовались метафазные пластинки только с одного проростка;

3) береза карликовая × береза бородавчатая — 28 хромосом;

4) береза пушистая × береза карликовая — 42 хромосомы с колебаниями от 36 до 48.

## ВЫВОДЫ

1. При определенных условиях, когда нарушается обычный, нормальный ритм жизни, естественная гибридизация контактирующих видов березы в принципе возможна в пределах одной секции и только в исключительных случаях — между видами из разных секций.

2. Широкому распространению естественных гибридов препятствует целый ряд обстоятельств, в том числе низкое качество гибридных семян и, вероятно, нестабильность особей с промежуточным хромосомным числом.

## ЛИТЕРАТУРА


Архангельский Д. Б. К систематике сибирских берез.— Бот. ж., 1963, т. 48, № 3.

Васильев В. Н. Березы Урала.— Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1969, вып. 69.

Коропачинский И. Ю. Об интрогрессивной гибридизации между *Betula pendula* Roth. и *Betula microphylla* Bge в Тувинской АССР.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, серия биол. и мед. наук, 1966, вып. 2.

Коропачинский И. Ю. Гибридизационные процессы в дендрофлоре Сибири и задачи их изучения. Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород.— Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. науч. центра АН СССР, 1974, вып. 91.

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.

Ромедер Э., Шенбах Г. Генетика и селекция лесных пород. М., Сельхозиздат, 1962.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Изд. 2. Л., Гослесбумиздат, 1938.

Юркевич И. Д., Гельтман В. С. О березовых лесах Полесья.— Сборник научных работ Ин-та леса АН БССР, 1956, вып. 7.

**Юркевич** И. Д., **Гельтман** В. С. Сезонное развитие березы бородавчатой и березы пушистой в лесах БССР.— Географический сборник, т. 16. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1963.
**Юркевич** И. Д., **Чубанов** К. Д. Хромосомные числа некоторых форм берез.— Докл. АН БССР, 1969, т. 13, № 7.
**Andersson** E. Hybridization in American Tradeskantias.— Ann. Missouri Bot. Gard., 1936, vol. 23.
**Andersson** E. Introgressive hybridization. N. Y.— London, 1949.
**Clausen** K. E. Introgressive hybridization between two Minnesota Birches.— Silvae Genetica, 1962, Bd 11, H. 5/6.
**Eifler** J. Artkreuzungen bei Birken.— Züchter, 1956, Bd 26, H. 11.
**Eifler** J. Kreuzungen zwischen *Betula verrucosa* und *Betula pubescens*.— Züchter, 1958, Bd 28, H. 7.
**Eifler** J. Untersuchungen zum Bestäubungsvorgang und der Samenentwicklung. bei Birkenartkreuzungen.— Züchter, 1964, Bd 34, H. 8.
**Gunnarsson** J. G. Monografi över Skandinaviens Betulae. Malmö, 1925.
**Jentys-Szaferowa** J. Analysis of the collective species Betula alba L. on the basis of leaf measurements.— Extr. Bull. Acad. Polon. Sci. Lettr., Serie B., 1950, part II.
**Johnsson** H. Interspecifie hybridization within the genus Betula.— Hereditas, 1945, vol. 31.
**Lindquist** B. On the variation in Scandinavian *Betula verrucosa* Ehrh. with some notes on the Betula series Verrucosae Sukacz.— Svensk Bot. Tidskrift., 1947, Bd 41, H. 1.
**Natho** G. Methoden zur Untersuchung von Hybrid populationen.— Mat. naturwiss., Reihe, 1954—1955, Bd 5.
**Natho** G. Variationsbreite und Bastardbildung mitteleuropäischen Birkensippen.— Feddes Report., 1959, Bd 61, H. 3.
**Regel** E. Monographia Betulacearum. Mosquae, 1861.
**Stern** K. Über einige Kreuzungsversuche zur Frage des Vorkommes von Arthybriden *B. verrucosa*×*B. pubescens*.— Deutsche Baumschule, 1963, Bd 15.
**Vaclav** E. Vliv umělého opylovani břizy na kvalitu osiva.— Sbornik Československe Akad. zemedelskytch ved., 1956, Roc. XXIX.
**Wetzel** G. Chromosomenstudien bei den Fagales.— Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1928, Bd 46.
**Woodworth** R. H. Cytological studies in the Betulaceae. 1. *Betula*.— Bot. Gaz., 1929, vol. 87.
**Woodworth** R. H. Cytological studies in the Betulaceae. III. Parthenogenesis and polyembryony in *Alnus rugosa*.— Bot. Gaz., 1930, vol. 89.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ 1975

УДК 581.5+581.15

*С. А. МАМАЕВ, Н. М. ЧУЙКО*

# ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ЛИСТЬЕВ У ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ КОСТЯНИКИ

При изучении амплитуды изменчивости признаков большой интерес представляет исследование закономерностей их варьирования у растений, которые в природной обстановке произрастают отдельными клонами. Здесь явление индивидуальной изменчивости осложняется за счет того, что элементарной генетической единицей является не одна особь, а целая группа. Какие методические приемы отбора материала для оценки амплитуды изменчивости должны использоваться в этом случае? Сохраняются ли общие закономерности трансформации уровней изменчивости, которые были установлены нами для семенного поколения, причем в основном на видах древесных растений (Мамаев, 1972)? Эти вопросы имеют важное научное значение.

Мы попытались проанализировать специфику варьирования признаков, характеризующих лист, у двух видов растений, которые в условиях Урала в основном размножаются вегетативным путем, образуя клоны: *Rubus arcticus* L. (костяника арктическая, или княженика) и *R. saxatilis* (костяника каменистая). Оба вида произрастают в районе исследования совместно, в разреженном еловом лесу (ельник сфагново-долгомошниковый), занимая на полянах микроповышения, заросшие кукушкиным льном и сфагнумом. Участок находится в Пригородном районе Свердловской области (59°30′ в. д. и 57°50′ с. ш.), в горно-лесной области Урала, в подзоне, переходной от южной тайги к средней (Колесников, 1969).

Границы отдельных клонов костяники установить довольно трудно (Иванова, 1967). Поэтому анализировались побеги, произрастающие тесной группой на одном микроповышении; их совокупность принимали за отдельный клон. Следующая группа-клон выбиралась на некотором расстоянии от преды-

дущей. Такая методика позволяет считать обе описанные группы растений отдельными клонами, но не гарантирует того, что в одной или другой группе могут иногда произрастать сразу два и более клонов.

В каждом клоне производился биометрический анализ листьев (табл. 1), причем основное внимание уделялось девяти признакам: 1 — общая длина сложного листа ($L$), 2 — ширина его ($Д$), 3 — отношение длины листа к его ширине $L/D$, 4 — длина черешка листа ($A$), 5 — отношение длины листа к длине черешка ($L/A$), 6 — длина пластинки средней доли листа ($l$), 7 — ширина ее ($d$), 8 — отношение длины к ширине $l/d$ и 9 — отношение длины пластинки листочка к длине черешка ($l/A$). Измеряли с точностью до 1 *мм*, данные суммировали по отдельным растениям, потом по отдельным клонам, а затем рассчитывали среднее значение для популяции. Амплитуду изменчивости вычисляли по величине коэффициента вариации (см. Мамаев, 1972) для отдельных клонов и популяции в целом. Для *Rubus arcticus* описано 50 клонов, для *R. saxatilis* — 12; из каждого клона взято по 10 растений.

Костяника каменистая отличается от арктической крупными размерами листьев — они примерно вдвое длиннее (77,5 и 37 *мм*) и шире (121,5 и 59,7 *мм*). Соответственно крупнее черешок и листочки. Некоторые различия наблюдаются по форме листа: у *R. arcticus* отношение длины к ширине сложного листа ($L/D$) несколько ниже, лист выглядит относительно более широким, тогда как по форме среднего листочка расхождений нет. Кроме того, относительная длина

Таблица 1

**Значение признаков листьев**
***у Rubus arcticus и Rubus saxatilis, мм***

| Признак | *Rubus arcticus* | | *Rubus saxatilis* | |
|---|---|---|---|---|
| | Среднее по 50 клонам | Лимиты | Среднее по 12 клонам | Лимиты |
| Сложный лист | | | | |
| $L$ | 37,0 | 25,3—48,8 | 77,5 | 56,2—91,7 |
| $D$ | 59,7 | 44,2—80,0 | 121,5 | 94,0—147,0 |
| $L/D$ | 0,61 | 0,58—0,66 | 0,64 | 0,60—0,68 |
| $A$ | 32,1 | 22,8—44,3 | 69,5 | 57,9—85,5 |
| $L/A$ | 1,31 | 0,84—2,00 | 1,16 | 0,95—1,43 |
| Средний листочек | | | | |
| $l$ | 35,9 | 26,4—44,6 | 67,5 | 52,0—81,0 |
| $d$ | 23,9 | 17,8—31,4 | 46,2 | 35,5—54,7 |
| $l/d$ | 1,53 | 1,32—1,78 | 1,48 | 1,30—1,84 |
| $l/A$ | 1,23 | 0,86—1,88 | 0,99 | 0,81—1,28 |

черешка у костяники арктической больше. В общем же костяника каменистая — более мощное растение, чем костяника арктическая. Отдельные клоны каждого вида заметно отличаются друг от друга почти по всем изученным признакам. Встречаются растения с листьями мелкими и крупными; соответственно изменяется и большинство других показателей листа, которые тесно коррелируют с общим размером. Исключение представляют индексы, характеризующие форму листа,— здесь нет явной корреляции с величиной листа и могут встречаться клоны с листьями одного размера, но разной формы.

Несмотря на значительное варьирование абсолютных величин признаков, значения их у отдельных видов не перекрываются — у *Rubus arcticus* размеры листа самого крупного клона всегда меньше размеров мелкого клона *R. saxatilis*.

Таблица 2

**Амплитуда изменчивости признаков листа в пределах клонов, *C*, %**

| Признак | *Rubus arcticus* | | *Rubus saxatilis* | |
|---|---|---|---|---|
| | Средняя для клонов | Лимиты | Средняя для клонов | Лимиты |
| Сложный лист | | | | |
| *L* | 14,5 | 12,4—18,0 | 15,5 | 8,7—20,4 |
| *D* | 14,3 | 12,2—16,8 | 14,5 | 7,3—16,7 |
| *L/D* | 7,4 | 5,6—9,7 | 5,2 | 3,2—9,1 |
| *A* | 27,3 | 10,6—38,1 | 19,1 | 15,4—24,1 |
| *A/L* | 33,7 | 12,5—56,5 | 31,3 | 19,1—44,7 |
| Средний листочек | | | | |
| *l* | 15,4 | 11,8—19,3 | 15,0 | 9,0—17,2 |
| *d* | 18,4 | 12,8—24,6 | 17,6 | 8,9—23,0 |
| *l/d* | 13,7 | 9,2—21,6 | 8,8 | 5,0—11,1 |
| *l/A* | 33,5 | 13,0—57,8 | 25,6 | 14,8—45,6 |

Какова же амплитуда изменчивости признаков листа у рассматриваемых видов? Здесь целесообразно вычленить внутриклоновую и междуклоновую внутрипопуляционную изменчивость и оценить их отдельно. Амплитуду изменчивости охарактеризуем с помощью коэффициента вариации.

Внутривидовая изменчивость (табл. 2) оказалась примерно одинаковой у обоих видов. Особенно четко это проявляется в отношении размеров сложного листа и средней его доли. Средние коэффициенты вариации почти равны. То же самое следует сказать и в отношении формы листа (признак *L/D*). Существенные различия по величине коэффициента вариации наблюдаются в отношении длины черешка листа — у *R. arcticus* его варьирование заметно выше (27,3% против 19,1% у *R. saxatilis*).

Таблица 3

**Амплитуда изменчивости признаков листа в пределах популяции, *C*, %**

| Вид | Сложный лист | | | | | Средний листочек | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *L* | *D* | *L/D* | *A* | *L/A* | *l* | *d* | *l/d* | *l/A* |
| *R. arcticus* | 14,0 | 12,5 | 2,9 | 16,0 | 19,6 | 12,4 | 14,5 | 6,6 | 20,9 |
| *R. saxatilis* | 13,4 | 12,2 | 3,9 | 12,9 | 13,3 | 12,8 | 14,3 | 9,2 | 16,5 |

При одномерной степени варьирования большинства признаков листа наблюдаются значительные различия у отдельных клонов. Некоторым из них свойственна довольно сильная изменчивость листьев по размеру (20—24%).

В целом же внутривидовая изменчивость размеров листа и листовой пластинки характеризуется средним, изменчивость формы листа — низким и средним, а черешка и связанных с ним индексов — высоким уровнем (Мамаев, 1972).

Рассмотрим теперь индивидуальную изменчивость в пределах популяции (табл. 3). При ее расчете за единицу вариационного ряда брали средние значения для клона.

Соотношение амплитуды изменчивости отдельных признаков в этом случае примерно такое же, как и при расчете внутривидовой изменчивости. Однако для каждого признака наблюдается снижение величины коэффициента вариации. Для линейных размеров и формы сложного листа и листочков это снижение обычно незначительно (2—4%), а для черешка и связанных с ним индексов *L/A* и *l/A* велико (6—10% и более). В целом линейные размеры листьев и черешков имеют средний и низкий уровень изменчивости (12—16%), относительные показатели формы листа — очень низкий и низкий (3—9%), а черешок листа и индексы *L/A* и *l/A* — средний (13—20%). Заметное различие уровней варьирования величины черешка в случае расчета клональной и внутрипопуляционной индивидуальной изменчивости свидетельствует о том, что длина черешка подвержена высокой изменчивости в зависимости от принадлежности растения к тому или иному клону. Для других признаков наблюдается отмеченная нами ранее закономерность варьирования количественных показателей — отсутствие четкой видоспецифичности и наличие явной признакоспецифичности.

Как известно, *Rubus arcticus* и *R. saxalitis* относятся к различным рядам подрода *Cylastis* (Юзепчук, 1941). Тем не менее особенности их внутривидовой изменчивости почти аналогичны. Она характеризуется приблизительно одинаковыми

уровнями для однотипных признаков и в случае расчета внутриклоновой и при оценке междуклоновой изменчивости. Некоторое отличие составляет лишь характер варьирования черешка. Однотипна и картина перехода от одной формы изменчивости к другой. Такое сходство в специфике варьирования разных видов позволяет предположить, что в пределах подрода *Cylastis*, а возможно, и рода *Rubus* имеют место одни и те же общие закономерности. Рассчитанные для данных видов уровни изменчивости, вероятно, присущи и другим видам *Rubus*.

## ВЫВОДЫ

1. Внутривидовая изменчивость признаков листьев у дикорастущих видов костяники (*Rubus arcticus* и *R. saxatilis*) характеризуется низким, средним и высоким уровнями. Наиболее стабильным признаком является отношение длины листа к его ширине, наиболее варьирующим — величина черешка листа. Эту особенность следует использовать при изучении индивидуальной изменчивости костяники.

2. Средние величины амплитуды внутриклоновой и междуклоновой индивидуальной изменчивости у костяники примерно одинаковы. Это позволяет судить об уровне изменчивости, характерной для одной ее формы, по другой. Исключение представляет величина черешка, внутриклоновая изменчивость которого выше междуклоновой. Во всех случаях для расчета индивидуальной изменчивости следует учитывать не менее пяти клонов костяники.

3. Изученные виды четко отличаются друг от друга качественными структурными признаками. В то же время уровни изменчивости этих признаков существенно не различаются. Данную закономерность параллелизма уровней изменчивости следует использовать при оценке аналогичных показателей у других представителей рода *Rubus*.

## ЛИТЕРАТУРА

Юзепчук С. В. Малина и ежевика — *Rubus* L.— Флора СССР, т. 10. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1941 г.

Колесников Б. П. Леса Свердловской области.— Леса СССР, т. 4. М., «Наука», 1969.

Иванова И. В. Морфогенез жизненной формы травянистого многолетника у *Rubus saxatilis* L.— Биологические науки, 1967, № 10 (46).

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., «Наука», 1972.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ 1975

УДК 581.5+581.15

*ЗАЙЦЕВА З. Д.*

# ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДИКОРАСТУЩИХ РАСТЕНИЙ ПРИ ВВЕДЕНИИ ИХ В КУЛЬТУРУ НА УРАЛЕ

Способность диких растений изменяться в условиях культуры была замечена человеком в глубокой древности и использовалась им для искусственного отбора. В культуре ускоряется и усиливается изменчивость растений на фоне новых условий существования. Это показано в работах Дарвина.

В системе ботанических садов Советского Союза проводится большая работа по введению дикорастущих растений в культуру (Лучник, 1951; Благовидова, 1958; Даева, 1963; Харкевич, 1966; Пашина, 1968; Сердюков, 1972, и др.). Многими авторами освещены вопросы морфологической и биологической изменчивости растений при интродукции.

Для успешного введения в культуру дикорастущих растений большое значение имеет изучение условий их местообитания в природе. Но естественное распространение растений, приуроченность их к определенным фитоценозам и местообитаниям не всегда полностью отражает специфичность их требований к условиям существования. Это определяется не только экологическими требованиями растений, но и конкуренцией других видов, часто вытесняющих какой-либо вид из наилучших для него условий существования. Поэтому по А. П. Шенникову (1942), различают экологический и фитоценотический ареалы растения. Объем фитоценотического ареала устанавливается путем непосредственного наблюдения в природе, тогда как объем экологического ареала может быть установлен только экспериментально, путем перенесения растения в разнообразные местообитания. В пределах ареала обычно находится и оптимум существования растений. Экологический оптимум измеряется наилучшей степенью индивидуального развития особей вида, а фитоценотический — «относительным обилием особей вида среди конкурентов в

ценозе, степенью его господства и устойчивости в ценозе» (Шенников, 1942, стр. 360).

Экологический ареал многих видов дикорастущих растений более широк, чем фитоценотический, что создает благоприятные условия для возделывания их в условиях культуры. У некоторых видов экологический ареал совпадает с фитоценотическим, поэтому введение в культуру сопряжено с определенными трудностями и удается только с применением особых приемов, приближающих культуру к естественным условиям существования этих видов.

У полиморфных видов, имеющих обычно обширные ареалы и произрастающих в связи с этим в различных экологических условиях, отмечается большое количество разновидностей и форм.

Изучение внутривидового разнообразия у дикорастущих растений имеет большое значение при освоении представителей дикорастущей флоры. Наибольший интерес для декоративного садоводства представляют формы, отличающиеся от типичных особей вида величиной цветка, окраской и формой листьев, размерами растений, характером опушения, а также сроками зацветания, продолжительностью цветения и вегетации, экологическими требованиями.

Ботанический сад Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР ведет работу по интродукции дикорастущих декоративных растений Урала («Краткие итоги интродукции дикорастущих декоративных травянистых растений», 1970; Зайцева, 1973). В настоящей статье приводятся итоги работы по индивидуальной изменчивости девяти дикорастущих растений: *Dianthus deltoides* L., *Geranium pratense* L., *Filipendula hexapetala* Gilib., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Lathyrus vernus* Bernh., *Polemonium coeruleum* L., *Trollius europaeus* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Lilium martagon* L.

Описание морфологических признаков и декоративных качеств изучаемых растений в природных местообитаниях и в культуре производилось в период массового цветения каждого вида по десяти экземплярам (для купальницы европейской — 100). Определяли высоту растений, число стеблей в кусте, диаметр куста, число стеблевых листьев и длину листовой пластинки, диаметр цветка и соцветия и число цветков в соцветии. Проводились также фенологические наблюдения.

Перенос растений из природных местообитаний на экспериментальный участок осуществлялся путем посева семян и посадки живых растений.

Приводим результаты наблюдений по каждому виду.

***Dianthus deltoides* L.** — гвоздика-травянка. Семена собраны в окрестностях г. Свердловска. В Ботаническом саду

**Изменчивость морфологических признаков растений, введенных в культуру, по сравнению с дикорастущими (за 100% взято значение признака в естественной обстановке), %**

| Виды | Число стеблей в кусте | Диаметр куста | Высота растений | Число листьев | Длина листовой пластинки | Диаметр цветка | Число цветков в соцветии | Высота соцветия | Диаметр соцветия |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Гвоздика-травянка . | 1100 | 2700 | 106 | 114 | 200 | 133 | 300 | 300 | 250 |
| Герань луговая . . | 1600 | 545 | 105 | 100 | 108 | 160 | 328 | 112 | 170 |
| Купальница европейская . . . . . | 620 | 700 | 131 | 1280 | 141 | 130 | 1720 | — | — |
| Лилия кудреватая . | 100 | 140 | 122 | 140 | 166 | 134 | 170 | 175 | 150 |
| Синюха голубая . . | 700 | 137 | 159 | 212 | 70 | 100 | 123 | 170 | 100 |
| Таволга вязолистная . . . . . | 500 | 346 | 110 | 150 | 100 | 125 | 280 | 140 | 170 |
| Таволга шестилепестная . . . . . | 500 | 178 | 107 | 114 | 126 | 200 | 225 | 160 | 214 |
| Чина весенняя . . . | 200 | 200 | 100 | 100 | 151 | 100 | 120 | 100 | 100 |
| Нивяник-поповник . | 300 | 133 | 113 | 100 | 100 | 100 | 300 | — | 133 |
| В среднем . . . | 624 | 564 | 115 | 256 | 130 | 131 | 400 | 165 | 161 |

культивируется с 1954 г. В условиях культуры кусты сильно разрастаются, число стеблей в кусте и диаметр куста увеличиваются в 11—27 раз. Диаметр цветка достигает 2,5 *см*, в то время как в природных местообитаниях 1,5—1,8 *см*. Диаметр соцветия увеличивается в 2,5 раза, а число цветков на одном цветоносе возрастает в 3 раза (см. таблицу). По времени цветения и продолжительности его различий между природными и культурными популяциями не наблюдается.

***Geranium pratense*** **L.— герань луговая**. Семена собраны в окрестностях г. Свердловска. В Ботаническом саду культивируется с 1956 г. По нашим наблюдениям, в условиях культуры кусты хорошо разрастаются, образуя от 5—6 до 16 стеблей; диаметр куста по сравнению с природным увеличивается в 5 раз. Высота растений и размеры листовой пластинки изменяются незначительно. Диаметр цветка у культурных растений больше в 1,5 раза, а количество цветков — в 3 (см. таблицу). По срокам цветения и продолжительности цветения растений различий в природе и культуре не наблюдается.

***Filipendula hexapetala*** **Gilib.— таволга шестилепестная.** Семена собраны в окрестностях г. Свердловска. В культуре Ботанического сада с 1941 г. В природных условиях обычно один, реже два стебля, в условиях культуры пять-шесть стеблей; диаметр куста увеличивается в 1,3 раза по сравнению с природными местообитаниями. Диаметр цветка удва-

ивается, а число цветков в соцветии увеличивается в 2,25 раза и все соцветие в целом также увеличивается в два раза (см. таблицу). Цветение в условиях культуры продолжительнее, чем в природе, на 10—12 дней. В природных условиях очень поражается вредителями и семена обычно невыполненные, что дает низкую всхожесть, а в Ботаническом саду семена имеют хорошую всхожесть и дают обильный самосев.

***Filipendula ulmaria*** **(L.) Maxim. — таволга вязолистная.** Выращивается с 1962 г. Живые растения перенесены из окрестностей г. Свердловска. Для сравнительной оценки брались 6—7-летние экземпляры в природе и в культуре. В естественной обстановке наблюдается один-два стебля, в культуре число их возрастало в 5 раз, диаметр куста увеличивался в 3,4 раза. Высота всего растения оставалась почти на одинаковом уровне. Количество листьев увеличилось в 1,5 раза, а сами листья не изменились. Число цветков в соцветии возросло в 2,8 раза, диаметр цветка в 1,3 раза, диаметр соцветия в 1,7 раза. Условия культуры благоприятно влияют на декоративность растения: цветение начинается на 7—8 дней раньше и продолжается до 35 дней. В условиях культуры требуется ежегодная подсыпка земли, так как корневище таволги нарастает вверх.

***Lathyrus vernus*** **Bernh. — чина весенняя.** Растения были взяты из окрестностей г. Свердловска в 1954, 1959 и 1966 гг. Хорошо возобновляются семенами и хуже — делением кустов. Выпревание старых кустов происходит в весенний период при выпирании почвы, поэтому через два года необходимо обновлять посадки. Растения с немногочисленными стеблями, в природе чаще всего с одним, и в культуре с двумя-тремя. Диаметр куста в культуре увеличивается вдвое, а листья и цветки почти не изменяются. Не прослеживается изменений по срокам и продолжительности цветения.

***Polemonium coeruleum*** **L. — синюха голубая.** Семена собраны в окрестностях г. Свердловска. Выращивается с 1963 г. Количество стеблей в кусте увеличилось в 7 раз по сравнению с природным местообитанием. Высота растений и облиственность возрастают в 1,5—2 раза, а число цветков в соцветии — в 1,2 раза. Цветение обильное в течение 30—35 дней, с первой половины июля. По срокам цветения и продолжительности различий в культуре и природе не обнаружено. Условия культуры благоприятно влияют на синюху — она дает хороший самосев.

***Trollius europaeus*** **L. — купальница европейская.** Выращивается с 1966 г. Живые растения перенесены из двух природных местообитаний. Кусты купальницы сильно разрастаются в условиях культуры, число генеративных побегов и диаметр куста увеличиваются при этом в 6—7 раз. В усло-

виях культуры больше (в 10—12 раз) прикорневых листьев и генеративных образований (цветков и бутонов) (в 17 раз), (рис. 1, 2).

Купальница европейская изучалась нами на протяжении 5 лет в природных местообитаниях и культуре по расширенной программе с определением амплитуды изменчивости по каждому морфологическому признаку как вегетативных, так и генеративных органов. Наиболее существенна разница между растениями в природной популяции и в условиях экспериментального участка Ботанического сада в числе прикорневых листьев ($td=8,0$), длина и ширина лопасти прикорневого листа (9,5 и 15,0), число цветков (4,2), количество семян в плоде (7,9). Амплитуда изменчивости большинства признаков у растений в природных условиях характеризуется более низкими уровнями, чем в условиях культуры (Зайцева, 1972).

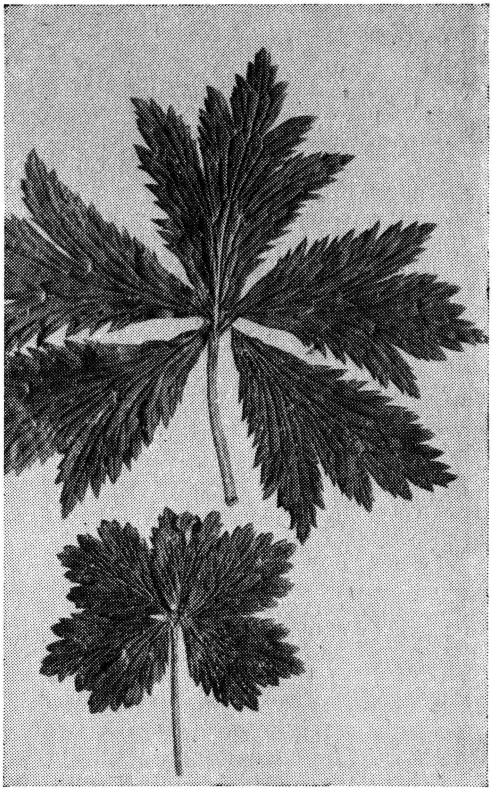


Рис. 1. Прикорневые листья купальницы европейской (вверху — в посадках Ботанического сада, внизу — в естественной обстановке).

***Leucanthemum vulgare* Lam.— поповник-нивяник.** Семена собраны в окрестностях г. Свердловска. В Ботаническом саду культивируется с 1962 г. По своему развитию нивяник относится к двулетникам, поэтому его ежегодно приходится подсевать. В культуре устойчив, дает значительный самосев. Количество стеблей в кусте и соцветий увеличивается в условиях культуры в 3 раза, а по остальным признакам отличий не наблюдается. По времени цветения и его продолжительности также существенных отличий нет.

***Lilium martagon* L. — лилия кудреватая.** Луковицы собраны в окрестностях г. Свердловска и в Челябинской области. В культуре находится с 1940 г., наблюдения проводятся

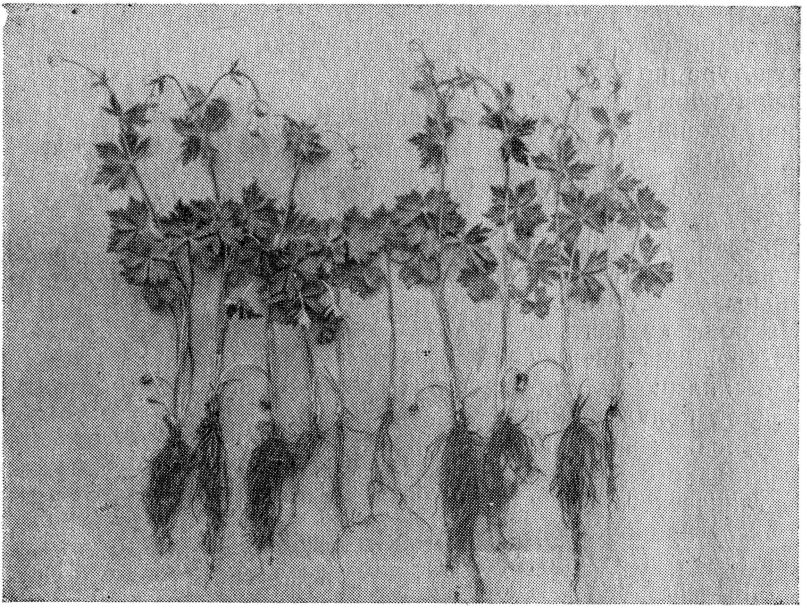


Рис. 2. Купальница европейская в посадках Ботанического сада (куст в разобранном состоянии — 7 генеративных и 3 вегетативных побега).

с 1958 г. Перенесенная из природных местообитаний лилия кудреватая в первый год вегетирует, а начиная со второго — хорошо цветет и обильно плодоносит, тогда как в природе отличается длительной вегетацией. Высота растений в культуре на 20% выше, чем в природных условиях, количество листьев на 40%, а длина листовой пластинки больше на 66%. Цветки в условиях культуры несколько крупнее, диаметр их в 1,3 раза больше, чем в естественных местообитаниях, а диаметр всего соцветия в 1,5 раза. Количество цветков в соцветии увеличивается в 1,7 раза в культуре по сравнению с природной обстановкой. Цветение в условиях Ботанического сада дружное — с 20/IV по 1/VII, в то время как в природных местообитаниях оно растянуто до трех недель.

Таким образом, в результате проведенных сравнительных наблюдений обнаружена четкая фенотипическая изменчивость большинства изученных видов. Хорошая окультурен-

ная почва коллекционного участка Ботанического сада, отсутствие конкурентов, достаточное количество влаги, освещенность благоприятно влияют на растения. Количество стеблей в кусте у большинства видов увеличивается, облиственность возрастает. Многолетники показали способность сильно увеличивать вегетативную массу в основном за счет умножения числа метамерных образований.

Признаки, характеризующие линейные размеры метамерных органов, отличаются обычно меньшей амплитудой изменчивости, чем признаки, характеризующие их количество. Так, уровень изменчивости количества листьев на растении обычно выше уровня изменчивости длины и ширины лопасти. Например, для купальницы европейской амплитуда изменчивости (рассчитанная по коэффициенту вариации С) по количеству прикорневых листьев достигает в условиях культуры 47%, а в природной обстановке — 38%; изменчивость по длине чашелистика 17% в культуре и 15% в природных местообитаниях. Здесь проявляется такая же закономерность, которая отмечена для видов древесных растений (Мамаев, 1968, 1970), а еще ранее для злаков (Филипченко 1934).

Для всех видов изученных растений наибольшее превышение в условиях культуры по сравнению с природными (в 5—6 раз) наблюдается обычно в отношении количества стеблей в кусте и его диаметра. По количеству листьев и цветков превышение в 2,5 и 4 раза, а по всем остальным признакам до полутора и более (см. таблицу).

Все перенесенные в культуру дикорастущие виды улучшают свои декоративные качества. Наши наблюдения показали, что максимальной высоты растения достигают в период цветения. У большинства видов рост генеративных побегов прекращается с началом цветения, а у купальницы европейской продолжается до конца цветения. По срокам цветения и продолжительности цветения существенной разницы для изученных видов в природных местообитаниях и в культуре не обнаружено. Это позволяет сделать вывод о том, что коренной перестройки в развитии растений местной дикорастущей флоры при переносе их в условия культуры в течение жизни одного поколения многолетников и двух-трех поколений двулетников не происходит.

## ВЫВОДЫ

1. Изменение дикорастущих растений при переносе их в условия культуры происходит за счет улучшенного агрофона и отсутствия конкуренции.

2. В условиях культуры проявляется индивидуальная фенотипическая изменчивость, свойственная растениям в природной обстановке, но ее амплитуда несколько выше.

3. Метод экспериментальных посадок имеет большие перспективы для более глубокой оценки феномена изменчивости у высших растений.

## ЛИТЕРАТУРА


Благовидова М. С. Малораспространенные травянистые декоративные многолетники. М., 1958 (Всеросс. о-во содействия охране природы. Секция озеленения).

Даева О. В. Биологические особенности развития среднеазиатских видов лука в Главном ботаническом саду.— Труды Главного бот. сада, 1963, т. 9.

Зайцева З. Д. Амплитуда изменчивости морфологических признаков купальницы европейской в условиях питомника и в природной обстановке.— Экология, 1972, № 5.

Зайцева З. Д. Декоративные растения для озеленения парков и лесопарков Урала.— Проблемы ботаники на Урале. Вып. Свердл. отд. Всесоюзн. бот. о-ва, 1973, вып. 6.

Краткие итоги интродукции декоративных травянистых растений.— Труды Ин-та экологии растений и животных, Урал. фил. АН СССР, 1970, вып. 81.

Лучник З. И. Декоративные растения Горного Алтая. М., Сельхозгиз, 1951.

Мамаев С. А. О закономерностях колебания амплитуды внутривидовой изменчивости количественных признаков в популяции высших растений.— Ж. общ. биологии, 1968, т. 29, № 4.

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

Пашина Г. В. Эколого-биологические особенности некоторых дикорастущих декоративных растений белорусской флоры. Автореф. канд. дисс. Минск, 1968.

Сердюков Б. В. Декоративные травянистые растения дикорастущей флоры Кавказа. Тбилиси, «Мецниереба», 1972.

Филипченко Ю. А. Генетика мягких пшениц. М.— Л., ОГИЗ — Сельхозгиз, 1934.

Харкевич С. С. Полезные растения природной флоры Кавказа и их интродукция на Украине. Киев, «Наукова думка», 1966.

Шенников А. П. Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении.— Ж. общ. биологии, 1942, т. 3, № 5—6.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ 1975

УДК 581.15+631.527

*И. Б. МАЙОРЧИК*

# ЭНДОГЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТОПОЛЕЙ ПОДРОДА *LEUCE* И ИХ ГИБРИДОВ

Изучению индивидуальной изменчивости должно предшествовать выявление амплитуды варьирования признаков в пределах индивидуума.

Разнокачественность, неоднородность метамерных органов индивидуума названа эндогенной изменчивостью (Мамаев, 1968, 1972). В основе эндогенной изменчивости, как отмечает С. А. Мамаев, лежат две причины: во-первых, биологические особенности роста и развития данного вида, обусловливающие взаимокорреляцию органов в пределах индивидуума; во-вторых, существенное значение имеет складывающаяся микроэкологическая обстановка внутри кроны дерева, которая коренным образом влияет на функциональную деятельность организма и в том числе на размеры органов.

Я. Томанек (Tomanek, 1955) установил зависимость температурного режима от уровня кроны и экспозиции. Наиболее мягкий микроклимат складывается в нижней ее части, суровый — в южной экспозиции всех уровней кроны. В работе Я. Труханович (Truchanowicz, 1955) дана предварительная оценка эндогенной изменчивости пяти видов древесных растений. Все исследованные деревья отличаются по величине и форме листьев в трех уровнях кроны. По некоторым признакам листьев выявлена направленная изменчивость, т. е. последовательное увеличение или уменьшение размеров листьев от нижней части кроны к верхней. У *Betula oycoviensis* Bess.×*B. verrucosa* Ehrh., *Ulmus laevis* Pall., *Tilia cordata* Mill; у *Fagus silvatica* L. направленность была незначительна, и у *Quercus robur* L. она отсутствовала. Определенная направленность изменчивости некоторых признаков установлена у *Fraxinus excelsior* L. (Bartkowiak. 1969).

Целью нашей работы являлось определение амплитуды эндогенной изменчивости некоторых структурных признаков, а также выявление характера направленности изменчивости

этих признаков. Исследовали тополь белый — *Populus alba* L. (7 экз.); его южную форму тополь Болле — *P. Bolle* Lauche (5 экз.), осину — *P. tremula* L. (5 экз.) и следующие гибриды: тополь белый×тополь Болле (16 экз.), осина×тополь Болле (9 экз.), полученные Н. А. Коноваловым в 1953 г. (Коновалов, 1959).

Исследовалось 50 листьев укороченных побегов, отобранных с каждой части кроны по следующим структурным признакам: 1 — длина черешка, *мм*; 2 — длина листовой пластинки, *мм*; 3 — ширина листовой пластинки, *мм*; 4 — удаленность наиболее широкой части листовой пластинки от основания, %; 5 — изрезанность листовой пластинки, %, 6 — угол основания, *град*; 7 — угол, заключенный между главной и боковой жилкой, *град*; 8 — отношение длины листовой пластинки к длине черешка; 9 — отношение длины листовой пластинки к ее ширине. Оценку эндогенной изменчивости проводили по абсолютным значениям изучаемых признаков и значению коэффициента вариации с учетом шкалы уровней изменчивости (Мамаев, 1972).

Анализ показал, что изменчивость признаков листьев, характеризуемая коэффициентом вариации, не зависит от их местоположения в кроне. В то же время каждому индивидууму по определенному признаку свойственен «свой» уровень эндогенной изменчивости. Интересно отметить, что значение коэффициента вариации в кроне дерева является величиной более константной, чем абсолютные значения признаков, которые достоверно различаются на разных уровнях кроны (см. табл. 2). Деревья, вариация признаков которых отличается на разных уровнях кроны, распределяются следующим образом, %:

| | Менее 5% | 5—10% | Более 10% |
|---|---|---|---|
| Тополь белый . . . . . | 64 | 28 | 8 |
| Осина . . . . . | 73 | 24 | 3 |
| Тополь × тополь Болле . | 53 | 38 | 9 |
| Осина × тополь Болле . | 88 | 10 | 12 |

Поэтому для определения величины эндогенной изменчивости ($C_v$) для любого индивидуума достаточно рассмотреть выборку только с одной части кроны.

Сравнение амплитуды эндогенной изменчивости изучаемых групп растений выявило сходство лимитов варьирования и средних значений коэффициентов вариации по многим признакам. Несколько увеличилось варьирование у гибридов тополь белый×тополь Болле (табл. 1). Изменения значений признаков листьев в зависимости от уровня кроны (табл. 2) показывают, что встречаются индивидуумы, различающиеся закономерностью изменений. Характер этих изменений зави-

Таблица 1

**Эндогенная изменчивость признаков листьев**

| № признака | Тополь белый | Осина | Тополь Болле | Тополь белый × тополь Болле | Осина × тополь Болле |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 12—22 * / 17 | 15—22 / 18 | 12—19 / 15 | 11—45 / 24 | 12—23 / 17 |
| 2 | 7—16 / 13 | 10—17 / 14 | 13—17 / 15 | 12—29 / 19 | 9—16 / 13 |
| 3 | 8—20 / 15 | 10—18 / 15 | 13—21 / 14 | 12—38 / 18 | 9—19 / 16 |
| 4 | 20—33 / 26 | 13—21 / 18 | 21—31 / 23 | 17—38 / 25 | 12—22 / 16 |
| 5 | 36—55 / 47 | 17—32 / 23 | 22—47 / 35 | 20—58 / 44 | 29—47 / 35 |
| 6 | 10—18 / 14 | 7—20 / 11 | 9—12 / 11 | 11—32 / 17 | 8—15 / 12 |
| 7 | 14—20 / 17 | 17—28 / 19 | 12—15 / 15 | 13—28 / 18 | 12—20 / 15 |
| 8 | 11—17 / 14 | 9—18 / 14 | 10—12 / 11 | 10—40 / 20 | 8—28 / 14 |
| 9 | 7—15 / 11 | 6—13 / 9 | 7—10 / 9 | 10—35 / 18 | 8—13 / 10 |

* В числителе — лимиты варьирования коэффициента вариации, в знаменателе — его среднее значение, %.

сит, по-видимому, от микроэкологических изменений, условий, складывающихся в кроне. Доля особей, у которых наблюдается закономерное увеличение и уменьшение значений признака от нижней части кроны к верхней, довольно велика (40—49%).

Различия наших данных с данными С. Бартковяка и и Я. Труханович объясняются, вероятно, тем, что их исследования проведены лишь на одной особи каждого вида. Можно предполагать, что увеличение количества исследуемых моделей у того же *Quercus robur* выявит экземпляры, обладающие по некоторым показателям направленной изменчивостью.

Таким образом, различия значений признаков в кроне существенны. Коэффициент вариации является более кон-

Таблица 2

**Распределение модельных экземпляров по характеру изменений признаков в кроне**

| Признаки листьев | Последовательное увеличение размеров от нижней части кроны к верхней | Последовательное уменьшение размеров от нижней части кроны к верхней | Последовательные изменения отсутствуют | Модели, имеющие последовательное увеличение и уменьшение размеров признаков, % к общему количеству | Модели, значения признаков которых изменяются непоследовательно, % |
|---|---|---|---|---|---|
| | Количество наблюдений | | | | |
| **Тополь белый** | | | | | |
| 1 | 2 | 2 | 3 | 58 | 42 |
| 2 | 1 | — | 6 | 14 | 86 |
| 3 | 1 | 2 | 4 | 43 | 57 |
| 4 | 2 | 2 | 3 | 58 | 42 |
| 5 | 3 | 2 | 2 | 71 | 29 |
| 6 | 1 | 6 | — | 100 | — |
| 7 | 1 | 3 | 3 | 57 | 43 |
| 8 | 1 | — | 6 | 14 | 86 |
| 9 | 2 | | 5 | 28 | 72 |
| Итого | 14 | 17 | 32 | 49 | 51 |
| **Осина** | | | | | |
| 1 | — | 1 | 4 | 20 | 80 |
| 2 | — | 2 | 3 | 40 | 60 |
| 3 | — | 1 | 4 | 20 | 80 |
| 4 | — | 1 | 4 | 20 | 80 |
| 5 | 1 | 2 | 2 | 60 | 40 |
| 6 | — | 1 | 4 | 20 | 80 |
| 7 | — | 3 | 2 | 60 | 40 |
| 8 | 1 | 1 | 3 | 40 | 60 |
| 9 | 1 | 3 | 1 | 80 | 20 |
| Итого | 3 | 16 | 26 | 40 | 60 |
| **Тополь белый × тополь Болле** | | | | | |
| 1 | 5 | 3 | 8 | 50 | 50 |
| 2 | 3 | 2 | 11 | 31 | 69 |
| 3 | 4 | 3 | 9 | 44 | 56 |
| 4 | 4 | 3 | 9 | 44 | 56 |
| 5 | 4 | 1 | 11 | 31 | 69 |
| 6 | 5 | 3 | 8 | 50 | 50 |
| 7 | 6 | 2 | 8 | 50 | 50 |
| 8 | 1 | 5 | 10 | 37 | 63 |
| 9 | 3 | 5 | 8 | 50 | 50 |
| Итого | 35 | 27 | 82 | 43 | 57 |

*окончание таблицы*

| Признаки листьев | Последовательное увеличение размеров от нижней части кроны к верхней | Последовательное уменьшение размеров от нижней части кроны к верхней | Последовательные изменения отсутствуют | Модели, имеющие последовательное увеличение и уменьшение размеров признаков, % к общему количеству | Модели, значения признаков которых изменяются непоследовательно, % |
|---|---|---|---|---|---|
| | Количество наблюдений | | | | |
| Осина × тополь Болле | | | | | |
| 1 | 1 | 4 | 4 | 56 | 44 |
| 2 | 1 | 3 | 5 | 44 | 56 |
| 3 | — | 3 | 6 | 33 | 67 |
| 4 | 3 | — | 6 | 33 | 67 |
| 5 | 2 | 4 | 3 | 67 | 33 |
| 6 | — | 3 | 6 | 33 | 67 |
| 7 | 1 | 3 | 5 | 44 | 56 |
| 8 | 2 | 3 | 4 | 56 | 44 |
| 9 | 2 | 2 | 5 | 44 | 56 |
| Итого | 12 | 25 | 44 | 46 | 54 |

стантным показателем и в некоторых случаях может характеризовать индивидуум не менее полно, чем абсолютные значения признаков. Для характеристики величины эндогенной изменчивости достаточно, как уже отмечалось, анализа выборки с одной части кроны.

Варьирование признаков проявляет признакоспецифичный характер. Направленность изменений признаков зависит прежде всего от исследуемого индивидуума.

## ЛИТЕРАТУРА


Коновалов Н. А. Уральские пирамидальные тополя.— Труды Урал. фил. АН СССР, Свердловск, 1959.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. 1. 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. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., «Наука», 1972.

Bartkowiak S. Zmienosé cech liści na trzech poziomach korony jesionu wyniosłego (*Fraxinus excelsior* L.) — Arboretum Kornjekie, 1969, Roczn. 14.

Tomanek J. Mikroklimatyczne róznice temperatur powietrza w koronie drzewa. Rocznik Sekc. Dendr., 1955, P.T.B. X.

Truchanowicz J. Róznice w ksztalcie liści drzew z dolnej, środkowej i gornej czesci korony. Там же.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ 1975

УДК 581.5+581.9

*В. Н. КОРАБЛЕВ, Л. Т. ФЕДОТОВА,*
*В. И. ШАБУРОВ, В. А. ШИМКЕВИЧ*

# РОСТ ЕЛИ РАЗЛИЧНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В СЕМИЛЕТНИХ КУЛЬТУРАХ В ПЕРМСКОМ ЛЕСХОЗЕ

Необходимость использования семян хвойных лесных пород из отдаленных природно-географических районов неизбежно возникает в связи со все возрастающими объемами лесовосстановительных работ и недостаточностью семеношения местных лесных насаждений. В пределах Урала такие ситуации особенно характерны для Пермской и Курганской областей, где недостаток семян хвойных пород ощущается почти ежегодно. Количество семян инорайонного происхождения, используемых для производственных нужд, обычно исчисляется сотнями килограммов в год, достигая иногда нескольких тонн.

Перемещение семян лесных пород должно, безусловно осуществляться на основе учета географической изменчивости их наследственных свойств. Одним из ведущих методов изучения географической изменчивости наследственных свойств лесных пород, как известно, являются географические культуры. В настоящее время (Чеботарев, 1972) в нашей стране намечена широкая программа создания государственной сети географических культур всех основных лесообразующих пород, направленная на разработку лесосеменного районирования. Значительное место в этой программе отводится видам ели, географическая изменчивость которых на территории СССР изучена крайне слабо. В отечественной литературе имеются лишь немногочисленные сведения, касающиеся в основном изменчивости морфологических признаков в связи с систематикой этого рода (Гаврись, 1938; Данилов, 1943; Голубец, 1960; Бакшаева, 1962; Мамаев, Некрасов, 1968; Березин, 1969; Правдин, Коропачинский, 1969; Правдин, 1972, и др.). Только в самое последнее время стали появляться еди-

Таблица 1

**Характеристика материнских насаждений и качество семян ели, использованных для географических культур**

| № образца | Происхождение семян | Лесоводственно-таксационная характеристика насаждений | | | | | Качество семян | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Состав | Класс бонитета | Тип леса | Возраст, лет | Полнота | Абсолютная всхожесть, % | Вес 1000 семян, г |
| 1 | Карельская АССР, Сортавальский лесхоз, Элеваторское лесничество . . . . . | 10Е | III | Ельник-черничник | 50 | 0,8 | 96 | 5,82 |
| 2 | Латвийская ССР, Добельский лесхоз . . | 8Е2С | II | Ельник-зеленомошник | 80 | 0,7 | 90 | 6,40 |
| 3 | Эстонская ССР, Вырусский лесхоз, Сымерпалусское лесничество . . . . . | 10Е | III | Ельник-черничник | 80 | 0,8 | 70 | 6,26 |
| 4 | Литовская ССР, Тракайский лесхоз, Онушское лесничество . . . . . | 10Е+С, Б | I | То же | 100 | 0,7 | 47 | 4,60 |
| 5 | Ленинградская область, Гатчинский лесхоз, Рылеевское лесничество . . . . . | 10Е | III | » | 90 | 0,5 | 98 | 6,56 |
| 6 | Псковская область, Псковский лесхоз, Ручьевское лесничество . . . . . | 9Е1Б | I | Ельник-кисличник | 80 | 0,6 | 69 | 5,84 |
| 7 | Витебская область, Поставский лесхоз, Лыптуйское лесничество . . . . . | 8Е20с | II | Ельник мшистый | 80 | 0,6 | 76 | 5,86 |
| 8 | Гродненская область, Слонимский лесхоз, Поречское лесничество . . . . . | 6Е4С | III | Ельник-черничник | 80 | 0,6 | 66 | 4,67 |

Продолжение табл. 1

| № образца | Происхождение семян | Лесоводственно-таксационная характеристика насаждений | | | | | Качество семян | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Состав | Класс бонитета | Тип леса | Возраст, лет | Полнота | Абсолютная всхожесть, % | Вес 1000 семян, г |
| 9 | Брестская область, Ганцевичский лесхоз, Круговичское лесничество . . . . . | 10Е | I | Суборь свежая сложная ($С_2$) | 90 | 0,7 | 55 | 5,12 |
| 9а | Брестская область, Ляховский лесхоз, Медведичское лесничество . . . . . | 10Е | II | Ельник-зеленомошник | 80 | 0,6 | 50 | 4,95 |
| 10 | Тернопольская область, Кременецкий лесхоз, Суражское лесничество . . . . . | 10Е+С | $I^а$ | Дубрава влажная ($Д_3$) | 80 | 0,7 | 80 | 5,79 |
| 11 | Новгородская область, Молвотицкий лесхоз, Маревское лесничество . . . . . | 8Е2С | II | Ельник-зеленомошник | 80 | 0,7 | 90 | 6,40 |
| 12 | Калининская область, Торопецкий лесхоз, Озерецкое лесничество . . . . . | 8Е1Б10с | II | Ельник-черничник | 90 | 0,6 | 82 | 6,27 |
| 13 | Марийская АССР, Сернурский лесхоз, Косолаповское лесничество . . . . . | 10Еед. С | I | Ельник-кисличник | 100 | 0,6 | 98 | 5,20 |
| 14 | Татарская АССР, Зеленодольский лесхоз, Апшинское лесничество . . . . . | 5Е1С40с | I | Ельник-липняковый | 100 | 0,6 | 92 | 4,87 |
| 15 | Удмуртская АССР, Балезинский лесхоз, Бобровское лесничество . . . . . | 7Е1П2Б | III | Ельник-кисличник | 100 | 0,7 | 97 | 5,20 |
| 16 | Коми АССР, Усть-Вымский лесхоз, Романовское лесничество . . . . . | 9Е1Б | IV | Ельник-черничник | 100 | 0,6 | 82 | 5,52 |
| 17 | Пермская область, Пермский лесхоз, Мотовилихинское лесничество . . . . . | 6Е2Б20с | III | Ельник-липняковый | 100 | 0,6 | 89 | 5,61 |

ничные публикации по географическим культурам ели (Вишняков, 1969; Коробко, 1969; Вересин, Иванов, 1970).

В настоящей статье излагаются результаты сравнительного изучения роста ели разного географического происхождения в семилетних культурах в Пермском лесхозе, расположенном в южнотаежной подзоне Уфимско-Камской приуральской провинции (Колесников, Шиманюк, 1969). Это первый на Урале опыт географических культур ели, который заложен в 1968 г. на территории Мотовилихинского лесничества названного лесхоза (квартал 44, выдел 3а). На площади 5,3 *га* высажено трехлетними сеянцами, выращенными в питомнике того же лесничества, 17 образцов ели обыкновенной и сибирской, происходящих из различных районов лесной зоны европейской части СССР (табл. 1, рис. 1).

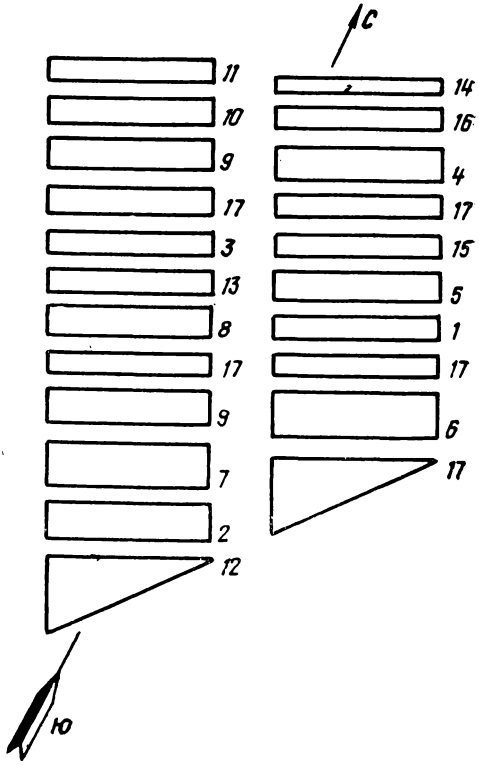



Рис. 1. Схема размещения ели в географических культурах Пермского лесхоза (номера образцов соответствуют табл. 1). Масштаб 1 : 2000

Семена, использованные для создания географических культур, заготовлены в январе — марте 1964 г. в спелых насаждениях разнообразных типов леса и различной продуктивности (от $I^а$ до IV классов бонитета). В частности, семена ели из Тернопольской, Брестской, Псковской областей, Литовской ССР, Татарской и Марийской АССР заготовлены в насаждениях I и $I^а$ бонитетов; семена из Коми АССР — в насаждении IV бонитета. Имеются некоторые различия и по качеству семян.

Категория лесокультурной площади — старая пашня, использовавшаяся под выпас скота. Рельеф участка — пологий (1—3°), склон северо-западной экспозиции. Почва дерново-сильноподзолистая, в пределах участка сравнительно одно-

родна. Почвенные обследования проведены Пермской почвенно-химической производственной лабораторией.

Почвенный профиль (средний по пяти разрезам):

$A_0$ 0—2 *см*. Дернина темно-серая слаборазложившаяся.

$A_1$ 2—9 *см*. Свежий темно-серый комковато-порошистый с обилием живых корней травянистых растений, среднесуглинистый. Переход резкий.

$A_2$ 9—27 *см*. Свежий интенсивно-белесый, мучнистый, плотноватый с обилием мелких ржаво-бурых пятен, встречаются кусочки угля, по всему горизонту живые корни травянистых растений, среднесуглинистый. Переход сильно растянутый.

$A_2 — B_1$ 27—42 *см*. Свежий светло-коричневый с обильной белесой присыпкой, ореховатый, плотный, с обилием ржаво-бурых и черных точек окислов марганца, встречаются живые корни травянистых растений, среднесуглинистый. Переход постепенный, языками.

$B_1$ 42—68 *см*. Свежий коричневый с обильной присыпкой, ореховатый, плотный, встречаются живые корни травянистых растений и черные точки окислов марганца, среднесуглинистый. Переход постепенный.

$B_2$ 68—100 *см*. Свежий коричнево-бурый со слабой белесой присыпкой, ореховато-призматический, плотноватый, встречаются корни травянистых растений, тяжелосуглинистый.

С 100 *см* и глубже. Тяжелый суглинок

По химическому составу (табл. 2) почва на участке в зоне деятельности корней семилетних саженцев ели характеризуется сильно кислой реакцией почвенного раствора, незначительным содержанием гумуса, низкой степенью насыщенности основаниями.

Размещение растений в культурах рядовое с расстояниями в ряду и между рядами соответственно 1,5 и 5 *м*. В каждом варианте учитывалось по три ряда (два крайних и средний) с общим количеством исследуемых растений 140—160. У каждого растения измеряли высоту, прирост за последние четыре года, диаметр ствола у шейки корня, диаметр кроны (табл. 3, 4).

Таблица 2

**Химическая характеристика почвы на участке географических культур ели в зоне деятельности корней (среднее по трем разрезам)**

| Показатель | По горизонтам | | | | В среднем по зоне |
|---|---|---|---|---|---|
| | $A_1$ | $A_2'$ | $A_2''$ | $B_1$ | |
| Содержание гумуса, % . . . . . | 1,81 | 1,58 | 1,43 | 0,31 | 1,28 |
| Подвижные элементы, *мг* на 100 *г* почвы: | | | | | |
| $P_2O_5$ . . . . . | 7,50 | 6,67 | 7,08 | 15,33 | 9,16 |
| $K_2O$ . . . . . | 16,1 | 10,1 | 6,1 | 10,9 | 10,78 |
| Кислотность почвенного раствора | 3,85 | 3,83 | 3,81 | 3,89 | 3,85 |
| Гидролитическая кислотность, *мг·экв* на 100 *г* почвы . . . . | 7,37 | 7,37 | 7,13 | 5,13 | 6,76 |
| Сумма поглощенных оснований, *мг·экв* на 100 *г* почвы . . . . | 7,96 | 6,75 | 6,16 | 11,47 | 8,72 |
| Степень насыщенности основаниями, % . . . . . | 52,3 | 47,7 | 46,0 | 73,7 | 54,9 |

Табличные значения критерия Стьюдента при уровнях значимости 5; 1; 0,1% равны соответственно 1,98; 2,62; 3,37.

Как видно из приведенных данных, достоверные преимущества на любом уровне значимости по сравнению с елью местного происхождения на данном возрастном этапе показали образцы ели обыкновенной из крайних западных областей европейской части СССР — Брестской, Гродненской, Тернопольской, Витебской, Новгородской, а также Эстонской ССР и Татарской АССР. Преимущество в росте по высоте и диаметру указанных образцов по сравнению с местными в возрасте 7 лет превышает 15% (рис. 2), достигая в отдельных случаях 25—28% по высоте (образцы из Гродненской и Брестской обл.) и 20—28% по диаметру (образцы из Тернопольской, Брестской и Новгородской обл.).

Наибольшему росту по высоте и диаметру у ели соответствуют наибольшие значения ширины кроны (табл. 5).

Ель из Карельской АССР, наоборот существенно отстает в росте по сравнению с елью местного происхождения (на 17% по высоте и на 23% по диаметру). Этот образец отличается также самыми малыми размерами кроны — средний поперечник кроны у него на 17% меньше, чем у местной ели. Слабое соответствие условий новой среды наследственным особенностям интродуцента нашло отражение и в наиболее высокой вариабельности высоты и диаметра у растений карельского происхождения.

Таблица 3

**Высота 7-летних растений ели различного географического происхождения**

| № образца | Происхождение семян (область, республика) | Средняя высота, *см* $M \pm m$ | Крайние значения, *см* | *C*, % | Знак и величина отклонения от высоты местной ели, *см* | Коэффициент достоверности различия *t* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Карельская . . . . . | 37,1±1,43 | 18—63 | 48 | —7,7 | 4,6 |
| 2 | Латвийская . . . . . | 44,0±1,20 | 15—98 | 31 | +0,1 | — |
| 3 | Эстонская . . . . . | 52,5±0,98 | 28—84 | 23 | +7,7 | 6,0 |
| 4 | Литовская . . . . . | 53,9±1,02 | 15—92 | 26 | +9,1 | 7,0 |
| 5 | Ленинградская . . . | 41,9±0,78 | 24—69 | 23 | —2,9 | 1,5 |
| 6 | Псковская . . . . . | 42,9±1,08 | 19—67 | 31 | —1,9 | 1,4 |
| 7 | Витебская . . . . . | 52,7±1,06 | 26—92 | 26 | +7,9 | 5,9 |
| 8 | Гродненская . . . . | 55,8±1,18 | 24—65 | 28 | +11,0 | 7,4 |
| 9 | Брестская . . . . . | 57,5±1,24 | 25—100 | 26 | +12,7 | 8,5 |
| 10 | Тернопольская . . . | 54,3±0,80 | 25—100 | 19 | +9,5 | 8,3 |
| 11 | Новгородская . . . . | 54,6±1,18 | 18—85 | 27 | +9,8 | 6,6 |
| 12 | Калининская . . . . | 40,2±0,84 | 19—68 | 25 | —4,6 | 4,5 |
| 13 | Марийская . . . . . | 49,1±1,08 | 24—88 | 28 | +4,3 | 3,2 |
| 14 | Татарская . . . . . | 52,2±1,52 | 28—80 | 24 | +7,4 | 4,3 |
| 15 | Удмуртская . . . . . | 42,2±0,87 | 16—70 | 25 | —2,6 | 2,2 |
| 16 | Коми . . . . . | 47,7±0,83 | 25—78 | 22 | +2,9 | 2,5 |
| 17 | Пермская . . . . . | 44,8±0,83 | 18—77 | 26 | — | — |

Таблица 4

**Диаметр ствола 7-летних растений ели различного географического происхождения**

| № образца | Происхождение семян (область, республика) | Средний диаметр ствола у шейки корня, *мм* $M \pm m$ | Крайние значения, *мм* | *C*, % | Знак и величина отклонения от диаметра местной ели, *мм* | Коэффициент достоверности различия *t* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Карельская . . . . . | 8,5±0,20 | 4,0—20,0 | 29 | —2,6 | 10,8 |
| 2 | Латвийская . . . . . | 10,9±0,27 | 3,0—20,0 | 29 | —0,2 | 0,7 |
| 3 | Эстонская . . . . . | 12,8±0,21 | 6,0—22,0 | 20 | +1,7 | 7,1 |
| 4 | Литовская . . . . . | 11,6±0,22 | 5,5—19,0 | 23 | +0,5 | 1,7 |
| 5 | Ленинградская . . . | 11,3±0,20 | 5,0—18,0 | 22 | +0,2 | 0,7 |
| 6 | Псковская . . . . . | 10,2±0,16 | 6,0—17,0 | 19 | —0,9 | 4,1 |
| 7 | Витебская . . . . . | 12,2±0,27 | 5,0—23,0 | 29 | +1,1 | 3,7 |
| 8 | Гродненская . . . . | 12,5±0,25 | 5,0—24,0 | 25 | +1,4 | 5,0 |
| 9 | Брестская . . . . . | 13,3±0,26 | 5,0—22,0 | 23 | +2,2 | 7,4 |
| 10 | Тернопольская . . . | 14,2±0,31 | 4,0—22,5 | 28 | +3,1 | 8,9 |
| 11 | Новгородская . . . . | 13,3±0,27 | 4,5—29,5 | 25 | +2,2 | 7,4 |
| 12 | Калининская . . . . | 9,4±0,18 | 4,0—15,0 | 23 | —1,7 | 7,7 |
| 13 | Марийская . . . . . | 11,5±0,22 | 5,0—22,0 | 24 | +0,4 | 1,5 |
| 14 | Татарская . . . . . | 12,8±0,35 | 6,5—21,5 | 22 | +1,7 | 4,6 |
| 15 | Удмуртская . . . . . | 10,7±0,18 | 5,0—21,0 | 21 | —0,4 | 1,7 |
| 16 | Коми . . . . . | 11,1±0,18 | 6,0—18,0 | 20 | 0 | — |
| 17 | Пермская . . . . . | 11,1±0,15 | 6,0—18,0 | 20 | — | — |

Таблица 5

**Диаметр кроны 7-летних растений ели различного географического происхождения**

| № образца | Происхождение семян (область, республика) | Средний диаметр кроны, *см* | Знак и величина отклонения по сравнению с диаметром кроны местной ели, *см* | Коэффициент достоверности различия *t* |
|---|---|---|---|---|
| 1 | Карельская . . . . . | 26,1 | —5,3 | 6,5 |
| 2 | Латвийская . . . . . | 32,5 | +1,1 | 0,9 |
| 3 | Эстонская . . . . . | 43,1 | +11,7 | 12,1 |
| 4 | Литовская . . . . . | 41,6 | +10,2 | 11,0 |
| 5 | Ленинградская . . . . | 32,3 | +0,9 | 1,0 |
| 6 | Псковская . . . . . | 34,0 | +2,6 | 3,2 |
| 7 | Витебская . . . . . | 42,0 | +11,0 | 11,0 |
| 8 | Гродненская . . . . . | 39,6 | +8,2 | 8,1 |
| 9 | Брестская . . . . . | 47,0 | +15,6 | 13,4 |
| 10 | Тернопольская . . . . | 42,1 | +10,7 | 11,0 |
| 11 | Новгородская . . . . | 42,0 | +10,6 | 9,8 |
| 12 | Калининская . . . . . | 32,3 | +0,9 | 1,0 |
| 13 | Марийская . . . . . | 39,3 | +7,9 | 7,8 |
| 14 | Татарская . . . . . | 37,5 | +6,1 | 4,4 |
| 15 | Удмуртская . . . . . | 34,3 | +2,9 | 3,5 |
| 16 | Коми . . . . . | 32,7 | +1,3 | 1,5 |
| 17 | Пермская . . . . . | 31,4 | — | — |

Отстает в росте по высоте и диаметру также ель из Калининской области, хотя семена этого образца заготовлены в высокобонитетном (II класса) древостое ельника-черничника. Тенденции замедленного роста наблюдаются у елей из Ленинградской, Псковской областей и Удмуртской АССР.

Все это говорит о том, что пониженная энергия роста свойственна ели, происходящей из северо-западных районов европейской части СССР, при перемещении на значительное (порядка 3—4° и более) расстояние к югу. И это неслучайно. Подобные результаты получены при анализе 10-летних географических культур ели в Воронежской области (Вересин, Иванов, 1970), где ель из Карельской физико-географической провинции имела чрезвычайно высокий отпад образцов и самый слабый рост. Наилучшие результаты здесь, так же как и в наших опытах, показали образцы из Полесской и Прибалтийской провинции. В двухлетних географических посевах ели в условиях Северного Тянь-Шаня на высоте 1500—2000 *м* над ур. м. (Коробко, 1969) ель, происходящая из северных районов (Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская, Вологодская, Кировская Пермская обл.), отличалась также слабым ростом, в то время как образцы из Украины и Прибалтики имели наивысшие показатели роста.

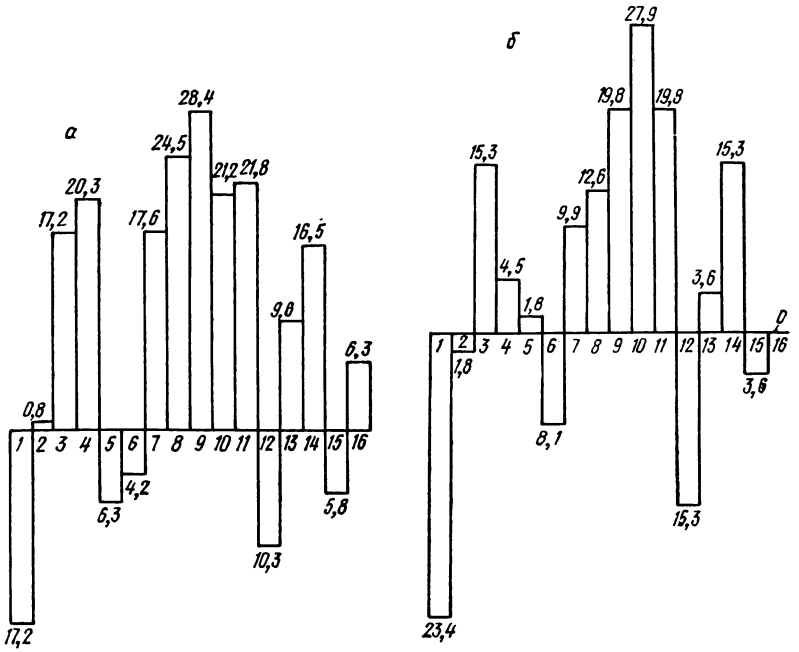



Рис. 2. Сравнительный рост по высоте (*а*) и по диаметру (*б*) семилетних растений ели различного географического происхождения (в % к местной ели; цифры вдоль прямой линии соответствуют номерам образцов).

Следует подчеркнуть, что отмеченные закономерности роста при перемещении на юг свойственны не только ели, но и сосне. По данным И. Н. Патлай (1963), продуктивность сосновых культур на Украине к 30—35 годам из семян северного происхождения (Карельская АССР, Архангельская обл.) была в 10 и более раз меньше продуктивности одновозрастных культур из семян брянского и воронежского происхождения. Исследованиями Е. Г. Орленко (1971) установлено, что при перемещении с севера на юг сосна в четырехлетних культурах снижает средний годичный прирост более чем на 10 *см*.

Можно предположить, что с увеличением различия в росте северных экотипов по сравнению с местной елью будут еще более значительными. Об этом свидетельствует четкое увеличение различий между годичными приростами елей карельского и местного происхождения за последние четыре года (табл. 6, рис. 3). Сравнительный анализ динамики годичных приростов за этот же период у быстрорастущих образцов ели показал, что, начиная с шестилетнего возраста, наметилась

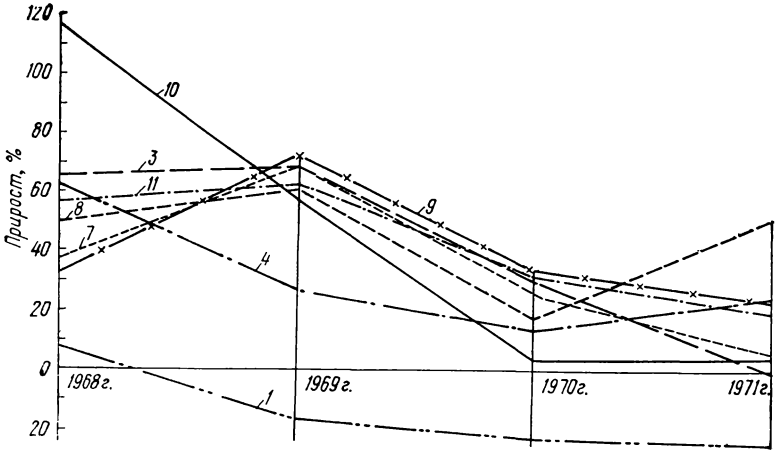



Рис. 3. Динамика приростов у растений ели различного географического происхождения (цифры на кривых — номера образцов).

явная тенденция к уменьшению различий между годичными приростами инорайонных образцов ели, с одной стороны, и елью местного происхождения — с другой, хотя абсолютная величина приростов у некоторых образцов остается в это время еще достоверно более высокой по сравнению с местной елью. Этот процесс идет в направлении постепенного усиления темпов роста местной ели при ослаблении роста интродуцентов.

Следовательно, вывод о преимуществе роста ели европейской, происходящей из крайних западных районов европейской части СССР (Прибалтийская, Полесская, Западно-Украинская физико-географические провинции), в условиях Пермской области по сравнению с елью сибирской местного происхождения действителен пока только для данного возраста и не может быть распространен на дальнейший период.

По наблюдениям Г. И. Зайкова (1964), более медленный рост ели сибирской по сравнению с елью европейской в условиях Сибири и Северного Казахстана имеет место только до определенного возраста.

К 42 годам ель сибирская сравнивается по высоте с елью европейской и далее растет быстрее ее, а в росте по диаметру ель сибирская начинает превосходить ель европейскую уже с 20-летнего возраста с последующим увеличением различий в темпах роста.

Таблица 6

**Приросты по высоте у растений ели различного географического происхождения**

| № образца | Происхождение семян (область, республика) | 1968 г. | | | 1969 г. | | | 1970 г. | | | 1971 г. | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Средний годичный прирост, *см* | Знак и величина отклонения от контроля, *см* | Коэффициент достоверности различия *t* | Средний годичный прирост, *см* | Знак и величина отклонения от контроля, *см* | Коэффициент достоверности различия *t* | Средний годичный прирост, *см* | Знак и величина отклонения от контроля, *см* | Коэффициент достоверности различия *t* | Средний годичный прирост, *см* | Знак и величина отклонения от контроля, *см* | Коэффициент достоверности различия *t* |
| 1 | Карельская | 4,4±0,15 | +0,3 | 1,4 | 5,2±0,22 | —1,0 | 3,0 | 8,7±0,30 | —2,5 | 6,3 | 10,2±0,35 | —3,2 | 5,6 |
| 2 | Латвийская | 6,3±0,27 | +2,2 | 7,1 | 8,5±0,31 | +2,3 | 5,9 | 11,0±0,28 | —0,2 | 0,6 | 12,4±0,60 | —1,0 | 1,3 |
| 3 | Эстонская | 7,2±0,21 | +3,1 | 11,9 | 10,4±0,30 | +4,2 | 10,8 | 14,5±0,36 | +3,3 | 7,5 | 13,1±0,48 | —0,3 | 0,5 |
| 4 | Литовская | 6,6±0,29 | +2,5 | 7,6 | 7,8±0,34 | +1,6 | 3,9 | 12,6±0,44 | +1,4 | 2,7 | 16,7±0,65 | +3,3 | 4,2 |
| 5 | Ленинградская | 4,0±0,12 | —0,1 | 0,5 | 6,2±0,20 | — | — | 9,6±0,37 | —1,6 | 3,5 | 11,5±0,41 | —1,9 | 3,1 |
| 6 | Псковская | 5,0±0,19 | +0,9 | 3,6 | 5,8±0,23 | —0,4 | 1,2 | 10,8±0,32 | —0,4 | 0,9 | 13,2±0,50 | —0,2 | — |
| 7 | Витебская | 5,6±0,17 | +1,5 | 6,5 | 10,4±0,33 | +4,2 | 10,2 | 14,2±0,37 | +3,0 | 6,5 | 14,3±0,56 | +0,9 | 1,3 |
| 8 | Гродненская | 6,1±0,19 | +2,0 | 8,1 | 10,0±0,34 | +3,8 | 9,3 | 13,2±0,33 | +2,0 | 4,7 | 20,2±0,50 | +6,8 | 10,0 |
| 9 | Брестская | 5,4±0,20 | +1,3 | 5,1 | 10,5±0,39 | +4,3 | 9,3 | 15,0±0,43 | +3,8 | 7,5 | 16,5±0,53 | +3,1 | 4,4 |
| 10 | Тернопольская | 8,9±0,29 | +4,8 | 14,6 | 9,4±0,34 | +3,2 | 10,3 | 11,5±0,32 | +0,3 | 0,7 | 14,0±0,50 | +0,6 | 0,9 |
| 11 | Новгородская | 6,4±0,24 | +2,3 | 8,0 | 10,1±0,39 | +3,9 | 8,5 | 14,7±0,43 | +3,5 | 6,9 | 16,0±0,55 | +2,6 | 3,7 |
| 12 | Калининская | 5,5±0,18 | +1,4 | 5,8 | 6,8±0,26 | +0,6 | 1,7 | 10,2±0,31 | —1,0 | 2,4 | 11,1±0,41 | +2,3 | 3,8 |
| 13 | Марийская | 5,1±0,16 | +1,0 | 4,4 | 9,5±0,36 | +4,3 | 9,8 | 13,4±0,32 | +2,2 | 5,2 | 13,2±0,46 | —0,2 | — |
| 14 | Татарская | 6,1±0,37 | +2,0 | 5,0 | 7,9±0,45 | +1,7 | 3,3 | 11,4±0,54 | +0,2 | 0,3 | 16,7±0,89 | +3,3 | 3,3 |
| 15 | Удмуртская | 4,8±0,20 | +0,7 | 2,7 | 6,1±0,30 | —0,1 | 0,3 | 9,4±0,32 | —1,8 | 4,3 | 8,6±0,35 | —4,8 | 8,4 |
| 16 | Коми | 5,3±0,24 | +1,2 | 4,8 | 7,4±0,27 | +1,2 | 3,3 | 11,7±0,30 | +0,5 | 1,3 | 14,4±0,42 | +1,0 | 1,6 |
| 17 | Пермская (контроль) | 4,1±0,16 | — | — | 6,2±0,24 | — | — | 11,2±0,27 | — | — | 13,4±0,46 | — | — |

## ВЫВОДЫ

1. Наилучшим ростом по высоте и диаметру в семилетнем возрасте в условиях Пермского лесхоза (южнотаежная подзона Уфимско-Камской приуральской провинции) отличаются образцы ели, происходящие из крайних западных областей европейской части СССР. Однако к этому возрасту у них проявляется четкая тенденция постепенного снижения темпов роста относительно роста местной ели.

2. Делать обобщающие выводы о сравнительном росте экотипов ели разного географического происхождения и разрабатывать практические рекомендации по районированию использования семян на основе изучения молодых (по крайней мере до 20 лет) культур преждевременно. Особенно это относится к интродуцентам, растущим в раннем возрасте быстрее местной ели.

Некоторое исключение составляют экотипы северного происхождения (Карельская АССР, Ленинградская и Архангельская обл.), перемещение семян которых к югу на расстояние 300 *км* и более существенно отражается на ослаблении их роста, что подтверждено многочисленными исследованиями на различных видах древесных пород. Перемещение семян ели из северотаежной в южнотаежную подзону и далее на юг следует считать практически нецелесообразным.

## ЛИТЕРАТУРА


Бакшаева В. Н. Изменчивость видов ели в Карелии.— Вопросы лесоведения и лесной энтомологии. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1962.

Березин Э. Л. Об изменчивости и систематике елей Казахстана и Средней Азии в связи с задачами селекции.— Лесная селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. Алма-Ата, «Наука», 1969.

Вересин М. М., Иванов С. М. Экотипы ели обыкновенной в географических культурах Воронежского лесхоза.— Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, «Карелия», 1970.

Вишняков Ю. Е. Географические культуры ели обыкновенной в условиях пихтовой зоны Казахстанского Алтая.— Лесная селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. Алма-Ата, «Наука», 1969.

Гаврись В. П. Многоформенность хвойных пород и практическое использование ценных форм сосны и ели.— Лесное хоз-во, 1938, № 1.

Голубец М. А. Два подвида *Picea excelsa* Link и вопрос об их ареалах.— Бот. ж., 1960, № 5.

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

Зайков Г. И. Сравнительная характеристика лесоводственных свойств елей сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и европейской (*Picea excelsa* Link.) в культурах лесостепей и степной зон Омской области и Северного Казахстана.— Труды Омского с.-х. ин-та, 1964, вып. 54.

Колесников Б. П., Шиманюк А. П. Леса Пермской области.— Леса СССР, т. 4, М., «Наука», 1969.

Коробко П. В. Влияние происхождения семян на рост сеянцев ели обыкновенной в условиях Северного Тянь-Шаня.— Лесная селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. Алма-Ата, «Наука», 1969.

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.

Орленко Е. Г. Влияние географического происхождения семян сосны обыкновенной на рост культур.— Сборник научных работ Белорусского науч.-исслед. ин-та лесного х-ва, 1971, вып. 20.

Патлай И. Н. Влияние географического происхождения семян на рост и стойкость сосны в культурах левобережной лесостепи УССР.— Вісник сільскогоспод. науки, 1963, № 12.

Правдин Л. Ф. Закономерности внутривидовой изменчивости сосны (*Pinus* L.) и ели (*Picea* A. Dietr.).— Доклады по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. Пушкино, 1972.

Правдин Л. Ф., Коропачинский И. Ю. Изменчивость ели (*Picea abies* (L.) Karst.) на территории Евразии.— Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, «Наука», 1969.

Чеботарёв И. Н. Организация лесного семеноводства в СССР.— Там же.

## СОДЕРЖАНИЕ

С. А. Мамаев. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений . . . . . 3

А. К. Махнев. Закономерности изменчивости и особенности внутривидовой структуры у берез секции Albae на Урале в связи с широтной зональностью. . . . . 15

Ю. Ф. Рождественский. Варьирование размеров клеточных структур в процессе развития мужского гаметофита сосны обыкновенной . . . . . 92

Л. А. Семкина. Дифференциация потомства вариаций барбариса обыкновенного, различающихся по окраске листьев . . 101

А. К. Махнев. Влияние происхождения пыльцы на качество семян в опытах по гибридизации берез . . . . . 106

С. А. Мамаев, Н. М. Чуйко. Индивидуальная изменчивость признаков листьев у дикорастущих видов костяники . . 114

З. Д. Зайцева. Индивидуальная изменчивость дикорастущих растений при введении их в культуру на Урале . . . . . 119

И. Б. Майорчик. Эндогенная изменчивость тополей подрода *Leuce* и их гибридов . . . . . 127

В. Н. Кораблев, Л. Т. Федотова, В. И. Шабуров, В. А. Шимкевич. Рост ели различного географического происхождения в семилетних культурах в Пермском лесхозе . . 132

УДК 581.15+581.5

**Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений. Мамаев С. А. «Закономерности индивидуальной и эколого-географической изменчивости растений».** Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Сформулировано шесть основных принципов методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений — изучение популяционной структуры вида, оценка отдельных форм изменчивости, последовательность изучения разных форм, оценка по признакам различных групп, установление амплитуды изменчивости признаков и ее закономерностей, выявление внутривидовых систематических единиц на основе исследования коррелятивных связей. Охарактеризовано значение каждого принципа, современное состояние изученности методологических подходов.

Библ. 14 назв.

УДК 581.15+582.4+581.5+581.9

**Закономерности изменчивости и особенности внутривидовой структуры у берез секции Albae на Урале в связи с широтной зональностью. Махнев А. К. «Закономерности индивидуальной и эколого-географической изменчивости древесных растений».** Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Показано, что два широко распространенных на Урале вида березы: бородавчатая (*Betula verrucosa* Ehrh.) и пушистая (*B. pubescens* Ehrh.) представлены в Предуралье и Зауралье рядом групп популяций, неравноценных в таксономическом отношении. Каждая из групп приурочена к одной из основных зон (тундре, тайге, степи), а в горной части замещается экотипами. Степень обособления последних от равнинных популяций зависит в первую очередь от мощности горного массива. Изучаемые виды имеют отличия по объему и границам слагающих из экотипов и групп популяций. У березы пушистой рубеж между западно-сибирскими и восточно-европейскими расами проходит западнее, чем у березы бородавчатой, и не совпадает с физико-географическими границами Горной страны.

Для всех экотипов и групп популяций характерны в основном одни и те же или близкие вариации по форме и размерам листьев и генеративных органов, что свидетельствует наряду с дифференциацией о целостности структуры видов. В этой связи возведение отдельных редких форм, обычно недостаточно репрезентативных, в ранг вида не обосновано. Наличие определенной специфики в структуре разных групп популяций и экотипов указывает на тесную связь формообразовательного процесса с особенностями природно-климатических условий отдельных частей и зон Урала.

Таблиц 9. Илл. 18. Библ. 55 назв.

УДК 581.5+581.84

**Варьирование размеров клеточных структур в процессе развития мужского гаметофита сосны обыкновенной. Рождественский Ю. Ф. «Закономерности индивидуальной и эколого-географической изменчивости растений».** Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Рассматривается индивидуальная изменчивость размеров спорогенных клеток сосны обыкновенной в течение периода их формирования на трех различающихся по условиям внешней среды участках.

Таблиц 9. Библ. 16 назв.

УДК 581.5+581.15

**Дифференциация потомства вариаций барбариса обыкновенного, различающихся по окраске листьев. Семкина Л. А. «Закономерности**

**индивидуальной и эколого-географической изменчивости древесных растений».** Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Показана дифференциация потомства растений барбариса обыкновенного по окраске листьев, характеру роста и развития сеянцев. В результате совместного произрастания краснолистных и зеленолистных растений получены полусибсы, среди которых от зеленолистных растений имеется 19% краснолистных и от пурпурнолистной формы 45,6%. Отмечается наличие «карликовых» и очень крупных (гетерозисных) особей. Найдено, что прирост однолетних и двулетних сеянцев барбариса обыкновенного не зависит от окраски листьев. Отмечается преимущество трехлетних зеленолистных сеянцев по сумме прироста.

Таблиц 3. Библ. 3 назв.

УДК 581.5+581.15

**Влияние происхождения пыльцы на качество семян в опытах по гибридизации берез. Махнев А. К. «Закономерности индивидуальной и эколого-географической изменчивости древесных растений».** Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Экспериментально установлено, что качество гибридных семян зависит от индивидуальных особенностей родителей. При прочих равных условиях лучшие семена получены в результате принудительного опыления в пределах вида и от свободного опыления. Значительно ниже по качеству семена, полученные при скрещивании между видами в пределах секции и при самоопылении. Худшие семена получены при скрещивании видов из разных секций и в опытах без опыления.

Низкое качество гибридных семян и нестабильность хромосомного числа, характерного для гибридов первого поколения ($2n=42$), свидетельствует об ограниченности интрогрессивной гибридизации и незначительности ее вклада во внутривидовую изменчивость у изучаемых видов секции Albae (*Betula verrucosa* Ehrh. и *B.pubescens* Ehrh).

Таблиц 2. Библ. 28 назв.

УДК 581.5+581.15

**Индивидуальная изменчивость признаков листьев у дикорастущих видов костяники. Мамаев С. А., Чуйко Н. М. «Закономерности индивидуальной и эколого-географической изменчивости древесных растений».** Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Изучался уровень внутривидовой изменчивости признаков у *Rubus arcticus* и *Rubus saxatilis* на Урале. Показана однотипность амплитуды внутриклоновой и междуклоновой индивидуальной изменчивости у основных признаков, характеризующих лист. Приведены методические указания для оценки варьирования.

Таблиц 3. Библ. 4 назв.

УДК 581.5+581.15

**Индивидуальная изменчивость дикорастущих растений при введении их в культуру на Урале. Зайцева З. Д. «Закономерности индивидуальной и эколого-географической изменчивости древесных растений».** Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Приводятся итоги работы по индивидуальной изменчивости девяти дикорастущих видов растений, которые введены в культуру на Среднем Урале. Изменение дикорастущих растений при переносе их в условия культуры происходит за счет улучшенного агрофона и отсутствия конкуренции.

Таблиц 1. Илл. 2. Библ. 13 назв.

УДК 581.15+631.527

**Эндогенная изменчивость тополей подрода *Leuce* и их гибридов. Майорчик И. Б. «Закономерности индивидуальной и эколого-географической изменчивости древесных растений».** Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

На примере тополя белого, тополя Болле, осины и гибридов тополь белый × тополь Болле, осина × тополь Болле показано различие признаков листьев с разных уровней кроны. Проведенный анализ дает основание предполагать, что направленность изменений признаков зависит прежде всего от исследуемого индивидуума, которым опосредуются воздействия внешней среды. Варьирование признаков проявляет признакоспецифичный характер.

Таблиц 2. Библ. 6 назв.

УДК 581.5+581.9

**Рост ели различного географического происхождения в семилетних культурах в Пермском лесхозе. Кораблев В. Н., Федотова Л. Т., Шабуров В. И., Шимкевич В. А. «Закономерности индивидуальной и эколого-географической изменчивости древесных растений».** Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Изложены результаты сравнительного анализа роста семилетних растений ели различного географического происхождения в культурах (17 образцов). Наилучшим ростом по высоте и диаметру в этом возрасте в условиях Пермского лесхоза отличаются образцы ели, происходящие из крайних западных областей европейской части СССР. В то же время у них отмечена четкая тенденция постепенного снижения темпов роста относительно роста местной ели. На этом основании делается вывод о преждевременности разработки практических рекомендаций по районированию использования семян, исходя из данных оценки молодых (по крайней мере до 20 лет) культур. Особенно это относится к интродуцентам, растущим в раннем возрасте быстрее местной ели. Ель, происходящая из Карельской АССР, существенно отстает в росте от местной ели. Поэтому перемещение семян ели с севера на юг на расстояние 300 *км* и более следует считать практически нецелесообразным.

Таблиц 6. Илл. 3. Библ. 16 назв.

**ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ**

**(Труды Института экологии растений и животных, вып. 94)**

*Утверждено к печати*
*Редакционно-издательским советом*
*Уральского научного центра АН СССР*

Редакторы *К. И. Ушакова, Н. И. Гладких*
Обложка художника *М. Н. Гаршпова*
Техн. редактор *А. С. Асс*
Корректоры *Г. Н. Лобаченко, Л. А. Урядова*

РИСО № 647—21(75). Сдано в набор 6/I 1975 г. НС 15224. Подписано к печати 10/IX 1975 г. Усл.-печ. л. 9.25. Уч.изд. л. 10,33. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага «Типографская» № 2. Заказ 28. Тираж 800. Цена 1 р. 03 к.

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, К-49, Первомайская, 91.
Типография изд-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, проспект Ленина, 49.