А. К. МАХНЕВ

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА БЕРЕЗ

СЕКЦИИ Albae и Nanae

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт экологии растений и животных

А. К. МАХНЕВ

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА БЕРЕЗ

СЕКЦИИ Albae и Nanae

Ответственный редактор
доктор биологических наук
С. А. МАМАЕВ

МОСКВА
«НАУКА»
1987

УДК 502.75

Махнёв А. К. **Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез** секции Albae и Nanae.— М.: Наука, 1987. 128 с.

В монографии рассматриваются отдельные формы внутривидовой изменчивости, ее структура и явления так называемой дополнительной изменчивости, включающей мутации, полиплоиды, гибриды и т. д. Изложена концепция о сущности популяции у древесных растений и сформулированы общие закономерности формирования популяционной структуры на примере отдельных видов белых и карликовых берез.

Для ботаников и экологов.

Ил. 18, библиогр. 272 назв.

Рецензенты

доктор биологических наук *С. Г. Шиятов*

доктор сельскохозяйственных наук *Н. А. Луганский*

Африкан Кузьмич Махнёв

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА БЕРЕЗ СЕКЦИЙ ALBAE И NANAE

Утверждено к печати Институтом экологии растений и животных Уральского научного центра Академии наук СССР

Редактор издательства *А.В. Гамаюнова*
Художник *Н.А. Малиновская.* Художественный редактор *М.Л. Храмцов*
Технический редактор *И.И. Джиоева.* Корректор *И.Г. Мартьянова*

Фотонабор выполнен во 2-й типографии издательства "Наука"

ИБ № 31477

Подписано к печати 11.02.87. Т – 06040. Формат 60 X 90 1/16
Бумага офсетная № 1. Гарнитура Литературная. Печать офсетная
Усл.печ.л. 8,0. Усл.кр.-отт. 8,4. Уч.-изд.л. 10,6
Тираж 850 экз. Тип.зак. 1102. Цена 1 р. 60 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография
издательства "Наука" 199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

М $\frac{2004000000-069}{042(02)-87}$ 259-87-II

© Издательство «Наука», 1987 г.

ВВЕДЕНИЕ

Резкое усиление антропогенного пресса на природу придает особое значение экологическим исследованиям, позволяющим сформулировать основные принципы охраны окружающей среды и рационального использования биологических ресурсов, в том числе растительных. Успехи в разработке научных основ их освоения, возобновления и охраны во многом зависят от разрешения ряда кардинальных проблем и прежде всего проблемы вида, остающейся центральной в биологии. В данной проблеме одним из главных является раздел о сущности популяции и популяционной структуре вида, который успешно решается, как показали классические работы генетиков-популяционистов и экологов (Синская, 1961; Шварц, 1967; Turesson, 1922; Clausen et al., 1940; Gregor, 1946), с помощью методов популяционной экологии. Как известно, основным этапом популяционно-экологических исследований является изучение внутривидовой изменчивости во всех ее проявлениях (Вавилов, 1931; Правдин, 1964; Мамаев, 1970а; Петров, 1975; Райт, 1978).

Древесные растения, особенно главные лесообразующие виды, представляют важнейший компонент растительных ресурсов. Особое положение среди них занимают филогенетически прогрессирующие, относительно устойчивые и перспективные в антропогенных ландшафтах виды лиственных перекрестноопыляющихся растений, в том числе широко распространенные в умеренной зоне виды берез. О слабой изученности данной группы растений свидетельствует наличие ряда гипотез и предположений, касающихся сущности и структуры вида и популяций, их объема, границ, механизмов приспособления к меняющимся условиям среды и т. д. По этим проблемам в настоящее время идет острая дискуссия.

Тщательное изучение рода Betula в этом плане весьма важно, поскольку он представлен большой группой видов контрастных по морфологии, биологии, экологической пластичности и уровню плоидности. Филогения и взаимоотношения видов Betula сложны, поэтому его систематика чрезвычайно затруднена и нуждается в новых методических подходах. Кроме того, многие виды берез образуют леса, которые в нашей стране занимают по площади первое место среди лиственных пород, а большой ареал этих видов дает возможность проводить широкий географический эксперимент, обеспечивающий объективность результатов. В связи с актуальностью решения проблемы вида и популяции, а также вопросов систематики, фенетики, селекции и охраны генофонда цель работы заключалась в изучении внутривидовой изменчивости и общих закономерностей формирования популяционной структуры широко распространенных белых и кустарниковых видов берёз с помощью методов популяционной экологии и систематики. Основные задачи исследований следующие:

изучить закономерности внутривидовой изменчивости берёз секций Albae и Nanae по комплексу морфологических и физиологических признаков и на этой основе выяснить сущность популяции у данной систематической группы растений;

установить общие закономерности и специфику формирования популяционной структуры у видов Betula разных секций и разработать её конкретную схему для Урала;

обосновать принципы использования результатов популяционно-экологических исследований для целей систематики и фенетики, критически пересмотреть ранг некоторых спорных таксонов;

на популяционной основе наметить и обосновать перспективные направления селекции, семеноводства и сохранения генетических ресурсов видов берёз.

При постановке указанных задач исследований учитывалось, что разработка современной теоретической основы принципов биосистематики видов рода Betula в связи со сложностью проблемы весьма далека от завершения.

Глава первая

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Для детальных исследований популяционной структуры видов берез выбран обширный район так называемого Большого Урала, простирающийся с севера на юг на 2 тыс. км и на несколько сотен километров в широтном направлении. На данной территории представлен большой спектр широтных зон и провинций и комплекс высотных поясов в горной части. С целью более широких обобщений в сравнительном плане изучался материал, полученный в европейской части СССР, Западной Сибири, Горном Алтае и, частично, в Северном Казахстане и Кавказе.

ОБЗОР ОБЪЕКТОВ

В качестве объектов исследований взяты все виды Betula, распространенные на Урале и прилегающих территориях. Они встречаются также повсюду в умеренной зоне и относятся к следующим секциям:

I. Albae Regel. берёза бородавчатая или повислая (B. pendula Roth), береза пушистая (B. pubescens Ehrh.), береза извилистая (B. tortuosa Ledeb.), береза Кузмищева [B. kusmisscheffii (Regel) Sukacz.], береза киргизская (B. kirghisorum Sav-Rycz.), береза кривая (B. procurva Litw.) и береза Крылова (B. krylovii G. Kryl.).

II. Nanae Regel — береза карликовая (B. nana L.), береза тундровая (B. tundrarum Perf.), береза Сукачева (B. sukatschewii Soczava) и береза круглолистная (B. rotundifolia Spach).

Еще одна секция (Fruticosae Regel), представленная в регионе только одним видом — берёзой низкой (B. humilis Schrank)[1], изучалась мало.

Распространение, значение и степень изученности перечисленных видов березы далеко не одинаковы. Как известно, наиболее распространены и сравнительно хорошо изучены два ценных, лесообразующих симпатрических вида: береза бородавчатая и береза пушистая, относящиеся к видам с широким ареалом. Широко распространены также кустарниковые — карликовая и низкая березы, но изученные пока еще слабо.

Большинство берез (извилистая, Кузмищева, кривая, Крылова, Сукачева) — мало изученные виды с небольшим ареалом. Ещё два мало известных вида (береза киргизская и береза круглолистная) по существу являются эндемичными, распространенными соответственно в Северо-Восточном Казахстане и Алтайско-Саянской горной области.

Материал для исследований собирался, в основном с ключевых опытных участков, которые закладывались с учетом наличия природных вариантов,

---

[1] Название видов берез дано по книге «Деревья и кустарники СССР», т. 2 (1951) с некоторыми уточнениями по С. К. Черепанову (1981).

ботанико-географических, природных или лесорастительных районов и высотных поясов (Горчаковский, 1975; Чикишев, 1968; Колесников и др., 1973), позволяющих получить возможно полные высотные, экологические и географические ряды популяций (Махнев, 1975а, 1978).

В разное время, начиная с 1966 и по 1974 г. был заложен 131 опытный участок, из них 75 в пределах горных стран, а остальные — на Русской и Западно-Сибирской равнинах. Сбор гербарных материалов в Уральском регионе проводился, как правило, два раза в течение двух лет, в остальных регионах однократно.

Во всех районах опытные участки закладывались в наиболее распространенных, типичных для разных зон, провинций и высотных поясов, растительных ассоциациях. Каждый участок получал детальную эколого-геоботаническую характеристику.

На опытных участках путем механического отбора брали от 25 до 100 (обычно 50) модельных деревьев каждого из встречающихся видов берез. Эти деревья детально описывались на учетных карточках с оценкой особенностей роста, развития и состояния. В гербарий с каждого модельного дерева брали по четыре веточки с разных сторон дерева из средней части кроны. Из этой же части кроны собирали плодущие серёжки для изучения морфологических и биологических особенностей плодов. Время сбора гербарных материалов приурочивали к концу вегетационного периода, к моменту прекращения роста и началу разлета семян, который приходится на период с конца июля до первой половины сентября.

Как известно, наличие широтных зон, провинций и высотных поясов, составивших основу для закладки опытных участков, является следствием большого разнообразия и вместе с тем определенной упорядоченности факторов природно-климатического комплекса и растительности. Это хорошо видно на примере основного из изученных регионов — Урала, который крайне неоднороден по климатическим, почвенно-гидрологическим условиям и в отношении орографии, что обусловлено прежде всего большой протяженностью территории Урала в меридиональном направлении 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. Правда, по мнению Б. П. Алисова (1947), это вызывается главным образом изменением с запада на восток общих условий циркуляции атмосферы, а не влиянием самого Уральского хребта, который в силу своего положения и небольшой высоты не является препятствием для распространения воздушных масс в меридиональном и широтном направлениях. Тем не менее, считается, что по степени континентальности климат к западу от Урала умеренно континентальный, а в районах восточнее Урала — резко континентальный. Существенные различия между этими частями наблюдаются по ряду важных климатических показателей. В частности, в Зауралье существует «дождевая тень» протяженностью 600—800 км. По данным Б. П. Алисова (1947), здесь на широте Челябинска выпадает чуть ли не на 300 мм осадков меньше, чем в Предуралье. В свою очередь, собственно Уральская горная страна отличается по климату от прилегающих предгорий и равнин. Так, на широте Среднего Урала, в его западной части, климат субконтинентальный, а в верхнем поясе горной полосы Урала —

субокеанический (Колесников, 1969). 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%. Ввиду меньшей облачности количество суммарной солнечной радиации к востоку от Уральских гор больше на 5—10 ккал/см^2, чем к западу от них (Барашкова и др., 1961).

В долготном направлении (север—юг) основные климатические показатели Урала значительно изменяются. В районах Южного Урала (лесостепь и степь) осадков значительно меньше, чем в таежной зоне. Количество тепла, напротив, на юге выше, чем на севере.

Климатические условия в горах весьма своеобразны, хотя во многом определяются влиянием смежных равнин и соответствующих широтных зон, спектр которых на Урале довольно широк. Тем не менее, высокогорные районы Урала характеризуются в общем небольшим набором одноименных высотных поясов растительности со сходными экологическими условиями (Горчаковский, 1975). На Алтае изменения по составу высокогорных поясов в подпровинциальном ряду довольно значительны (Куминова, 1960).

Для распространения, роста и возобновления растений в горах определяющее значение имеет характер динамики основных экологических факторов в связи с высотой над уровнем моря, крутизной и экспозицией склонов и т. д. Имеющиеся в этом отношении данные по Алтаю и Уралу вполне согласуются с известными общими положениями (Берг, 1938).

Так, по данным В. В. Орловой (1964), при увеличении высоты с 900 до 2058 м на северном склоне горы Белухи средняя температура в начале вегетационного периода (май) уменьшается на 6,4° С, а годовая на 2,8° С. Среднегодовое количество осадков увеличивается с 437 до 471 мм, а на южном склоне до 875 мм в год.

На Урале при разности высот, составляющей 500 м, температура в среднем падает на 4° С, а средний градиент увеличения количества осадков составляет 71 мм на 100 м (Шкляев, Балков, 1963). В высокогорьях обычны изморозь, гололед, сильные утренние росы, туманы, относительно высокая влажность воздуха и сильные ветры, достигающие 40 м/сек. (Цветаев, 1960). Безморозный период в высокогорьях Урала продолжается только 30—40 дней, а средняя многолетняя температура — отрицательна (Горчаковский, 1975).

Эдафические условия во многом определяют характер растительности, структуру фитоценозов и, вероятно, некоторые особенности структуры популяций растений, а также их распространение (Kullman, 1979). Об этом свидетельствует исключительная пестрота фитоценозов, занимающих различные экотопы. В связи с этим показано, что гранулометрический состав и влажность субстрата лимитируют закрепление березы на площади (Cabiaux, Devillez, 1977), а вечная мерзлота является важнейшим фактором, определяющим верхний предел распространения видов (Глуздаков, 1957).

Урал отличается большим разнообразием почв, сформировавшихся в результате сложного взаимодействия зональных биоклиматических и азональных литолого-геоморфологических факторов (Богатырев, Ногина, 1962; Иванова, 1962; Погодина, Розов, 1968; Игнатенко, Друзин, 1970; Фирсова, 1970).

Своеобразие комплекса физико-географических условий и истории развития растительности внесли определенную специфику в формирование ее характера в отдельных частях Урала. Это проявляется в особенностях зональной структуры, выражающейся в наличии широколиственнолесной зоны только в Предуралье, а в Зауралье она замещается подзоной предлесостепных сосново-березовых лесов. Кроме того, на Урале выражено смещение горных аналогов зональных подразделений к югу (Говорухин, 1960; Горчаковский, 1975). В связи с этим между отдельными районами Урала имеются существенные различия по видовому составу флоры, распределению преобладающих формаций растительности и другим важным показателям (Леса СССР, т. 1 и 2, 1966; т. 4, 1966; эколого-лесоводственная характеристика опытных участков, заложенных нами в преобладающих типах леса).

На Крайнем Севере восточной окраины Русской и Западно-Сибирской равнин в зоне тундры преобладающим типом растительности из древесных растений является кустарниковый из зарослей ерника и ив. В южной части этой зоны и в лесотундре доля ассоциаций с преобладанием древовидных берез только около 12%. Для березовых мелколесий, представленных здесь березой пушистой в Зауралье, березой извилистой в Предуралье, а в горах — березой Кузмищева, характерна низкая продуктивность, невысокая и неравномерная полнота, значительная степень пространственной изоляции, сравнительно короткий вегетационный период. Из кустарниковых берез, кроме карликовой березы, во всех частях Урала произрастает береза Сукачева.

В самой обширной на Урале таежной зоне доля ассоциаций с преобладанием березы увеличивается по мере продвижения с севера на юг с 17 до 21% в Предуралье и с 12 до 33% в Зауралье. Березовые леса здесь являются производными от темнохвойных лесов и в большинстве случаев семенного происхождения (Горчаковский, 1949). В целом же в пределах зоны преобладают фитоценозы с господством ели к западу и — сосны к востоку от Уральских гор. Для лесов данной зоны характерна значительная сомкнутость полога древесных растений (от 0,2—0,4 на севере до 0,8—1,0 на юге). Бонитет березы в среднем изменяется от V в подзоне предлесотундровых редколесий до II—III класса в подзонах средней и южной тайги, где обнаружены выдающиеся по продуктивности, обладающие высокой урожайностью семян и ценными техническими свойствами древесины, популяции белых берез. Пространственная изоляция отдельных насаждений здесь незначительна, но она частично достигается благодаря наличию ряда естественных барьеров. Например, в Западной Сибири хороший фактор изоляции представляет чередование отдельных приподнятых участков — «грив» — с пониженными заболоченными пространствами (Крылов, 1961).

Видовой состав берез в пределах таежной зоны в географическом ряду популяций значительно трансформируется. По нашим данным, на севере зоны из белых берез распространена только береза пушистая, что, по-видимому, в немалой степени объясняется ее способностью к образованию

придаточных корней (Денисов, 1978). Береза бородавчатая появляется на широте городов Печоры и Саранпауля в районах, где зафиксированы южные пределы распространения популяций березы Сукачева (Говорухин, 1937). Доля березы бородавчатой от состава распространенных здесь древовидных берез по встречаемости составляет 5—10%. Далее к югу в подзоне средней тайги она увеличивается до 20—40%, в подзоне южной тайги и широколиственнолесной зоне местами достигает 50% и более, а доля березы пушистой соответственно уменьшается. Береза карликовая на юге занимает отдельные незначительные по площади заболоченные участки в пределах Уральской горной страны.

В лесостепной и особенно степной зонах степень пространственной изоляции березняков увеличивается. Если на севере лесостепи они еще представлены в виде более или менее крупных массивов, то на юге это исключительно колки. Такая трансформация происходит прежде всего за счет снижения общей лесистости, которая, например, в отдельных районах таежной зоны Предуралья составляет от 30 до 80% и более, в лесостепной зоне — 17%, а в степной зоне менее 5%. В лесостепной зоне доля насаждений с преобладанием березы достигает максимума, увеличиваясь до 48—50%, а продуктивность их остается довольно высокой, характеризуясь в среднем III бонитетом.

В степной зоне Урала доля насаждений с преобладанием березы резко снижается и составляет около 8%, уступая в этом отношении дубу, сосне, тополям и другим древесным породам (Леса СССР, т. V, 1970). В полном соответствии с климатогенно-ривалитатной теорией фитоценохорологии (Гельтман, 1982) в степях Предуралья встречаются отдельные изолированные участки березы на склонах оврагов и в поймах рек, а в Зауралье березовые «острова» и колки приурочены к блюдцеобразным засоленным понижениям — «сорам», периодически затопляемым водой, что особенно выражено в районе Тургайской впадины. Продолжительность вегетационного периода у березы в степной зоне максимальная, почти на два месяца больше, чем в лесотундре (начало зеленения — 20.IV, а пожелтения листьев — 10.X), продуктивность невысокая (III, IV классы бонитета).

Среди древовидных берез в равнинной части лесостепи Предуралья преобладает береза бородавчатая. Ее доля составляет здесь от 60 до 90% и более. Главным видом, образующим колки в лесостепи Зауралья, по мнению Н. А. Ивановой, И. М. Крашенинникова (1934) и П. Л. Горчаковского (1949) является береза пушистая, занимающая наиболее пониженную центральную часть колков. В немалой степени этому способствует заболоченность, наблюдающаяся в лесостепи. Береза в колках имеет в основном семенное происхождение и отличается сокращенной продолжительностью жизни (до 40—50 лет) на засоленных почвах (Горчаковский, 1949).

В степной зоне доля пушистой березы еще более уменьшается, но в отличие от березы бородавчатой на севере, она идет до ее южного предела распространения и занимает здесь специфическую экологическую нишу в поймах рек. В степной зоне Зауралья в Тургайской впадине и других районах «типичная» пушистая береза уступает место березе киргизской (Махнев, Пугачев, 1974), а в низкогорной степной части Южного Урала —

березе кривой. В высокогорьях Южного Урала береза карликовая замещается березой приземистой из секции Fruticosae (Махнев, Мамаев, 1972).

Растительность отдельных высотных поясов Урала в определенной степени аналогична растительности соответствующих широтных зон равнины (Говорухин, 1960; Игошина, 1961; Горчаковский, 1975). Вместе с тем, ее характер весьма специфичен, что определяется рядом факторов: географическим положением гор (широта местности и направление макросклона), абсолютной высотой гор и др. Общие закономерности распределения растительности, имеющие немаловажное значение для понимания особенностей структуры и динамики фитоценозов с господством (наличием) березы, следующие. На восточном макросклоне береза входит в состав преимущественно светлохвойных лесов, а на западном — темнохвойных. Криволесья с господством березы типа «парковых» на значительных площадях характерны только для подгольцового пояса западного макросклона в пределах Северного, Приполярного и Полярного Урала. Во всех других случаях береза встречается фрагментарно или в фитоценозах, где доминируют другие древесные породы. В связи со значительным понижением верхней границы леса, от 1250 м на Южном Урале до 200 м на Приполярном Урале, степень различий берез, в частности, по времени прохождения фенофаз из разных поясов на Крайнем Севере значительно меньше, чем в высокогорьях Южного или Северного Урала.

ПРИНЦИПИАЛЬНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ОСНОВНОГО МЕТОДА ИССЛЕДОВАНИЙ, ЗАМЕЧАНИЯ К МЕТОДИКАМ

Принятый нами в качестве основного метода исследований — комплексный метод морфофизиологической оценки внутривидовой изменчивости, основывается на следующих принципиальных положениях (Мамаев, Махнев, 1982).

1. Изучению подвергается определенный набор признаков, охватывающий наиболее характерные черты морфологии и биологии вида.

2. Для каждой систематической группы растений используется специфический комплекс признаков.

3. Исследование проводится в определенной последовательности, поэтапно с учетом различных форм изменчивости: эндогенной, сезонной, экологической, географической, индивидуальной.

4. Вид, как правило, изучается во всех частях ареала, в широком эколого-географическом плане. Основой хорологического аспекта исследований является популяция.

5. Оценка важнейших показателей, в частности, амплитуды изменчивости признаков, унифицируется, а анализ материалов ведется с использованием математических методов.

Аналогично морфолого-географическому методу (Алексеев, 1978), комплексный метод основывается на равноправном учете морфолого-физиологических и эколого-географических показателей особей как представителей видовых популяций.

Как известно, у березы важнейшими в таксономическом отношении являются признаки листьев и генеративных органов (семянок и плодовых

чешуй) и, частично, признаки коры (окраска и строение). Для лесной селекции наиболее значимы признаки, характеризующие габитус деревьев. В качестве функциональных показателей использованы признаки биологических свойств семян, которые играют исключительно важную роль в сохранении вида, выполняя функцию самовосстановления. Перечень изученных признаков следующий.

Признаки деревьев (растений): габитуальные признаки — диаметр ствола на высоте 1,3 м. (1); высота дерева (2), протяженность кроны (3), диаметр кроны (4), расстояние до первого мертвого сука, форма кроны, угол отхождения сучьев, искривленность ствола; признаки коры — окраска (8), высота распространения трещин (5) и грубой корки (6) по стволу, толщина долей коры (7); фенологические особенности — оценка плодоношения, время вступления в фазу вегетации, степень пожелтения и опада листьев (осенью); признаки побегов — опушение и бородавчатость.

Признаки листьев: длина черешка (*1*), длина листа (*L*), ширина листа (*A*), число пар боковых жилок (*N*), расстояние до первого зубца (*B*), расстояние между концами второй и третьей жилок (*C*), число зубцов между концами второй и третьей жилок (*n*), отношение длины листа к длине черешка (*L/1*), отношение длины к ширине листа (*L/A*), среднее расстояние между жилками (*L/N*), отношение длины листа к расстоянию до первого зубца (*L/B*), удаление наиболее широкой части листа от основания (*D*), угол ответвления второй жилки (α), угол основания пластинки листа (β), угол вершины листа (γ), отношение длины листа к ее ширине на 4/5 от основания (*E*), количество листьев на укороченных побегах (*F*).

Признаки генеративных органов: длина (*з*), толщина (*и*) и индекс (*з/и*) плодущих серёжек, длина (*а*) и ширина орешка (*б*), ширина семянки (*в*), высота крыльев (*г*), отношение длины орешка к его ширине (*а/б*), отношение ширины семянки к ширине орешка (*в/б*), отношение высоты крыльев к длине орешка (*г/а*), длина плодовой чешуи (*д*), ширина плодовой чешуи (*е*), угол между боковыми лопастями чешуйки и ее основанием (λ), длина средней лопасти плодовой чешуйки (*ж*), отношение длины плодовой чешуйки к ее ширине (*д/е*), степень опушения плодовой чешуи (*Оп*).

Признаки семян: вес 1000 семян общий (I) и только полнозернистых (I′), полнозернистость (II), абсолютная и относительная (по отношению к всхожести) энергия прорастания (III, III′), абсолютная всхожесть (IV), время, необходимое для начала прорастания (V), средняя температура прорастания (VI), оптимальный температурный режим (*ОТР*), диапазон температур прорастания (*ДТП*), диапазон оптимальных температурных режимов (*ДОТ*).

Общее количество изученных признаков — 62, из них наиболее полно изучено 44 признака, обладающих высокой информативной ценностью. Часть признаков (степень плодоношения, форма кроны, строение коры, степень опушения плодовых чешуй и др.) оценивали визуально с помощью соответствующих шкал, а большинство признаков путем измерений, взвешивания, просчетов и т. д.

Кроме перечисленных признаков, при решении отдельных частных вопросов, изучали некоторые другие признаки: количество хромосом в соматических клетках, диаметр клеточного ядра, диаметр пыльцевых зерен, число прицветников и т. д. Для оценки амплитуды изменчивости использо-

вали унифицированную шкалу уровней изменчивости, разработанную С. А. Мамаевым (1970б). Согласно этой шкале амплитуда изменчивости оценивается по величине коэффициента вариации, который является наилучшей и наиболее удобной мерой изменчивости (Смирнов, 1971). Оценка структуры изменчивости или вклада отдельных форм изменчивости в суммарную дисперсию производилась с помощью последовательного (иерархического) дисперсионного анализа (Ahrens, 1967).

Для характеристики структуры природных популяций использовали кривые распределения; выделяли, описывали и учитывали отдельные вариации, а также вычисляли коррелятивные связи между различными признаками и группами признаков.

Общую оценку популяционной структуры вида, классификацию внутривидовой системы единиц, идентификацию конкретной пространственной схемы распределения внутривидовых элементов осуществляли путем поэтапного анализа географических, высотных и экологических рядов популяций. На данном этапе для анализа использовали сравнительный графический метод, ранее разработанный польскими ботаниками для систематики рода Betula и других систематических групп растений (Jentys-Szaferowa, 1949), в настоящее время хорошо апробированный (Svoboda, 1979). Однако применительно к биосистематическим исследованиям данный метод видоизменен. В отличие от автора метода, нами в качестве сравнительной единицы используется не средняя выборка с изучаемой части ареала, а какая-либо одна популяция, занимающая в ряду крайнее положение. Метод позволяет четко фиксировать характерные черты сравниваемых популяций.

Связь структурных особенностей популяций с некоторыми основными экологическими (климатическими) факторами (тепло, влага и др.) устанавливали путем вычисления коэффициентов корреляции по Спирману (Снедекор, 1961).

При определении степени дифференциации высотных, экологических и географических рядов популяций использовали однофакторные дисперсионные анализы и F-критерий, а при парных сравнениях — t-критерий.

На отдельных, преимущественно заключительных этапах исследований, при изучении объема и границ популяций, динамики их в пространстве и во времени, путей приспособления к неблагоприятным факторам среды и разработке принципиальной схемы структуры вида, помимо сравнительного графического метода использовали ряд других. Среди них — гибридологический анализ, а также кариологические и цитологические исследования по общепринятым в данном случае методикам (Ромедер, Шенбах, 1962) и тератологический анализ аномалий репродуктивных органов. Наконец, был впервые разработан и использован метод термических тестов прорастающих семян, давший удовлетворительные результаты.

ОБЪЕМ РАБОТЫ

Основные по объему работы связаны с биометрией вегетативных и генеративных органов и изучением биологических свойств семян. В частности, в процессе исследований детально описано 4640 модельных деревьев, в том числе по отдельным таксонам берез: Б. бородавчатой — 1562, Б. пуши-

стой — 1754, Б. извилистой — 878, Б. Кузмищева — 80, Б. киргизской — 50, Б. кривой — 70, Б. Крылова — 115, Б. Сукачева — 130, с которых собраны гербарные материалы. Кроме того, они собраны с кустарниковых берез: Б. карликовой — 858 особей, Б. круглолистной — 175, Б. приземистой — 75 и около 2000 гербарных листов разных таксонов из экспериментальных посадок. В общей сложности измерено 32 тыс. листьев, 48 тыс. семянок и плодовых чешуй, 16 тыс. плодущих сережек, а также определены вес, полнозернистость и всхожесть при разных температурных режимах у 2 тыс. образцов семян.

Экспериментальная часть исследований выполнялась в Ботаническом саду Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР.

Глава вторая

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ БЕРЕЗ

Внутривидовая изменчивость представляет собой довольно сложный феномен, и это отражается в ее структуре. Так, по своей природе она может быть паратипической, зависящей от факторов внешней среды, и генотипической, возникшей и поддерживаемой на определенном уровне в результате наличия мутаций, гибридизации и естественного отбора (Четвериков, 1926; Левонтин, 1978). По уровню организации различаются три типа изменчивости — в пределах организма, индивидуальная и групповая (Мамаев, 1972; Филипченко, 1978), первая из которых является паратипической, а две последующие, в основном, генотипические. Данные типы изменчивости выступают в виде ряда конкретных форм: эндогенной, имеющей место только в пределах организма, индивидуальной, а также экологической, географической, гибридогенной и других, относящихся к разряду групповой изменчивости. В свою очередь для каждой из этих форм изменчивости свойственны различные категории изменчивости — структурная, качественная и функциональная — в зависимости от роли, которую выполняет тот или иной признак.

В связи со сложностью структуры внутривидовой изменчивости, при изучении ее закономерностей необходимы достаточно полные и последовательные исследования (Ирошников и др., 1973). Учитывая это, внутривидовая изменчивость берез изучалась поэтапно с характеристикой различных типов, форм и категорий изменчивости, но основное внимание уделялось индивидуальной и групповой изменчивости, поскольку эндогенная изменчивость занимает особое место и, строго говоря, не является объектом биосистематических исследований. Вместе с тем, эндогенная изменчивость у древесных растений составляет значительную долю фенотипической дисперсии и поэтому должна учитываться (Мамаев, 1972; Глотов и др., 1975).

Изучение внутривидовой изменчивости берез начато еще в XVIII в. (Мейер, 1781; Паллас, 1786). В начале XX в. были предприняты серьезные

попытки классификации вариаций у белых берез по признакам, характеризующим форму ствола и листьев, окраску коры, опушение ветвей (Schneider, 1906; Aschersson, Graebner, 1910).

С появлением экспериментальных методов масштаб и глубина исследований резко возросли. Была разработана классификация форм карельской и каповой берез, выяснены важные аспекты их происхождения (Соколов, 1950; Любавская, 1956; Козьмин, 1962; Бабаев, 1965; Махнев, 1965а; Коровин, 1975). Одновременно разработана классификация типов коры белых берез (Мегалинский, 1950; Гроздова, 1961; Махнев, 1965а; Чубанов, 1968; Данченко, 1972; Lindquist, 1946; Schröck, Scholz, 1953; Väclav, 1963).

С конца 40-х годов появляются работы по внутривидовой изменчивости важных в таксономическом отношении признаков листьев и генеративных органов, в основном у белых берез (Махнев, 1969; Данченко, 1972; Дибиров, 1981; Шемберг, 1981; Добринов и др., 1971; Jentys-Szaferowa, 1949; Lange, 1967; Gardiner, 1972; Dancik, Barnes, 1975). Изучается изменчивость функциональных признаков, в том числе отражающих биологические свойства семян и особенности плодоношения (Курдиани, 1914; Тольский, 1923; Гуман, 1928; Гаркун, 1940; Любавская, 1952; Фролова, 1956; Данченко и др., 1977; Sarvas, 1952; Harper, 1977). Обнаружена изменчивость по термостойкости листьев и побегов (Кулагин, 1960; Говоруха, 1971; Маркварт, 1978), а также по зимостойкости берез в связи с накоплением липидов (Конина, 1978) и по радиоустойчивости семян и проростков (Юшков, 1979; Позолотина, 1980).

ЭНДОГЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЕРЕЗ ПО ЛИСТЬЯМ И ГЕНЕРАТИВНЫМ ОРГАНАМ

Данная форма изменчивости известна давно (Кренке, 1933—1935; Мамаев, 1972; Dennert, 1926 и др.). У березы она рассматривалась при оценке пригодности различных типов листьев для целей таксономии (Юркевич, Гельтман, 1956; Ланге, 1976; Lindquist, 1947; Wieckowska, 1965).

Нами при выяснении характера трансформации признаков листьев в зависимости от высоты расположения их в кроне дерева установлено, что размеры листьев от основания кроны к вершине существенно уменьшаются, а это сопровождается изменением показателей некоторых других признаков (Махнев, 1969). Однако отмеченная зависимость свойственна деревьям старших возрастных групп и может отсутствовать в высокополнотных насаждениях в возрасте «жердянка», когда наблюдается максимальное значение листовой поверхности (Ильюшенко, 1968; Попов, 1969). Листья от нижнего к верхнему ярусам кроны становятся более вытянутыми. Часть признаков, характеризующих форму (D, γ, E, L/l), не проявляет тенденции к направленному изменению. Выяснено, что для сравнительного анализа при изучении внутривидовой изменчивости берез листья следует брать из средней части кроны.

Менее 1/3 изученных признаков листьев (N, L/A, α, β, γ), как правило, имеет низкую амплитуду эндогенной изменчивости («C» в пределах 7—15%). Примерно столько же признаков (L, L/l, L/N, L/B) у одних деревьев имеет низкий, а у других — средний уровень изменчивости («C» до 25%). Для большинства признаков листьев всегда характерен средний уровень

изменчивости. По совокупности признаков листья у одних деревьев отличаются низким, а у других — средним уровнем изменчивости. Четкая связь амплитуды эндогенной изменчивости с габитуальными особенностями, условиями произрастания и видовой принадлежностью деревьев не установлена.

Изменчивость признаков, характеризующих размеры и форму семянок и плодовых чешуй в пределах отдельных плодущих сережек, в основном, имеет низкий или, реже, очень низкий уровень (Махнев, 1971). Однако число семянок у отдельных сережек различается значительно, примерно в 1,5—3,0 раза или от 82 до 744 штук (Morgenthaler, 1915).

Следовательно, уровень эндогенной изменчивости признаков среди прочих причин зависит от принадлежности их к той или иной функциональной группе и индивидуальных особенностей деревьев. Как правило, признаки генеративных органов по уровню эндогенной изменчивости более или менее равноценны, а признаки листьев — неравноценны.

Помимо рассмотренных случаев к категории эндогенной изменчивости следует отнести так называемую разнокачественность семян. Это явление хорошо известно у растений, в том числе у древесных (Овчаров, Кизилова, 1966). В частности, разнокачественность семян в зависимости от размера сережек и в пределах сережек наблюдается у березы желтой (Redmond, Robinson, 1954). Существенное влияние на количество и качество семян оказывает их расположение в кроне (Гуман, 1928; Winjum, Johnsson, 1964), но закономерности изменчивости качества семян в пределах растения проявляются не всегда четко. Поэтому считается, что разнокачественность семян, связанная с расположением их в различных частях крон и соцветий, в немалой степени определяется конкретным сочетанием комплекса внешних условий и внутренних факторов, на фоне которых происходит формирование семян (Некрасов, 1973).

Основные наследственные свойства семян, характеризующиеся разнокачественностью, в отличие от всех остальных признаков, формируются под влиянием не одного, а двух родителей и поэтому занимают особое положение, вероятно, более соответствующее индивидуальной изменчивости (Мамаев, 1972).

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Подчеркивая огромную роль данной формы изменчивости, Р. Левонтин (1978, стр. 18) пишет, что «Эволюция по Дарвину — это превращение изменчивости среди особей в пределах свободно скрещивающейся группы в изменчивость групп в пространстве и времени. Подобная теория эволюции непременно расценивает изменчивость особей как самое существенное». С другой стороны, отмечается, что именно оценка индивидуальной изменчивости в диких популяциях и географических культурах дала толчок к развитию лесной селекции (Мамаев, 1972). Эти соображения подчеркивают насколько важны теоретические и практические аспекты познания закономерностей индивидуальной изменчивости.

Поскольку индивидуальная изменчивость изучалась нами по комплексу признаков и на фоне разнообразных эколого-географических условий, то результаты исследований излагаются по соответствующим группам признаков и профилирующим фонам.

Таблица 1

Амплитуда индивидуальной изменчивости (С, %) габитуальных признаков деревьев и коры берез в различных географических районах

Признак	Запад Русской равнины	Пред-уралье	Горный Урал	Зауралье	Горный Алтай
Диаметр деревьев на высоте 1,3 м	30,6 / 21,6	22,9 / 34,5	23,0 / 26,9	22,2 / 20,2	33,7 / 34,6
Высота деревьев	21,6 / 10,6	6,4 / 14,1	6,2 / 7,7	8,6 / 9,7	15,9 / 16,6
Высота распространения трещин	57,5 / 100	93,4 / 100	71,4 / 100	38,6 / 99,2	64,2 / 100
Высота распространения грубой корки	71,8 / 100	92,9 / —	100 / —	62,3 / —	88,1 / 100
Диаметр кроны	37,2 / 30,1	35,1 / 36,4	25,9 / 34,5	21,8 / 32,2	36,8 / 33,5
Расстояние до первого живого сука	61,3 / 18,7	16,4 / 45,7	20,3 / 25,1	29,7 / 29,9	55,9 / 42,7
Угол отхождения сучьев	— / —	11,8 / 16,3	14,4 / 11,1	11,2 / 10,9	— / —
Окраска коры	53,9 / 32,6	58,6 / 45,3	76,0 / 31,6	71,1 / 60,9	50,2 / 35,4

Примечание: в числителе показатели березы бородавчатой, в знаменателе — березы пушистой

В Припышминских борах Зауралья амплитуда индивидуальной изменчивости ряда габитуальных признаков и физико-механических свойств белых берез весьма различна. Для большинства габитуальных признаков в этом и других районах она сравнительно высока (табл. 1). Однако признаки механических свойств древесины отличаются низким, а ее объемный вес, полнодревесность и сбег стволов — очень низким уровнем изменчивости (Махнев, 1965в).

Листья, в отличие от других вегетативных органов, имеют у берез важное таксономическое значение, поэтому их изменчивость изучена по большому числу признаков, дающих в совокупности довольно полное представление об их форме и размерах. На ключевых опытных участках изучали 17 признаков, а на всех остальных — 7 признаков, имеющих наибольшую информативную ценность (Jentys-Szaferowa, 1949).

В отличие от габитуальных признаков деревьев и признаков строения и окраски коры, у листьев в пределах Уральского региона амплитуда индивидуальной изменчивости не выходит за пределы двух смежных уровней — низкого и среднего. Это вполне закономерно, так как большинство признаков листьев березы тесно скоррелированы (Gardiner, Jeffers, 1962). Наиболее низкую изменчивость в трех районах Урала, расположенных на широте южной тайги и относящихся к разным странам, имеют два признака: N и L/A, коэффициент вариации которых находится в пределах 7,4—10,6%. У большинства признаков, составляющих 77% от числа изученных, изменчивость соответствует низкому уровню и в общем во всех

районах очень близка. В частности, средний по совокупности признаков коэффициент вариации у березы бородавчатой составляет (в %): в Предуралье — 12,4±0,9; в Горном Урале — 12,4±0,75; в Зауралье — 11,0±±0,63, а у березы пушистой, соответственно: 13,9±0,93; 12,7±0,78 и 13,4±0,75. В общем у березы бородавчатой индивидуальная изменчивость несколько ниже, чем у березы пушистой, а в Зауралье соответствующие различия оказались достоверными.

Учитывая, что указанные выше популяции локализованы в зоне оптимального роста, они, естественно, не отражают всех аспектов индивидуальной изменчивости. Поэтому она изучалась также в популяциях, составляющих широтные и многочисленные высотные ряды. При этом установлено, что средняя по совокупности признаков листьев амплитуда индивидуальной изменчивости во всех зонах (рис. 1) и высотных поясах (Махнев, Мамаев, 1972), как правило, характеризуется низким уровнем. Однако в высотном ряду некоторое увеличение уровня изменчивости листьев наблюдается в верхнем тундровом поясе и в полосе переходной от него к подгольцовому поясу. По-видимому, повышение фенотипической изменчивости в высокогорьях на фоне обеднения генофонда является следствием увеличения паратипической вариансы (Рокицкий, 1974).

В широтном и высотном рядах, как и в популяциях долготного ряда, наиболее стабилен индекс пластинки листа. Сравнительно мала изменчивость также у признаков *L*, *A*, *B* и *D*. Однако у березы бородавчатой изменчивость последнего признака в разных популяциях сильно флуктуирует, что соответствует данным польских исследователей (Jentys-Szaferowa, 1949). Аналогичной же особенностью, но у обоих видов белых берез и самой высокой амплитудой изменчивости отличается признак *E*.

Индивидуальная изменчивость признаков листьев у берез секции Nanae в общем имеет такие же особенности, как у белых берез (Махнев, 1981). В частности, ее уровень относительно стабилен в различных зонах и высотных поясах, но в связи с эколого-биологическими свойствами карликовых берез у них наблюдаются и некоторые отличия. Например, в лесотундровой зоне, являющейся, вероятно, оптимальной для произрастания B. nana уровень изменчивости признаков листьев — минимальный. Далее к северному и южному пределам ряда он заметно повышается, что отсутствует у белых берез.

Трансформация амплитуды индивидуальной изменчивости листьев карликовых берез в высотном и географическом рядах происходит своеобразно в зависимости от видовой принадлежности и локальной специфики ряда. В Северо-Восточной подпровинции Алтая, где перепад высот по профилю ряда достигает 1000 м, наблюдается четкое снижение амплитуды изменчивости у B. rotundifolia с уменьшением высоты, а у B. nana в горах Урала она более или менее стабильна по всему профилю.

Индивидуальная изменчивость генеративных органов изучена сравнительно слабо, но имеющиеся в этом отношении данные во многом соответствуют показателям уральских берез (Bialobrzeska, Truchanowiczowna, 1960).

Среди признаков, характеризующих размеры и форму семянок, как это показано на примере Зауралья (рис. 2), наиболее стабилен *г/а*. Остальные признаки имеют низкий или, реже, средний уровень индивидуальной изменчивости. Для признаков семянок также характерна стабильность

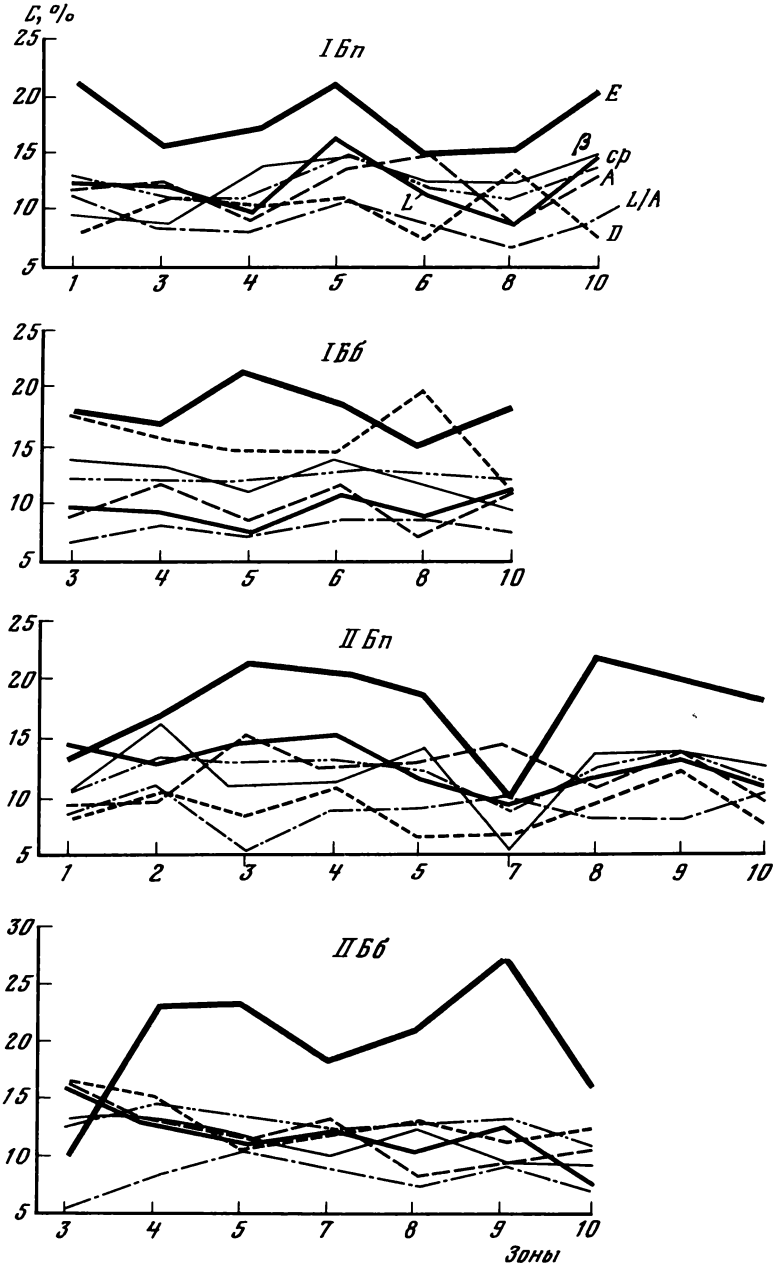


Рис. 1. Индивидуальная изменчивость признаков листьев берез пушистой (Бп) и бородавчатой (Бб) в Зауралье (I) и в Предуралье (II).

Зоны (подзоны): *1* — лесотундровая, *2* — предлесотундровая, *3* — северотаежная, *4* — среднетаежная (северная часть), *5* — среднетаежная (южная часть), *6* — южнотаежная, *7* — смешанных широколиственно-хвойных лесов, *8, 9* — лесостепная (северная и южная части, соответственно), *10* — степная. *ср.* — среднее по совокупности признаков значение

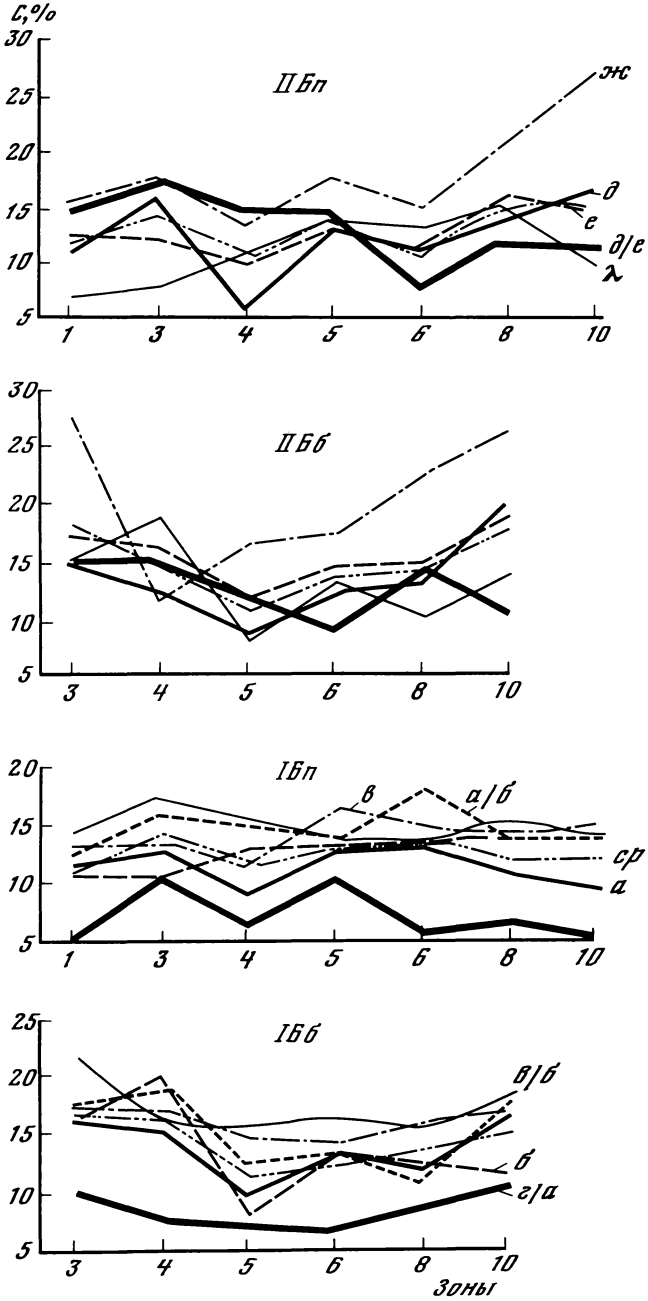


Рис. 2. Индивидуальная изменчивость признаков семянок (I) и плодовых чешуй (II) у березы пушистой (Бп) и березы бородавчатой (Бб) в Зауралье. Название зон указано на рис. 1

уровня внутрипопуляционной изменчивости. Однако в широтном ряду у березы бородавчатой он варьирует несколько больше, чем у березы пушистой. Отмечается, в частности, значительное увеличение изменчивости семянок березы бородавчатой в северной и южной частях ряда. Возможно, это связано с наличием генетико-автоматических процессов (Дубинин, 1931). Вообще изменчивость семянок у березы бородавчатой заметно выше, чем у березы пушистой.

В высотном ряду березы пушистой наблюдается снижение уровня индивидуальной изменчивости семянок в подгольцовом поясе и его повышение в поясах переходных от подгольцового к горнолесному и горнотундровому поясам (Махнев, Мамаев, 1972). В первом случае повышение изменчивости приурочено к местам контакта двух рас березы: B. pubescens subsp. pubescens и B. pubescens subsp. tortuosa (Walters, 1964).

Индивидуальная изменчивость признаков плодовых чешуй в условиях равнины низкая и соответствует изменчивости признаков семянок. В высокогорьях она повышается до среднего уровня.

Характер трансформации уровня изменчивости признаков плодовых чешуй и семянок у белых берез в широтном ряду также в общих чертах совпадает, хотя увеличение изменчивости первых на южном и северном пределах у березы бородавчатой более значительно. В высотном ряду максимальная изменчивость плодовых чешуй в отдельных частях Урала наблюдается в разных поясах и повышение ее в переходных полосах не всегда выражено.

У берез секции Nanae различия в степени варьирования признаков семянок и плодовых чешуй в условиях равнины более значительны, чем у белых берез. Семянки в общем имеют низкий уровень изменчивости, а плодовые чешуи в отдельных районах — средний. По одному признаку: $г/а$ — у семянок и λ — у плодовых чешуй имеют очень низкую изменчивость (Махнев, 1981). Динамика индивидуальной изменчивости в популяционных рядах у генеративных органов, в отличие от листьев, довольно сложна. Так, в Предуралье изменчивость признаков семянок во всех популяциях практически равна, но по признакам чешуй выделяются популяции с южного предела и из лесотундры, где она выше. Вероятно, в южной разреженной популяции увеличение изменчивости является следствием дигрессии B. nana. В лесотундровой же зоне наблюдается высокая степень контакта между древовидными и кустарниковыми березами, сопровождающаяся наличием ряда промежуточных форм, по-видимому, гибридного происхождения.

Индивидуальная изменчивость признаков, характеризующих качество и термические свойства семян, оценивалась с учетом интенсивности плодоношения. В годы слабого урожая семян индивидуальная изменчивость плодоношения выше, чем в годы хорошего или обильного урожая (табл. 2). В первом случае в насаждениях одновременно встречаются неплодоносящие и удовлетворительно плодоносящие особи. При обильном урожае, например в 1974 г., почти все деревья плодоносят хорошо.

Признаки биологических свойств семян, происходящих с разных деревьев, варьируют в широких пределах. В частности, вес семян у отдельных деревьев может различаться в несколько раз, а их всхожесть в несколько десятков раз. Как правило, вес семян имеет средний уровень изменчивости. Причем у березы бородавчатой, в отличие от березы пушистой, по мере приближения к северному и южному пределам распространения измен-

Таблица 2

Индивидуальная изменчивость интенсивности плодоношения у березы пушистой на Северном Урале (оценка плодоношения в баллах)

Год	Экспозиция склона	Горнотундровый пояс		Подгольцовый пояс		Горнолесной пояс	
		$M \pm m$	C, %	$M \pm m$	C, %	$M \pm m$	C, %
1971	С	1,6±0,18	56,5	2,7±0,17	31,4	1,6±0,19	57,8
	Ю	1,0±0,10	50,0	2,8±0,15	26,3	2,9±0,35	54,8
1974	С	4,5±0,16	11,6	4,8±0,13	8,8	4,4±0,22	15,9
	Ю	4,7±0,16	10,3	4,9±0,11	6,7	4,3±0,26	19,1
1976	С	2,3±0,23	38,9	1,6±0,22	51,7	2,6±0,27	40,6
	Ю	3,3±0,22	25,4	1,9±0,26	59,3	2,8±0,33	36,9

Значение баллов: 1 — плодоношение плохое, 2 — слабое, 3 — удовлетворительное, 4 — хорошее, 5 — обильное

Таблица 3

Индивидуальная изменчивость признаков биологических свойств семян у видов берез в горах Урала и Алтая (C, %)

Вид (подвид) березы	Признаки					
	I	II	III	IV	V	VI
Б. карликовая	22,6	68,5	86,6	82,3	24,6	3,5
Б. круглолистная	23,8	47,7	68,0	62,7	22,2	—
Б. Сукачева	24,1	100	100	100	33,2	—
Б. извилистая	21,7	97,8	100	100	23,2	4,8
Б. кривая	31,0	26,6	83,8	82,1	19,9	2,3
Б. Кузмищева	24,5	100	100	100	0,0	3,1
Б. пушистая	24,4	49,4	47,2	42,4	19,5	3,3
Б. бородавчатая	24,9	42,6	60,2	59,5	12,4	1,8
Б. приземистая	26,4	63,5	100	100	31,0	11,3

чивость данного признака проявляет тенденцию к возрастанию. В высотном ряду у березы пушистой на Северном и Южном Урале изменчивость веса семян с уменьшением высоты также заметно увеличивается. У березы карликовой соответствующее увеличение наблюдается в пределах горнотундрового пояса — от верхней к нижней его части.

Три скоррелированные признака — полнозрелость, энергия прорастания и всхожесть семян, отличаются нестабильностью, что зависит от многих факторов: особенностей микроклимата, условий опыления, степени повреждения плодов вредителями, величины урожая и др., суммарное воздействие которых на индивиды не равнозначно (Махнев, 1978).

Индивидуальная изменчивость термических свойств прорастающих семян у берез выражена по способности прорастать при низком и высоком температурном режимах, по диапазону оптимальных температур прорастания и другим показателям, и в общем невысока. Так, средняя температура прорастания семян отличается очень низким уровнем изменчивости. Трансформация уровня изменчивости этого показателя в географическом ряду белых берез более или менее соответствует весу семян, а в высотном ряду березы карликовой и пушистой не соответствует (рис. 3; Махнев, 1981).

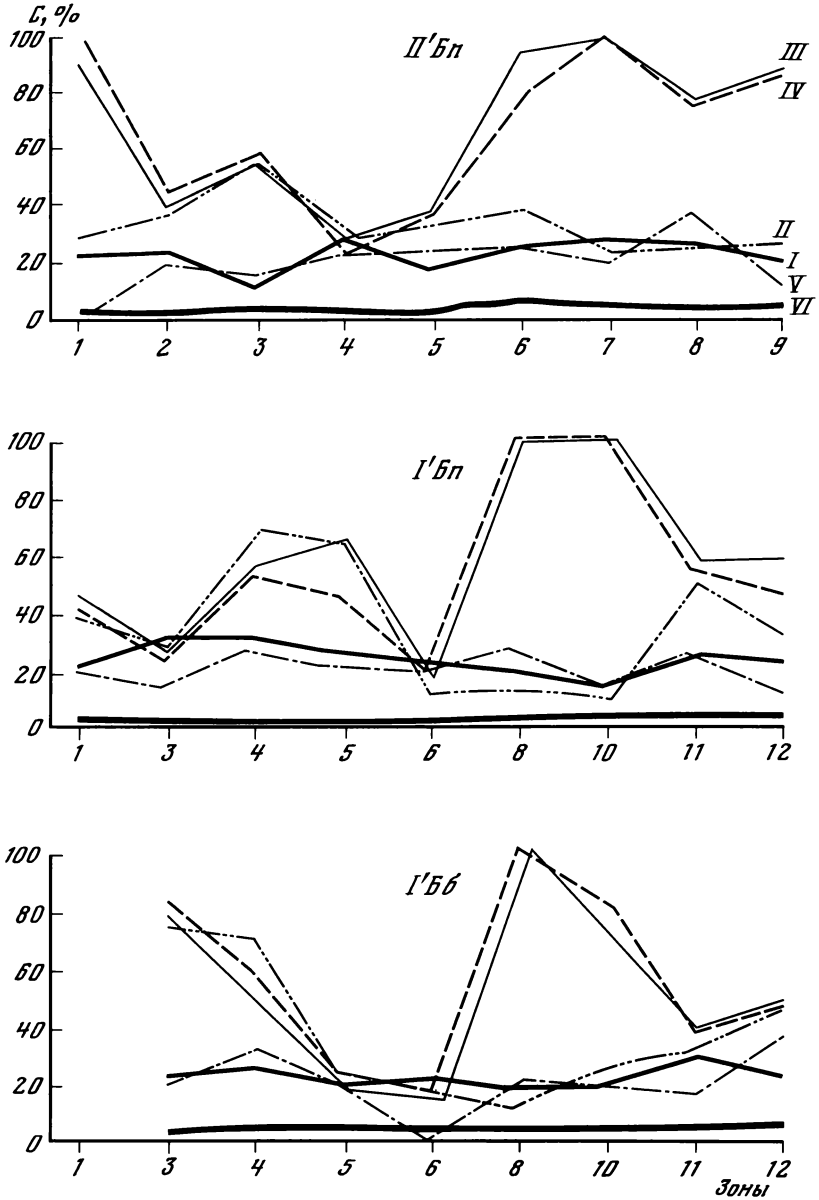


Рис. 3. Индивидуальная изменчивость признаков биологических свойств семян (I—VI) у берез пушистой (Бп) и бородавчатой (Бб) в Зауралье (I′) и Предуралье (II′), урожай 1974 г.

Зоны (подзоны): *1* — лесотундровая, *2* — предлесотундровая, *3* — северотаежная, *4* — среднетаежная (северная часть для Зауралья, «рям» для Предуралья), *5* — среднетаежная (южная часть для Зауралья, «грива» для Предуралья), *6* — южнотаежная, *7* — широколиственнолесная, *8, 9* — лесостепная (северная и южная части, соответственно), *10* — степная (Зауральская), *11, 12* — степная (Тургайская, северная и южная части, соответственно)

Характер индивидуальной изменчивости по времени, необходимому для начала прорастания семян и динамике их прорастания при разных температурных режимах обнаруживает ряд особенностей. В частности, максимальная амплитуда изменчивости наблюдается при повышенных температурных режимах и у семян, происходящих из экстремальных условий — высокогорья, высокие и низкие широты.

Более раннее прорастание и повышенная энергия прорастания свойственны семенам с высокой всхожестью. Наконец, реакция семян разных индивидов на различные температуры не однотипна. Поэтому соотношение между кривыми прорастания семян по отдельным режимам может существенно изменяться (Махнев, 1978).

Амплитуда индивидуальной изменчивости признаков биологических свойств семян у разных видов берез сравнительно близка, хотя некоторые особенности у них все же имеются. Так, среди видов секции Nanae вариабельность свойств прорастающих семян заметно выше у березы Сукачева (табл. 3). Это, скорее всего, связано с тем, что у данной березы качество семян, независимо от интенсивности плодоношения, всегда очень низкое. Примечательно, что у другой кустарниковой березы, но относящейся к секции Fruticosae — B. humilis, внутрипопуляционная изменчивость биологических свойств семян сравнительно высока. Среди берез секции Albae повышенной внутрипопуляционной изменчивостью полнозернистости, всхожести и энергии прорастания семян выделяются подвиды березы пушистой, распространенные в экстремальных условиях.

При сравнении разных секций видно, что амплитуда индивидуальной изменчивости времени, необходимого для начала прорастания семян у кустарниковых берез выше, чем у белых берез.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Данная форма изменчивости относится к групповой и обусловлена, в основном, разнообразием экотопов. В связи с этим Э. Майр (1974) рассматривает ее как биотипическую или экофенотипическую, т. е. относит ее к ненаследственной изменчивости. В лесной генетике единого мнения по данному вопросу нет (Schönborn, 1967), но считается возможным образование наследственных экологических форм в условиях пестрого экологического фона на ограниченных пространствах (Вересин, 1960; Лукьянец, 1979).

О наличии и величине экологической изменчивости у видов — лесообразователей, в том числе берез по некоторым габитуальным признакам можно в первом приближении судить по таблицам хода роста и другим источникам. Однако для корректной оценки данной изменчивости они непригодны, так как за редким исключением (Brasstad, 1967), составлены без учета видовой принадлежности берез.

В условиях Урала наиболее репрезентативные экологические ряды свойственны березе пушистой, которую еще Г. Доппельмайр (1909) охарактеризовал как типичного мезофита и в то же время, как выраженного ксерофита, хотя ее экологический ареал иногда считается видоспецифичным (Кулагин, 1979). В подзоне южной тайги Урала экологический ряд этой березы представлен широким спектром типов леса — от избыточно

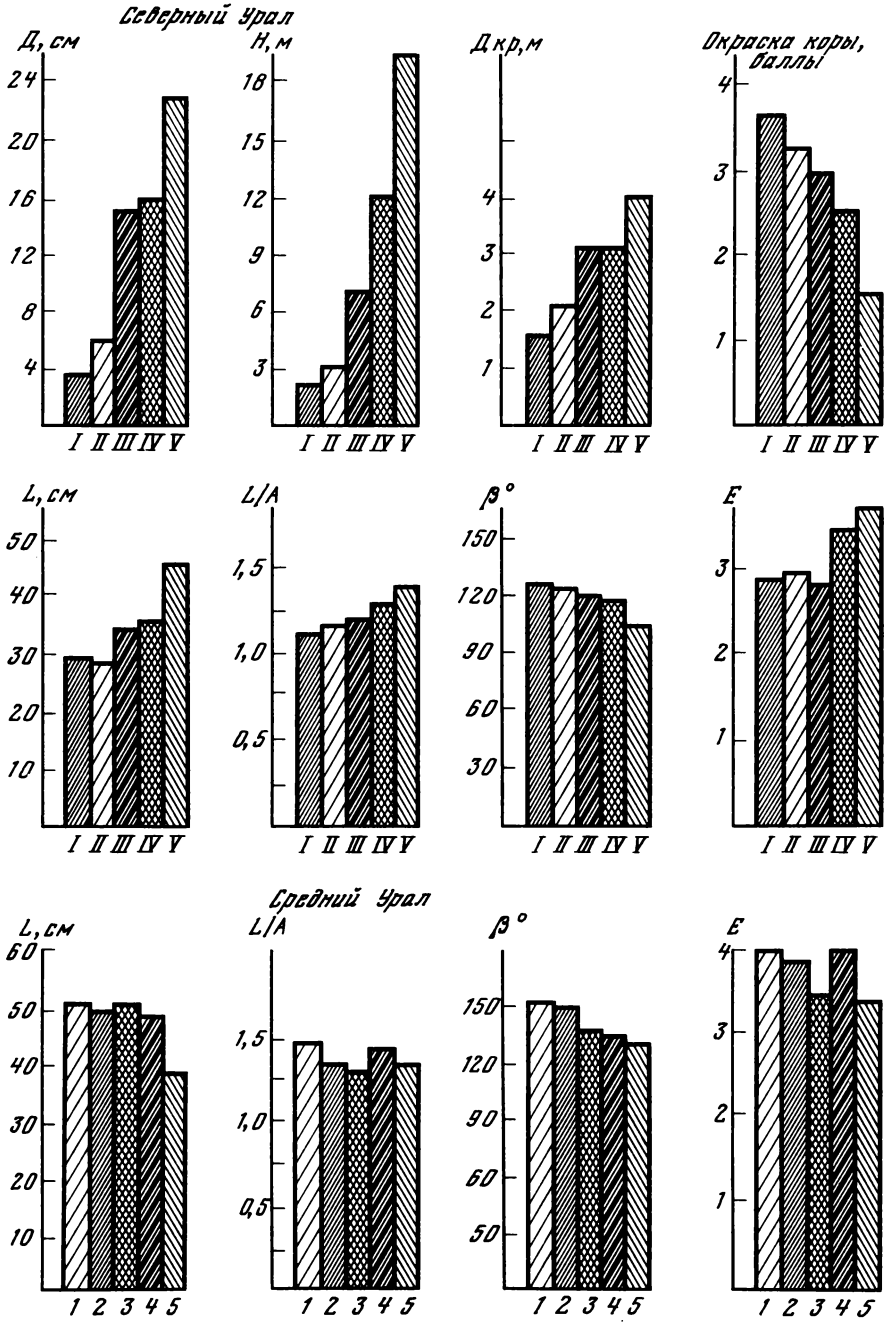

Северный Урал
Д, см
24
20
16
12
8
4
I II III IV V
Н, м
18
15
12
9
6
3
I II III IV V
Д кр, м
4
3
2
1
I II III IV V
Окраска коры, баллы
4
3
2
1
I II III IV V
L, см
50
40
30
20
10
I II III IV V
L/A
1,5
1,0
0,5
I II III IV V
β°
150
120
90
60
30
I II III IV V
E
3
2
1
I II III IV V
Средний Урал
L, см
60
50
40
30
20
10
1 2 3 4 5
L/A
1,5
1,0
0,5
1 2 3 4 5
β°
150
120
90
60
50
1 2 3 4 5
E
4
3
2
1
1 2 3 4 5

Таблица 4

Экологическая изменчивость коры и габитуальных признаков у березы пушистой на Среднем Урале

Тип леса, бонитет	Диаметр деревьев на высоте 1,3 м, см	Высота, м	Высота распространения трещин, м	Окраска коры в баллах
Ельник кисличниковый, II	22,8±1,0	21,0±0,4	0,38±0,12	1,90±0,13
Сосняк ягодниковый, II, 5	23,3±1,7	19,1±0,9	0,95±0,22	1,13±0,05
Сосняк осоково-сфагновый, III, 5	20,0±1,6	14,6±0,6	0,53±0,17	1,64±0,09
Березняк осоково-сфагновый, IV	14,8±0,6	13,3±0,4	0,36±0,09	1,62±0,12
Сосняк осоково-сфагновый, Va	4,55±0,32	5,07±0,36	0	1,69±0,11
Коэффициент вариации (*C*, %)	45,5	42,4	77,3	17,8
Степень дифференциации ряда (*F*)	53,0[3]	43,4[3]	6,28[3]	18,3[3]

увлажненных до свежих. Экологический ряд березы бородавчатой здесь у́же, но вообще он достаточно широк и включает популяции из различных ассоциаций — от горностепных до горнотундровых.

Экологические ряды карликовой березы в равнинных районах таежной зоны выражены слабо, но в высокогорных поясах и в высоких широтах они представляют обычное явление. Напротив, береза Сукачева типичный стенотопный вид с узкой экологической нишей.

В экологическом ряду березы пушистой, составленном по принципу снижения класса бонитета и увеличения увлажнения почвы, изменчивость структурных и качественных признаков вегетативных органов очень высока. Размеры деревьев и строение коры имеют высокий уровень изменчивости, а окраска коры — средний уровень. По этим признакам экологический ряд четко дифференцирован. По окраске коры, например, выделяются три группы (табл. 4). Одна из них представлена насаждениями низших бонитетов, в которых преобладает серая окраска коры. Березняки высших бонитетов, напротив, по этому показателю существенно различаются. Следовательно, окраска коры определяется не только условиями увлажнения.

Экологическая обстановка в высотном ряду быстро изменяется, соответственно трансформируются и характер роста, развития и другие показатели березы (рис. 4). Так, средняя высота деревьев в популяциях из горнотундрового пояса в 5—12 раз меньше, чем в горнолесном поясе. Диаметр кроны может достигать максимальной величины не в горнолесном поясе, как другие показатели, а в переходной к нему полосе, что связано с наблюдающейся здесь разреженностью насаждений. Экологическая изменчивость по окраске коры и диаметру кроны в высотных рядах меньше,

←

Рис. 4. Показатели признаков: габитуальных (*Д* — диаметр, *Н* — высота дерева, *Дкр* — диаметр кроны), коры и листьев в высотном ряду на Северном Урале и в низкогорном экологическом ряду на Среднем Урале у березы пушистой.

Название поясов: I — горнотундровый, II — полоса, переходная к подгольцовому поясу, III — подгольцовый, IV — полоса, переходная к горнолесному поясу, V — горнолесной. Типы леса низкогорного ряда: *1* — ельник кисличниковый II бонитета; *2* — березняк травяно-вейниковый III, 5 бонитета; *3* — березняк осоково-сфагновый III, 5 бонитета; *4* — березняк осоково-сфагновый IV бонитета; *5* — сосняк осоково-сфагновый Va бонитета

Таблица 5

Экологическая изменчивость коры и габитуальных признаков у березы пушистой в высотном ряду из различных частей Урала

Части Горного Урала	Диаметр деревьев		Высота		Диаметр кроны		Окраска коры	
	CV	*F*	*CV*	*F*	*CV*	*F*	*CV*	*F*
Приполярный	44,4	76,4[3]	47,4	104,2[3]	26,0	23,1[3]	26,0	32,1[3]
Северный	63,0	73,7[3]	81,7	250,9[3]	35,3	24,9[3]	30,4	37,0[3]
Южный	62,0	52,6[3]	79,5	41,8[3]	50,8	68,0[3]	24,6	55,3[3]

Примечание. Достоверность различий доказана: 1, 2, 3 — на уровне 0,05; 0,01; 0,001 соответственно

чем по высоте и диаметру деревьев, но дифференциация рядов по всем этим признакам достоверна (табл. 5).

Известно, что форма и размеры листьев при изменении условий местопроизрастания также изменяются (Маргайлик, 1964; Boinska, Nienartowicz, 1979), но сведения в этом отношении незначительны. По нашим данным, экологическая изменчивость листьев белых берез невелика, но в условиях низкогорий имеет определенную направленность в соответствии с экологическим градиентом. У березы пушистой, например, размеры листьев уменьшаются по мере ухудшения условий произрастания, особенно в экстремальных условиях (Махнев, 1969). У березы бородавчатой соответствующие изменения в экологическом ряду не существенны. Поэтому коэффициент вариации у всех признаков ее листьев, за исключением *E*, очень низкий. У березы пушистой очень низкий уровень изменчивости характерен только для формы листьев, а их размеры имеют низкий уровень изменчивости (табл. 6, рис. 4).

Амплитуда экологической изменчивости листьев в горах зависит прежде всего от протяженности и контрастности высотного ряда. На Приполярном Урале она незначительна, поэтому изменчивость их здесь очень мала. На Северном и Южном Урале все соответствующие показатели выше (табл. 7). По мере продвижения от нижних к верхним поясам наблюдается уменьшение листьев и заметное изменение их формы — они становятся менее вытянутыми (рис. 4). Самая большая экологическая изменчивость размера листьев у белых берез отмечена в горах Алтая (табл. 8).

У карликовых берез в горах Алтая и Урала экологическая изменчивость листьев соответствует низкому или очень низкому уровню (табл. 9), но направленность ее менее определенная, чем у белых берез. С увеличением высоты листья несколько уменьшаются и становятся более округлыми, т. е. наблюдается усиление ксероморфизма их, что представляет общую закономерность (Smarda, 1975).

В низкогорьях Среднего Урала экологическая изменчивость семянок у березы пушистой близка по амплитуде изменчивости листьев, а у березы бородавчатой она выше. У обоих видов в экологическом ряду наиболее вариабельны абсолютная и относительная ширина семянок. Признаки *а*, *б* и *г/а* довольно стабильны, а индекс орешков занимает в этом отношении промежуточное положение (табл. 10). В отличие от листьев, экологическая изменчивость семянок в низкогорьях не обнаруживает явной направленности или корреляции с экологическим градиентом (рис. 5).

Таблица 6

Характеристика экологической изменчивости признаков листьев белых берез в низкогорьях Среднего Урала

Признаки	Береза пушистая			Береза бородавчатая		
	Лимиты	*CV*	*F*	Лимиты	*CV*	*F*
L	37,1—52,5	12,8	$52,0^{3}$	43,8—47,0	3,6	0,77
A	27,2—37,8	12,5	$17,6^{3}$	31,9—33,6	2,2	1,29
L/A	1,35—1,48	4,0	$5,72^{3}$	1,39—1,44	1,5	0,29
D	2,26—2,55	4,5	$2,87^{1}$	2,94—3,20	3,8	$7,25^{3}$
β	97,1—110,4	5,3	$5,58^{3}$	118,8—126,5	5,1	$3,73^{1}$
E	3,17—3,96	9,1	$10,6^{3}$	5,93—7,87	13,8	$15,8^{3}$

Таблица 7

Характеристика экологической изменчивости признаков листьев в высотных рядах березы пушистой на Урале

Признаки	Приполярный Урал			Северный Урал			Южный Урал		
	Лимиты	*CV*	*F*	Лимиты	*CV*	*F*	Лимиты	*CV*	*F*
L	34,9—38,2	4	0,39	29,1—46,4	20	$67,8^{3}$	27,3—40,7	15	$21,6^{3}$
A	30,2—31,6	2	0,63	24,6—34,0	13	$29,2^{3}$	22,6—31,0	13	$9,97^{3}$
L/A	1,17—1,26	3	$4,67^{2}$	1,17—1,40	7	$11,6^{3}$	1,21—1,39	6	$3,32^{1}$
D	2,50—2,56	1	0,16	2,44—2,51	1	0,22	2,56—3,13	9	$11,0^{3}$
β	131—153	7	$7,20^{3}$	107—128	7	$5,55^{2}$	109—136	10	$15,6^{3}$
E	3,21—3,85	8	$18,1^{3}$	2,85—3,63	11	$9,30^{3}$	3,07—3,82	8	$11,8^{3}$

Таблица 8

Показатели дифференциации высотного ряда белых берез по признакам листьев на Алтае

Признаки	Северо-Восточный Алтай				Центральный Алтай		
	Б. бородавчатая		Б. пушистая		Б. бородавчатая		
	Лимиты	*t*	Лимиты	*t*	Лимиты	*CV*	*F*
L	39,6—42,2	1,78	37,4—43,3	$3,65^{3}$	33,5—46,2	16,6	$16,4^{3}$
A	29,5—30,4	0,70	28,8—30,5	1,23	30,4—36,2	8,7	$20,5^{3}$
L/A	1,34—1,50	$3,48^{3}$	1,35—1,45	$2,49^{1}$	1,11—1,38	7,0	$5,44^{2}$
D	2,78—2,96	1,32	2,37—2,63	$2,61^{2}$	2,97—3,37	6,1	$4,08^{1}$
β	118—120	0,62	102—115	$2,91^{2}$	124—167	16,1	$78,1^{3}$
E	5,88—7,58	$4,67^{3}$	3,96—4,04	0,37	4,30—5,39	7,9	$8,60^{3}$

По-видимому, это свидетельствует о некоторой «автономности» семянок по отношению к факторам внешней среды.

Напротив, в высотном ряду березы пушистой трансформация признаков семянок происходит вполне направленно. Так, по мере движения от горно-тундрового к нижележащим поясам длина орешков вначале увеличивается, достигая максимума в подгольцовом поясе или в смежных с ним переходных полосах, а затем вновь уменьшается. Величина же крыльев на всем протяжении профиля имеет тенденцию к увеличению, поэтому и амплитуда

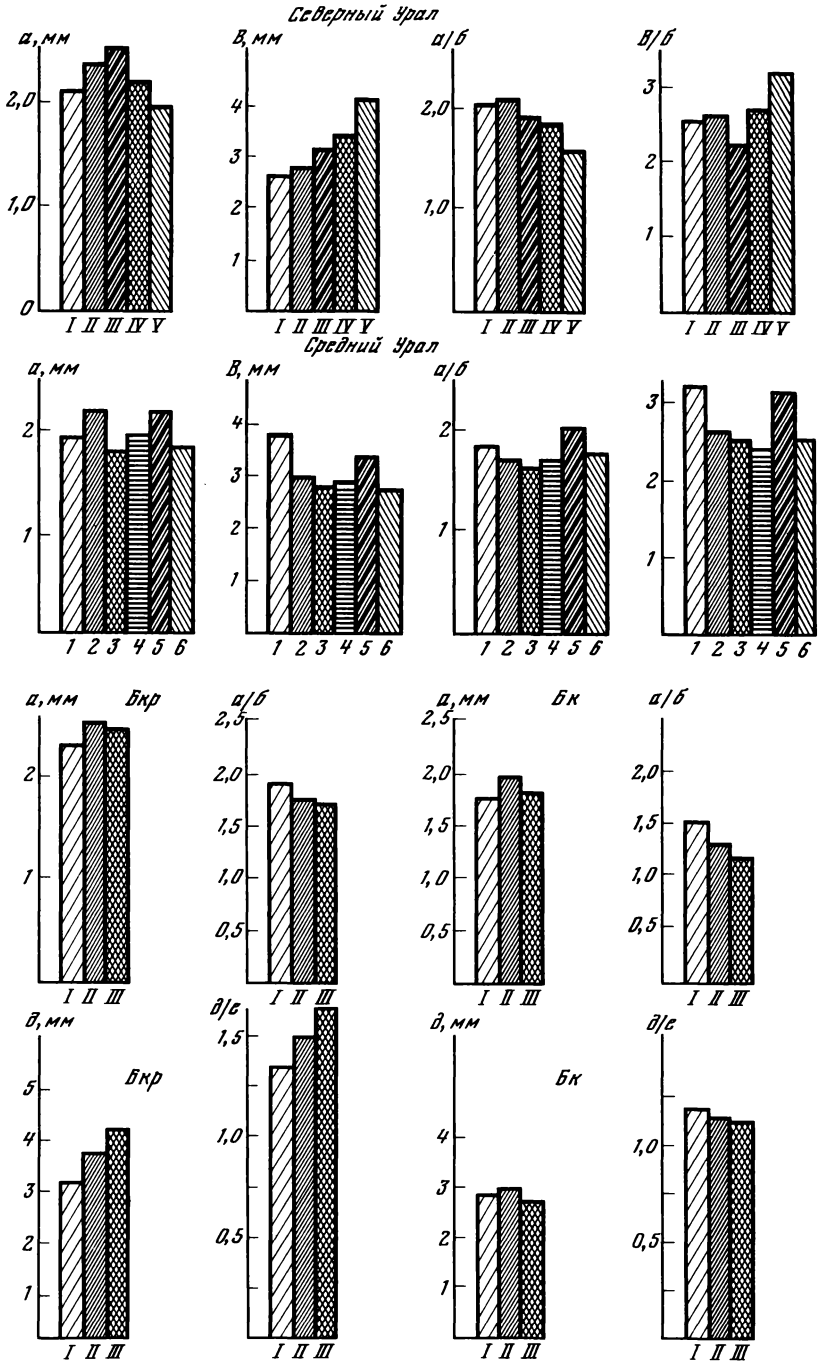

Северный Урал
а, мм
В, мм
а/б
В/б
Средний Урал
а, мм
В, мм
а/б
а, мм
Бкр
а/б
а, мм
Бк
а/б
в, мм
Бкр
в/г
в, мм
Бк
в/г

Таблица 9

Характеристика экологической изменчивости листьев в высотном ряду берез секции Nanae

Признаки	Б. круглолистная, Алтай						Б. карликовая, Приполярный Урал		
	Северо-Восточный			Центральный					
	Лимиты	*CV*	*F*	Лимиты	*CV*	*F*	Лимиты	*CV*	*F*
L	12,0—13,7	7	5,87[2]	11,3—14,7	12	18,1[3]	9,4—13,1	12	38,4[3]
A	10,4—12,3	9	14,9[3]	11,2—13,5	9	10,2[3]	10,2—12,7	9	22,7[3]
L/A	1,12—1,21	4	2,75	1,00—1,07	4	4,76[2]	0,93—1,05	5	5,14[2]
D	1,82—1,93	3	2,12	1,96—2,14	4	6,15[3]	1,85—2,28	8	8,57[3]
β	113—131	8	14,8[3]	124—128	2	0,86	127—148	5	4,79[1]
E	1,49—2,05	16	22,6[3]	1,55—1,67	4	2,90[1]	1,54—1,84	7	12,0[3]

Таблица 10

Экологическая изменчивость признаков семянок и плодовых чешуй в низкогорных рядах белых берез на Среднем Урале

Признаки	Береза пушистая			Береза бородавчатая		
	Лимиты	*C*, %	*F*	Лимиты	*C*, %	*F*
а	1,81—2,10	5,9	8,35[3]	1,74—2,26	11,4	18,4[3]
б	1,07—1,22	5,5	5,20[2]	1,11—1,28	6,9	0,61
в	2,68—3,87	15,8	9,39[3]	3,00—4,26	14,5	16,7[3]
а/б	1,66—1,94	6,7	1,10	1,49—2,04	13,1	15,2[3]
в/б	2,30—3,18	14,8	0,02	2,52—3,83	16,9	35,8[3]
г/а	1,08—1,20	3,4	3,45[1]	1,26—1,32	1,9	0,29
д	3,98—4,87	7,0	1,54	3,80—4,90	10,7	6,81[2]
е	3,21—4,20	10,2	9,37[3]	3,81—4,41	9,6	5,49[2]
ж	1,20—1,36	4,3	1,93	1,04—1,18	5,3	0,46
λ	106—116	3,1	0,20	90—110	5,6	6,96[2]
д/е	1,11—1,33	6,6	2,39	0,99—1,04	2,2	0,01
Оп	2,92—3,15	3,7	1,15	0,90—1,08	9,1	0,53

изменчивости признаков *в* и *в/б* сравнительно высока. Остальные признаки семянок в высотных рядах, особенно на Приполярном Урале, имеют очень низкий или низкий уровни изменчивости (табл. 11).

Амплитуда экологической изменчивости признаков семянок у карликовых берез оценивается в основном очень низким уровнем. Их трансформация с высотой происходит сходным с березой пушистой путем. Своеобразие заключается лишь в том, что у карликовых берез полоса оптимального роста сдвинута в направлении больших высот в нижнюю часть горнотундрового пояса (рис. 5).

←

Рис. 5. Показатели признаков генеративных органов в экологических рядах: березы пушистой на Северном и Среднем Урале, березы круглолистной (Бкр) и березы карликовой (Бк) на Алтае и Урале, соответственно.

I—V — высотные пояса, название которых указано на рис. 4; I[1], II[1], III[1] — верхняя, средняя и нижняя полосы горнотундрового пояса. Низкогорные типы леса: *1* — ельник кисличниковый II бонитета; *2* — сосняк ягодниковый II, 5 бонитета; *3* — березняк поручейник III бонитета; *4* — березняк осоково-сфагновый III, 5 бонитета; *5* — березняк осоково-сфагновый IV бонитета; *6* — сосняк осоково-сфагновый Va бонитета.

Таблица 11

Характеристика экологической изменчивости признаков семянок и плодовых чешуй в высотных рядах берез разных секций

Признаки	Береза пушистая								
	Приполярный Урал			Северный Урал			Южный Урал		
	Лимиты	*C*, %	*F*	Лимиты	*C*, %	*F*	Лимиты	*C*, %	*F*
а	2,69—2,84	2,4	—	2,26—2,57	8,4	3	1,89—2,29	8,3	—
б	1,35—1,45	2,9	—	1,15—1,37	6,9	—	1,08—1,22	5,3	—
в	3,41—4,00	6,9	1	2,67—4,11	17	3	2,10—3,05	15	3
а/б	1,89—2,11	4,5	—	1,63—2,08	9,3	3	1,77—1,92	3,5	—
в/б	2,39—2,83	6,2	—	2,21—3,24	16	3	1,94—2,59	11	3
г/а	1,04—1,14	3,5	—	0,98—1,23	9,8	3	0,93—1,07	5,0	3
д	4,32—5,53	9,1	3	3,88—4,66	7,7	3	2,78—4,25	16	3
е	4,00—4,93	3,8	—	2,89—3,60	9,8	3	2,28—3,53	17	3
ж	1,38—1,78	11	2	0,87—1,12	11	—	0,77—1,34	23	3
λ	118—129	3,2	—	118—136	6,0	2	113—133	6,1	3
д/е	1,09—1,26	6,3	1	1,15—1,39	7,6	2	1,21—1,39	5,7	—
Оп	2,56—3,35	12	3	2,20—2,90	13	2	3,13—3,95	9,5	—

Форме и размерам плодовых чешуй придается большое значение в таксономии берез, поэтому познание характера их экологической изменчивости весьма важно. В низкогорьях экологическая изменчивость плодовых чешуй у белых берез по признакам, характеризующим размеры, соответствует низкому уровню, а по признакам формы — очень низкому уровню. По мере ухудшения условий произрастания наблюдается уменьшение размера чешуй. Показатели формы чешуй при этом существенно не изменяются (рис. 6, табл. 11). В высотном ряду признаки формы плодовых чешуй также довольно стабильны, а изменчивость их размера увеличивается от очень низкого или низкого уровня на Приполярном Урале до среднего на Южном Урале.

Трансформация плодовых чешуй в высотном ряду разных областей Урала происходит своеобразно: на Приполярном Урале максимальные размеры чешуй зафиксированы в подгольцовом поясе, а на Среднем и Южном Урале — в горнолесном поясе. Напротив, индекс чешуй на Приполярном Урале больше в нижней части ряда, а на Северном и Южном Урале в верхней части ряда. По углу отхождения боковых лопастей дифференциация ряда наблюдается только на Северном и Южном Урале — более низкий показатель характерен для нижней части ряда.

Уровень экологической изменчивости признаков плодовых чешуй у берез карликовой и круглолистной низкий или очень низкий. Изменение соответствующих признаков с высотой у этих видов идет своеобразно. У березы круглолистной с уменьшением высоты их значение увеличивается. У карликовой березы четких изменений в этом отношении не выявлено (см. рис. 5).

Неравноценность экотопов отражается на показателях биологических свойств семян. Так, на фоне хорошего урожая и высокого качества семян наблюдается уменьшение их веса у березы пушистой в южнотаежной подзоне при ухудшении условий произрастания с 236 мг в сосняке ягодниковом до 166 мг в сосняке осоково-сфагновом, а время, необходимое для начала прорастания семян, увеличивается соответственно с 2,55 до 3,05 дня. В то же

Береза круглолистная, Северо-Восточный Алтай			Береза карликовая, Приполярный Урал		
Лимиты	*C*, %	*F*	Лимиты	*C*, %	*F*
2,34—2,48	3,1	—	1,82—2,03	6,1	2
1,24—1,42	7,5	3	1,30—1,47	6,2	2
2,34—2,74	7,9	3	1,70—1,90	6,5	1
1,75—1,90	4,2	—	1,33—1,42	3,3	—
1,85—1,96	2,9	—	1,20—1,33	5,1	3
0,99—1,00	0,1	—	0,75—0,81	4,1	2
3,24—4,11	12	3	2,51—2,76	4,9	—
2,44—2,61	4,5	—	2,44—2,63	3,8	—
1,11—1,37	11	2	1,09—1,24	7,1	—
160—162	1,9	—	147—154	3,0	2
1,36—1,66	10	2	1,04—1,07	2,0	—
0,97—1,07	5,0	—	1,07—1,37	13	—

время всхожесть семян высока во всех типах леса (52—63%), а экологическая изменчивость соответствует низкому уровню, т. е. ниже индивидуальной изменчивости (Махнев, 1978). У березы бородавчатой вес семян также уменьшается с 221 мг в сосняке ягодниковом I класса бонитета до 164 мг в березняке разнотравном II бонитета. Время, необходимое для начала прорастания семян, увеличивается с 2,25 до 2,60 дней соответственно. По средневзвешенной температуре прорастания семена из разных типов леса у белых берез существенно не отличаются.

Детальное представление об экологической изменчивости термических свойств семян получено на основании анализа их прорастания при разных температурных режимах. Установлено, что семена березы пушистой отличаются от семян березы бородавчатой довольно узким диапазоном оптимальных температур прорастания и слабой способностью прорастать при экстремальных температурах (15,39° С). Низкие энергия прорастания и всхожесть являются немаловажным фактором, так как более широкие пределы температур, при которых могут прорастать семена, частично объясняют распространенность растений (Крокер, Бартон, 1955). Степень экологической дифференциации семян у березы пушистой по их термическим свойствам сравнительно мала, но семена из низкобонитетного сосняка осоково-сфагнового выделяются довольно узким диапазоном оптимальных температур прорастания. Как правило, другие показатели прорастания у обоих видов бывают лучше, особенно при режимах, отличающихся от оптимального, у семян из насаждений высокой продуктивности. Примечательно, что у березы бородавчатой степень дифференциации термофильности семян, происходящих из разных типов леса, увеличивается по мере снижения температуры, а у березы пушистой, напротив, по мере ее увеличения, если за исходную принять температуру, соответствующую оптимальной (Махнев, 1978).

Анализ экологической изменчивости биологических свойств семян в высотном ряду имеет некоторые особенности в связи с наличием ряда осложняющих факторов: очень низкое качество семян в верхних поясах гор,

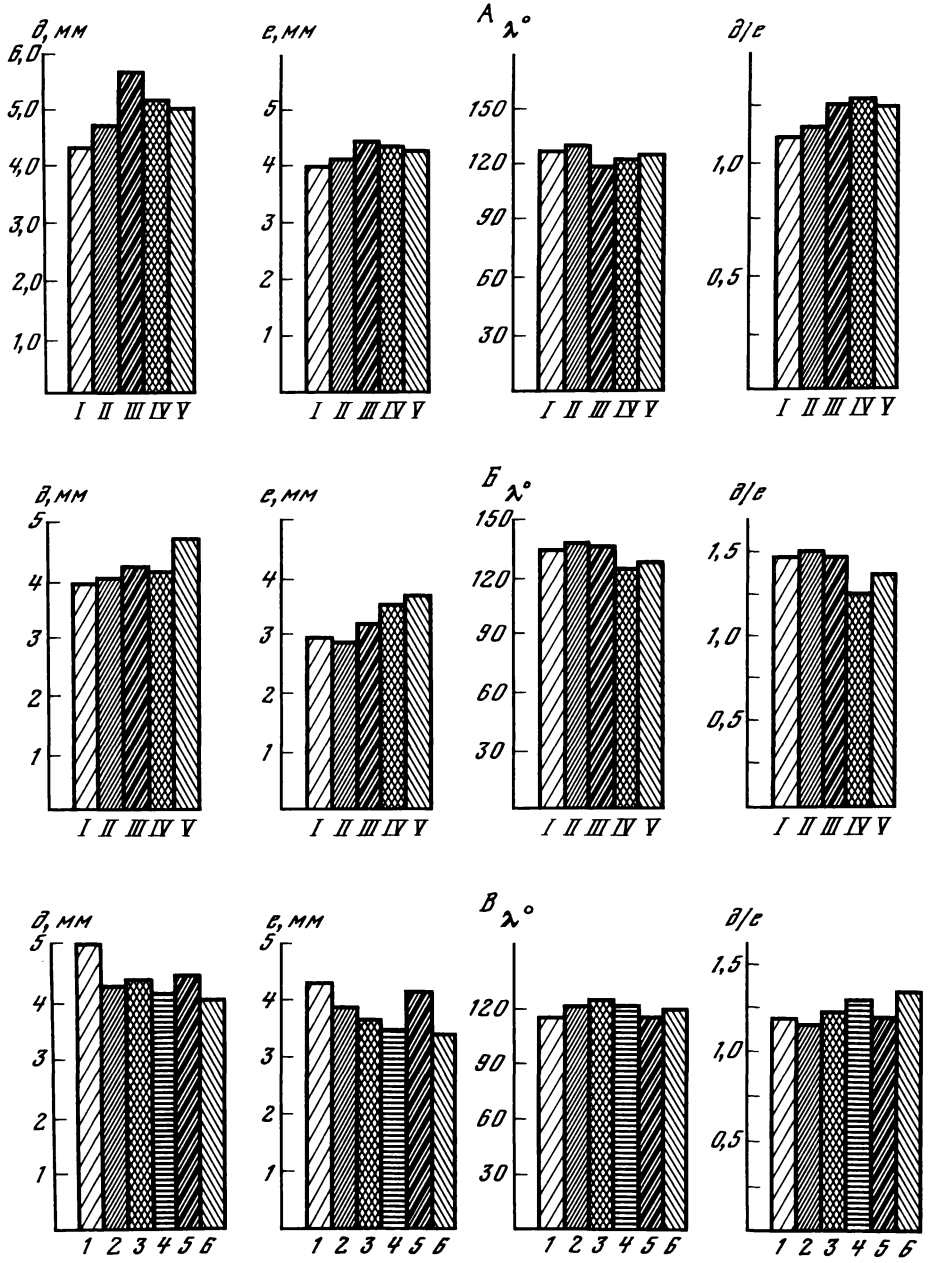


Рис. 6. Показатели признаков плодовых чешуй березы пушистой в экологических рядах: на Приполярном (*А*), Северном (*Б*) и Среднем (*В*) Урале. Обозначение высотных поясов указано на рис. 4, а типов леса — на рис. 5

неравноценность урожая семян в разных поясах, зависящая также от общей периодичности плодоношения. Однако в урожайные годы различия по интенсивности плодоношения между разными поясами, склонами и горными областями менее существенны. На верхнем пределе распространения интенсивность плодоношения древовидных берез особенно низка. Некоторое исключение в этом отношении наблюдалось только в 1976 г., когда на общем фоне слабого урожая семян на Северном Урале плодоношение березы пушистой в горнотундровом поясе было выше, чем в нижележащих поясах. Вообще условия для плодоношения в высокогорном подгольцовом поясе, судя по многолетним наблюдениям, достаточно благоприятны, однако здесь, как и у сосны на северном пределе и в высокогорьях (Козубов, 1974), урожай полнозернистых семян наблюдается значительно реже, чем хорошее плодоношение.

Амплитуда экологической изменчивости биологических свойств семян в высотном ряду, как правило, в два-три раза меньше, чем амплитуда индивидуальной изменчивости, но тем не менее дифференциация выражена четко (Махнев, Махнева, 1979).

Вес всех семян и только полнозернистых семян, аналогично размеру орешков и семянок в высотном ряду березы пушистой на Урале, обычно достигает максимума в подгольцовом поясе, заметно уменьшаясь в выше- и нижележащих поясах. Влияние экспозиции склона на вес семян, как это видно на примере Северного Урала, незначительно (табл. 12).

В отличие от Урала, в двух подпровинциях Алтая изменение веса семян у белых берез с высотой происходит по-разному. В высокогорном лесотундровом поясе Северо-Восточного Алтая распространены крупноплодные популяции берез пушистой и бородавчатой, которые даже при очень низкой полнозернистости (до 3%) превосходят или не уступают в весе более полнозернистым (до 41%) семенам из популяций нижних поясов. Напротив, в Центральном Алтае (гора Белуха) на профиле с перепадом высот около 1000 м вес семян с уменьшением высоты постепенно увеличивается (табл. 13).

Из анализа динамики веса семян разных по экологии видов следует, что этот признак имеет определенное приспособительное значение. В частности, у видов с узкой экологической нишей (берез карликовой и круглолистной) семена сравнительно тяжелы и отличаются слабой летучестью. У локализованной в горах березы извилистой семена также «нелетучи» и тяжелы, т. е. у них естественный отбор идет на формы с семенами, распространяющимися в ограниченном радиусе. Между тем, у агрессивной, пластичной и сравнительно филогенетически молодой березы бородавчатой (Васильев, 1969) семена обладают высокими летными свойствами (Денисов и др., 1973).

У белых берез всхожесть и энергия прорастания семян с высотой уменьшается (Махнев, Махнева, 1979). Следовательно, качество семян в горах определяется прежде всего специфическим комплексом внешних факторов. Так, отрицательное влияние на плодоношение и качество семян оказывают поздние весенние заморозки (Курдиани, 1914; Навашин, 1951; Некрасова, 1960), хотя по данным В. М. Каледы (1979), пыльца еще сохраняет высокую всхожесть при отрицательной температуре —4° С, а также обильные осадки, сильные ветры, особенно характерные для высокогорий. Под воздействием перечисленных факторов в верхних поясах гор

Таблица 12

Показатели веса семян (мг) урожая 1974 г. в высотных рядах берез на Урале (M±m)

Высотный пояс	Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал		Южный Урал
	Ю*	С*	Ю	С	Ю	Ю
			Береза карликовая			
Горная тундра, верхняя часть	160±16	161±9	177±11		161±10	
Горная тундра, нижняя часть	200±24	137±11	168±10		198±18	
			Береза пушистая			
Горная тундра	215±25	215±18		208±11	218±11	192±8
Подгольцовый	287±16	240±19		255±23	301±31	156±10
Горнолесной		170±17		256±13	224±20	268±19

* Склон: Ю — южной, С — северной экспозиции

Таблица 13

Высотная изменчивость веса семян берез на Алтае (M±m) (урожай 1973 г.)

Высотный пояс	Б. круглолистная		Б. пушистая	Б. бородавчатая	
	Северо-Восточный Алтай	Центральный Алтай	Северо-Восточный Алтай	Северо-Восточный Алтай	Центральный Алтай
Высокогорная тундра	192±29	202±28			
Лесотундра	244±27	202±14	180±8	148±18	59
Кедрово-пихтовый лес	270±31	282±14			99±14
Лиственничный лес			134±16	148±24	138±12
Луговые степи					148±10

наблюдается не только потеря урожая, но и сильное снижение качества семян за счет формирования преимущественно партенокарпических. Низкое качество семян, таким образом, свидетельствует о том, что у древовидных берез на верхнем пределе распространения в экстремальных условиях отсутствуют достаточно эффективные приспособления, обеспечивающие успешную половую продукцию. Это препятствует широкому распространению древовидных берез в высокогорьях, поскольку климатически доступный предел находится выше действительной границы их современного распространения (Крючков, 1957). В этой связи обнаружилось, что в каменистой горной тундре горы Манараги на Приполярном Урале, совместно с обычной формой произрастает низкорослая, высотой до 1 м стланиковая форма извилистой березы, которая плодоносит значительно лучше, чем обычная, но качество семян у обеих форм одинаково плохое. Очевидно, габитус особей имеет лишь некоторое значение для сохранения плодов.

Всхожесть и абсолютная энергия прорастания семян карликовых берез с увеличением высоты обычно не снижается, а даже имеет некоторую

тенденцию к повышению (Махнев, Махнева, 1979). Это достигается благодаря наличию у них широкой экологической амплитуды цветения и эффективных приспособлений к перекрестному опылению с помощью ветра (Кайгородова, 1975).

Энергия прорастания семян (относительная и абсолютная) в определенной степени характеризует важное биологическое свойство — покой. Экологическая изменчивость по данному признаку мала и не всегда имеет выраженную направленность. Некоторое снижение относительной энергии прорастания семян по мере продвижения в высокогорья отмечается у березы круглолистной на Алтае, где ее профиль отличается значительным перепадом высот (Коропачинский, 1975).

Другой показатель покоя семян — время, необходимое для начала прорастания при оптимальной температуре — не обнаруживает определенной связи с высотой над уровнем моря. Например, при пониженных температурных режимах раньше начинают прорастать семена березы пушистой с южного склона из подгольцового пояса, но для семян северного склона это не характерно. У карликовой березы раньше прорастают также при пониженной температуре семена из верхней части тундры. При повышенных температурах различия между семенами из разных поясов и их частей нивелируются (Махнев, Махнева, 1979).

Следовательно, время, необходимое для начала прорастания семян из разных поясов при оптимальном температурном режиме очень близко и имеет небольшое абсолютное значение. Своеобразие семян берез из изучаемых высотных поясов по данному показателю обнаруживается только при экстремальных минимальных температурных режимах. Существенное значение при этом имеет качество семян. В этом отношении показателен высотный ряд березы пушистой на Южном Урале, где медленно (на 4-й день) прорастающие семена из подгольцового пояса отличаются очень низким качеством (всхожесть—1,4%).

По термическим свойствам на фоне общих показателей: способности прорастать в широком диапазоне температур, резкого снижения всхожести при экстремальных температурных режимах, наличия 1—2 оптимумов прорастания, — у семян разных видов из отдельных высотных поясов имеются некоторые особенности (Махнев, Махнева, 1979).

У карликовой березы семена из верхней части тундры способны всходить при более низкой температуре, чем семена из нижней части тундры и имеют более узкий диапазон оптимальных температур. Переменный температурный режим благоприятствует прорастанию семян этой березы. Во всех областях Урала, за исключением Полярного, где экологический фон на разных высотах «сглажен», наблюдается снижение показателей термических свойств семян с уменьшением высоты. У семян березы пушистой по мере поднятия в горы увеличивается относительная энергия, а диапазон оптимальных температур прорастания уменьшается.

Сезонная динамика прорастания семян разного высотного происхождения своеобразна. В частности, у семян карликовой и пушистой берез из верхних частей ряда период выхода из состояния относительного покоя более продолжительный, чем у семян, взятых с меньших высот. Судя по динамике прорастания, долговечность семян карликовой березы больше, чем семян березы пушистой (Махнев, Махнева, 1979). Все это не подтверждает мнение П. Ханельта (Hanelt, 1977), считающего, что связь между признака-

ми семян и существующим в настоящее время эколого-географическим положением отсутствует.

Экспозиция склона не оказывает сколько-нибудь существенного влияния на биологические свойства семян. Отмечается лишь, что при минимальных температурах (15,19° С) семена с северного склона всходят лучше, чем семена с южного склона (Махнев, Махнева, 1979).

Познание закономерностей экологической изменчивости биологических свойств семян важно в нескольких аспектах.

Во-первых, выясняется, что вследствие значительного смещения ритмов сезонного развития и других причин на фоне высотной поясности формируются популяционные экологические ряды березы.

Во-вторых, обнаруживается, что одной из основных причин, лимитирующих широкое расселение белых берез в верхние пояса гор, является снижение качества семян с увеличением высоты над уровнем моря.

В третьих, определяются пути приспособления вида к специфическим условиям (Joseph, 1929). Сущность этого процесса, по-видимому, заключается в том, что в ответ на изменения условий среды, в частности температурных, по мере подъема в горы изменяются термические свойства прорастающих семян — уменьшается средняя температура и диапазон оптимальных температур их прорастания у древовидных берез. Механизм, регулирующий прорастание семян, и представляет проявление экологического приспособления на разных высотах (Baskin, Baskin, 1971).

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Эта форма изменчивости присуща видам, имеющим более или менее широкий ареал, что следует из определения: «Наличие различий между пространственно разобщенными популяциями одного вида называется географической изменчивостью» (Майр, 1974, с. 208). Географическая изменчивость прежде всего свидетельствует о наличии адаптаций популяций к условиям среды, хотя механизм адаптации не всегда ясен (Шварц, 1980).

У берез на межпопуляционном уровне более всего изучена изменчивость по продуктивности, но пока нет полной ясности относительно адаптационной возможности видов, их генетических ресурсов и популяционной структуры. По нашим данным, в долготном ряду популяций в пределах таежной зоны межпопуляционная изменчивость габитуальных признаков сравнительно невелика, но выражены значительные ненаправленные локальные флуктуации, например, по индексу кроны: 3,92 — в Волго-Вятской провинции, против 2,08 — в Средне-Предуральской провинции, что скорее всего, связано со спецификой фитоценозов (табл. 14).

По строению и окраске коры различия популяций в долготном ряду белых берез довольно велики — изменчивость соответствует высокому уровню и не является клинальной. Причем изменение признаков с долготой у двух видов идет более или менее синхронно (Махнев, 1970).

Характер изменения габитуальных признаков у белых берез в широтном ряду более определенный. Так, диаметр, высота деревьев и индекс кроны имеют минимальные показатели на северном пределе, в зонах оптимума они достигают максимума, а затем, в популяциях с южного предела, вновь уменьшаются. Географическая изменчивость по этим признакам у березы

Таблица 14

Оценка географической изменчивости габитуальных признаков и коры деревьев белых берез

Признаки	Вид березы	Долготный ряд		Широтный ряд			
		Лимиты	*C*, %	Зауралье		Предуралье	
				Лимиты	*C*, %	Лимиты	*C*, %
Диаметр на высоте 1,3 м, см	Б	23,7—33,8	11,0	15,1—34,5	27,7	22,8—46,0	27,4
	П	22,4—33,3	13,1	7,1—29,2	40,1	7,2—33,3	36,8
Высота, м	Б	17,3—28,7	16,8	14,3—23,2	15,0	15,4—28,7	24,6
	П	13,9—22,8	13,8	4,6—20,4	39,5	4,0—21,0	39,9
Индекс кроны	Б	2,08—3,92	17,9	1,87—2,97	14,4	1,96—2,91	14,3
	П	2,29—3,77	19,2	1,75—3,15	18,8	1,04—3,00	28,9
Диаметр кроны, м	Б	3,84—7,47	17,3	2,78—6,20	32,0	3,87—8,71	34,8
	П	3,11—6,72	23,8	1,85—5,86	33,7	3,01—6,72	28,9
Угол отхождения сучьев	Б	32,7—57,0	23,7	Нет данных		Нет данных	
	П	34,1—70,0	29,3				
Распространение грубой корки	Б	0,00—1,68	65,3	0,0—1,72	74,4	0,0—1,43	87,6
	П	0,00—1,31	100	0,0—0,48	100	0,00—0,26	100
Распространение трещин, м	Б	0,88—5,67	37,1	0,0—8,20	83,6	0,05—6,29	80,6
	П	0,00—1,71	92,2	0,0—0,48	100	0,0—1,53	100
Окраска коры, баллы	Б	0,52—1,24	26,3	0,68—2,99	58,0	0,70—2,29	49,4
	П	1,06—2,21	21,3	1,20—2,98	29,7	1,05—3,53	41,3

Примечание. Б — береза бородавчатая, П — береза пушистая

пушистой выше, чем у березы бородавчатой и превышает индивидуальную изменчивость. У последней амплитуда этих двух форм изменчивости равна (табл. 14, рис. 7).

Вопреки широко распространенному мнению, грубая корка и трещины имеются не только у березы бородавчатой, но и у березы пушистой. Причем в северных популяциях они отсутствуют у обоих видов, а в южнотаежной подзоне и далее к югу становятся «типичными». Межпопуляционная изменчивость этих признаков велика и превышает внутрипопуляционную изменчивость.

Изменение окраски коры с широтой происходит клинально (Huxley, 1938). Максимальное потемнение коры у березы бородавчатой наблюдается на ее северном пределе, а у березы пушистой, особенно четко в Зауралье, выражены два пика потемнения коры: на северном и южном пределах распространения (рис. 7).

Географическая изменчивость признаков, характеризующих размер и форму листьев, в долготном ряду белых берез мала. Соответствующий коэффициент вариации у березы бородавчатой находится в пределах 2,8—8,9%, а у березы пушистой в пределах 2,8—10,4%. По своему характеру на большей части ряда изменчивость клинальная. Так, индекс пластинки листа у обоих видов в популяциях, далеко расположенных от Урала на запад (левобережье Камы) и восток (левобережье Иртыша), имеет сравнительно высокое значение. Далее, по мере приближения к горной части Урала, он заметно уменьшается, а затем, в пределах Уральской горной страны, вновь увеличивается. В противоположность индексу пластинки листа, относительное удаление ее широкой части в западной, восточной и горноуральской частях ряда имеет минимальные показатели.

Изменение листьев березы бородавчатой по степени оттянутости вер-

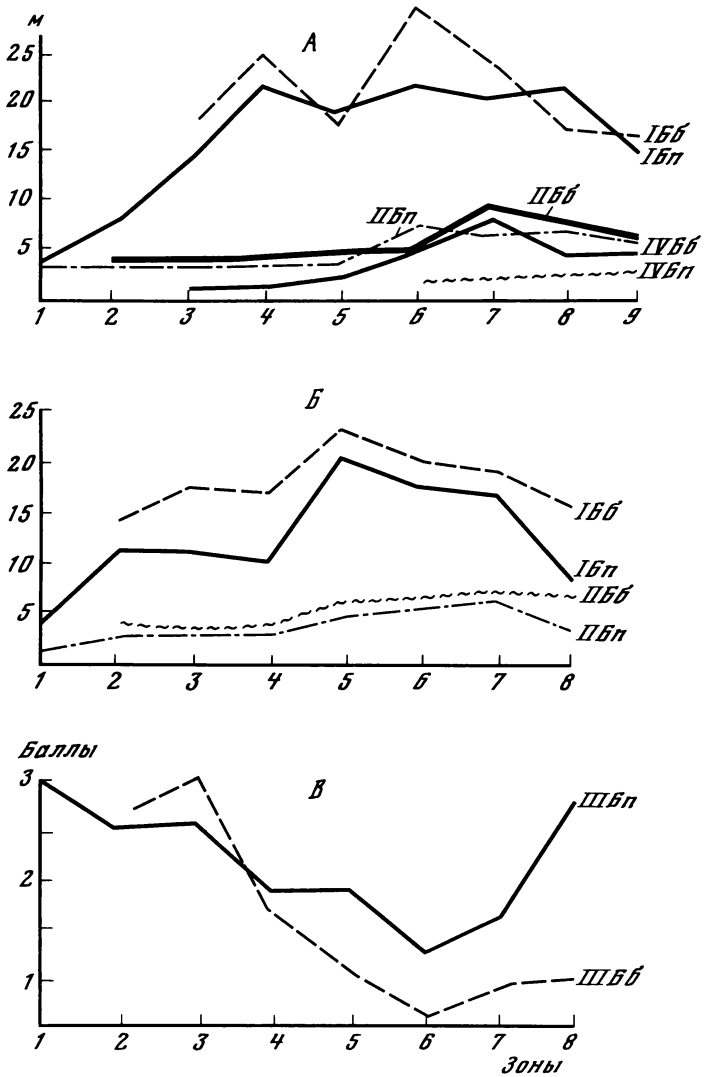


Рис. 7. Изменение признаков вегетативных органов в широтном географическом ряду в Предуралье (*А*) и Зауралье (*Б*) у берез бородавчатой (Бб) и пушистой (Бп).

Обозначение: I — высота деревьев, II — диаметр кроны, III — окраска коры, IV — высота распространения трещин. Название зон (подзон): *1* — лесотундровая, *2* — предлесотундровая, *3* — северотаежная, *4* — среднетаежная (северная часть), *5* — среднетаежная (Южная часть, Предуралье) или южнотаежная (Зауралье); *6, 7* — широколиственнолесная (северная и южная части, соответственно), *8* — лесостепная, *9* — степная.

Таблица 15

Оценка географической изменчивости признаков листьев берез в широтном географическом ряду

Признаки	Вид	Зауралье		Горный Урал		Предуралье	
		Лимиты	*C*, %	Лимиты	*C*, %	Лимиты	*C*, %
L	Б*	41,2—50,8	7,7	40,0—47,6	6,4	40,7—52,5	8,2
	П	34,9—53,2	14,6	29,4—50,7	15,8	33,2—53,8	15,9
	К	10,3—11,4	4,8	6,8—11,7	21,7	9,1—11,0	5,6
L	Б	31,4—36,6	6,0	31,2—35,8	4,8	31,4—38,6	7,7
	П	26,2—37,7	12,6	22,9—38,8	12,9	27,5—36,5	9,9
	К	10,8—11,4	5,5	8,4—12,3	16,9	10,0—11,8	5,9
L/A	Б	1,26—1,38	2,8	1,26—1,45	4,8	1,29—1,41	4,9
	П	1,11—1,47	7,8	1,13—1,47	7,4	1,20—1,50	7,1
	К	0,97—0,98	1,0	0,83—0,98	6,5	0,92—1,00	2,7
D	Б	3,00—3,64	6,9	2,80—3,55	9,8	3,11—3,73	6,2
	П	2,28—2,72	5,7	2,34—2,72	4,1	2,34—2,71	4,9
	К	1,78—1,81	1,0	1,81—2,08	5,1	1,87—2,10	4,0
β	Б	117—152	7,7	113—152	9,1	117—141	7,5
	П	97—120	7,1	98—142	11,6	98—133	10,4
	К	141—153	4,2	137—175	10,4	146—169	5,1
E	Б	5,47—7,18	7,9	5,47—7,94	14,1	5,42—7,73	8,8
	П	3,01—3,80	8,9	2,57—4,06	12,2	2,93—4,43	14,3
	К	1,20—1,27	3,0	1,13—1,59	12,5	1,46—1,61	4,0
Среднее значение	Б		6,5		8,2		7,2
	П		9,5		10,7		10,4
	К		3,3		12,2		4,6

* Б — бородавчатая, П — пушистая, К — карликовая березы

шинки в интервале от р. Камы до физико-географической границы с Уральской горной страной незначительно по абсолютному значению и идет постепенно. В пределах горной страны значение признака резко увеличивается, а затем в Зауралье вновь уменьшается. У березы пушистой соответствующие изменения данного признака в географическом ряду почти не выражены (Махнев, 1970).

Таким образом, изменение листьев в долготном географическом ряду происходит неравномерно, главным образом, в связи со значительной трансформацией признаков в пределах Уральской горной страны, что более характерно для березы бородавчатой, чем для березы пушистой.

Амплитуда географической изменчивости признаков листьев в широтном ряду больше, чем в долготном ряду. Кроме того, в связи с большей протяженностью широтного ряда у березы пушистой, ее географическая изменчивость выше, чем у березы бородавчатой, особенно по признакам размера листьев (табл. 15).

Очень низкий уровень географической изменчивости у березы бородавчатой имеет признак *L/A*, а у березы пушистой признак *D*. Лишь одному признаку (*L*) у березы пушистой свойствен средний уровень изменчивости, а все остальные признаки у обоих видов имеют низкий уровень изменчивости.

По совокупности признаков листьев амплитуда географической изменчивости в широтных рядах трех частей Урала у двух видов белых берез

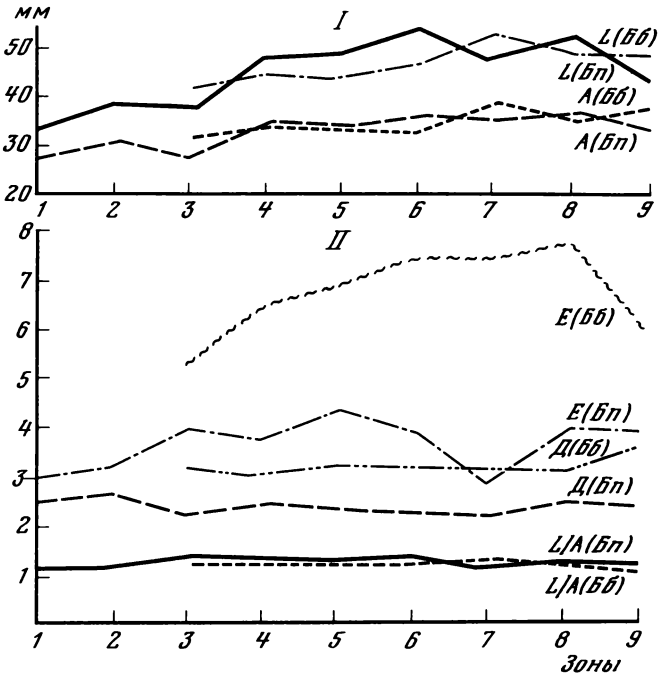


Рис. 8. Изменение признаков, характеризующих размеры (I) и форму (II) листьев, в широтном ряду берез бородавчатой (Бб) и пушистой (Бп) в Предуралье. Название зон указано на рис. 7.

очень близка, хотя в ряду Горного Урала несколько выше. Особенно это выражено по признакам β и *E*.

Географическая изменчивость признаков листьев в широтном ряду у белых берез имеет строгую направленность, одинаковую по градиенту в Предуралье и Зауралье и у разных видов. Причем закономерности трансформации листьев с широтой в общих чертах соответствуют изменениям габитуальных признаков деревьев, но проявляются в менее контрастной форме. Исключение представляет только береза киргизская с южного предела (Наурзумский бор), значение индекса листа у которой довольно велико. В общем листья в таежной и лесостепной зонах более вытянуты, чем в лесотундре и степи (рис. 8). Многие признаки листьев в широтном ряду равнинной части изменяются более или менее клинально, но с заметным варьированием в локальных популяциях. В пределах горного Урала уже более характерна «скачкообразная», прерывистая изменчивость.

Очевидно, вследствие «выровненности» экотопов географическая изменчивость листьев карликовой березы в условиях равнины по всем признакам и независимо от протяженности ряда очень мала (табл. 15). В горной части Урала она значительно выше, но признаки формы листьев остаются более или менее стабильными. Изменение формы листьев с широтой выражено только по отдельным признакам, например по углу основания пластинки листа, но сильно завуалировано значительными локальными флуктуациями.

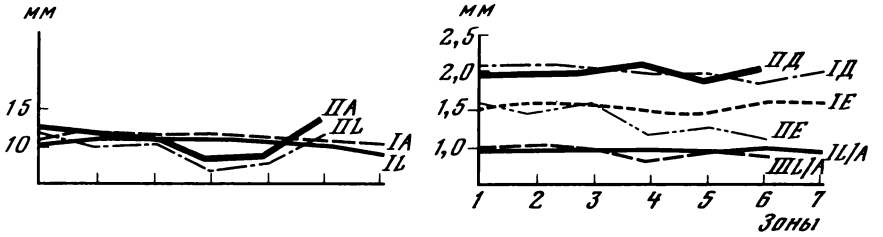
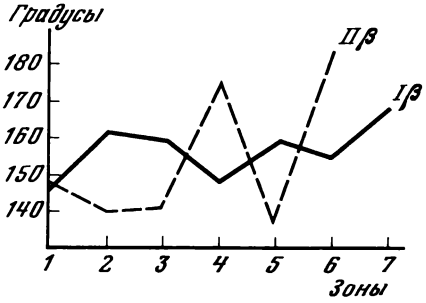


Рис. 9. Изменение признаков, характеризующих размеры и форму листьев березы карликовой в широтном ряду Предуралья (I) и Горного Урала (II).

Название зон (провинций): *1* — тундровая (Приполярноуральская), *2* — переходная к лесотундровой (Приполярноуральская, гора Манарага), *3* — лесотундровая (Приполярноуральская, гора Неройка), *4* — предлесотундровая (Североуральская, гора Денежкин Камень), *5* — северотаежная (Североуральская, гора Конжаковский Камень), *6* — северная часть среднетаежной (Среднеуральская), *7* — южная часть среднетаежной



В условиях равнин размеры листьев уменьшаются на северном и южном пределах. В горной части Урала выражена тенденция к их уменьшению в южном направлении (рис. 9).

Изменчивость семянок и плодовых чешуй в долготном ряду мала (табл. 16). В направлении с запада на восток размер их уменьшается. Этот процесс у двух видов белых берез происходит почти синхронно, поскольку участки стабилизации отдельных признаков у них совпадают. Эти участки невелики по протяженности — в пределах одной-двух смежных провинций. Аналогично листьям, наибольшие изменения генеративных органов наблюдаются в пределах Горного Урала и Кондинской провинции (рис. 10). Признаки формы, за исключением *г/а* у двух видов изменяются не синхронно. Например, признак *д/е* более стабилен у березы бородавчатой, а признак λ — у березы пушистой. Зоны их стабилизации довольно обширны — охватывают несколько провинций. Резкие изменения в пределах горной страны выражены только у вариабельного признака *в/б*.

Межпопуляционная изменчивость генеративных органов в широтном ряду разных частей Урала и у разных видов берез белых очень близка и лишь незначительно больше, чем в долготном ряду, соответствуя в среднем низкому уровню. Изменение отдельных признаков с широтой идет своеобразно. Так, размеры орешков и плодовых чешуй имеют максимум на северном и южном пределах, а минимум — в средней тайге. В горах соответствующий максимум наблюдается в низкогорьях, а минимум — в высокогорьях. Ширина семянки имеет максимум в средней — южнотаежной и лесостепной части ряда, а индекс чешуй определенной изменчивостью не отличается (рис. 11). У березы пушистой ширина семянок, в отличие от березы бородавчатой, имеет тенденцию к увеличению на северном и южном пре-

Таблица 16

Оценка географической изменчивости признаков семянок и плодовых чешуй белых берез

Признаки	Вид березы	Долготный ряд		Широтный ряд					
				Зауралье		Горный Урал		Предуралье	
		Лимиты	*C*, %	Лимиты	*C*, %	Лимиты	*C*, %	Лимиты	*C*, %
а	Б	1,75—2,17	7,8	1,76—2,32	9,8	1,64—2,32	10,9	1,81—2,58	12,4
	П	1,72—2,07	6,0	1,72—2,39	9,5	1,79—2,70	13,7	1,89—2,36	6,8
б	Б	0,91—1,08	6,1	0,91—1,16	9,8	0,95—1,20	7,4	0,87—1,14	8,8
	П	1,01—1,16	5,1	1,01—1,49	12,5	1,04—1,39	8,5	1,01—1,30	6,8
в	Б	2,79—4,23	14,4	3,24—4,08	7,2	3,03—4,26	14,0	2,68—4,27	14,3
	П	2,60—3,40	9,4	2,44—3,70	13,3	2,96—4,11	14,7	2,49—3,77	12,6
а/б	Б	1,65—1,94	4,5	1,74—2,29	9,1	1,76—2,29	8,8	1,87—2,48	10,1
	П	1,82—2,08	4,1	1,58—1,86	5,8	1,64—2,05	7,7	1,81—2,14	5,0
в/б	Б	2,46—3,10	12,4	3,16—3,87	7,1	3,20—3,83	7,6	3,13—3,99	8,6
	П	2,75—4,19	7,9	2,18—3,10	10,7	2,45—3,24	10,6	2,46—3,26	8,9
г/а	Б	1,04—1,19	5,1	1,17—1,37	5,9	1,17—1,34	5,4	1,10—1,36	7,6
	П	1,13—1,32	3,9	1,04—1,15	3,5	1,00—1,23	6,5	1,02—1,15	4,1
	Б/П	среднее 8,4/6,1			8,2/9,2		9,0/10,3		10,3/7,4
д	Б	3,70—4,64	8,3	3,96—4,98	7,9	3,46—5,02	12,5	3,51—5,50	14,8
	П	3,86—4,72	6,1	3,78—4,90	10,0	3,57—4,98	10,7	3,26—5,19	15,6
е	Б	3,59—4,59	10,3	3,96—4,91	9,5	3,46—5,16	14,3	3,39—5,13	13,4
	П	2,83—4,12	9,6	2,76—4,12	13,7	3,09—4,20	10,6	2,95—4,41	13,1
ж	Б	0,93—1,15	6,8	0,88—1,45	18,5	0,86—1,45	17,8	0,90—1,23	9,2
	П	1,11—1,36	7,1	1,00—1,36	10,2	0,84—1,78	18,9	1,00—1,52	13,5
λ	Б	94—107	4,3	94—113	8,0	90—113	9,1	89—110	7,9
	П	97—126	8,3	106—142	10,5	100—136	9,2	101—138	12,0
д/е	Б	0,97—1,09	3,6	0,95—1,10	4,8	0,98—1,16	5,2	0,94—1,09	5,1
	П	1,08—1,43	7,6	1,00—1,39	9,5	1,07—1,32	6,8	1,08—1,28	6,9
	Б/П	среднее 6,7/7,7			9,7/10,8		11,8/11,2		10,1/12,2

делах. В широтном ряду характерно наличие зон стабилизации и трансформации, которые у отдельных признаков более или менее совпадают.

Географическая изменчивость генеративных органов у карликовой березы несколько меньше, чем у белых берез и имеет, в основном, для отдельных признаков очень низкий или низкий уровень (табл. 17). В горной части Урала она заметно выше. Длина и ширина орешков и плодовых чешуй, а также ширина семянок в условиях равнины имеют минимальные размеры на северном и южном пределах, а на большой (средней) части ряда они стабилизируются. Некоторые признаки, характеризующие форму генеративных органов, например λ, увеличивают свои показатели по мере продвижения с севера на юг, обнаруживая при этом наличие зон стабилизации и трансформации. У части признаков, например *г/а* и *а/б*, соответственно в условиях равнины и даже в условиях гор зоны стабилизации весьма обширны (Махнев, 1981).

Соответственно признакам семянок и плодовых чешуй географическая изменчивость признаков плодущих сережек невелика и в общем, например, у белых берез, характеризуется низким или, реже, очень низким уровнем (табл. 18). За редким исключением у березы бородавчатой она выше, чем у березы пушистой.

Общее изменение длины сережек в сторону увеличения в долготном ряду березы пушистой наблюдается в направлении с запада на восток. У березы

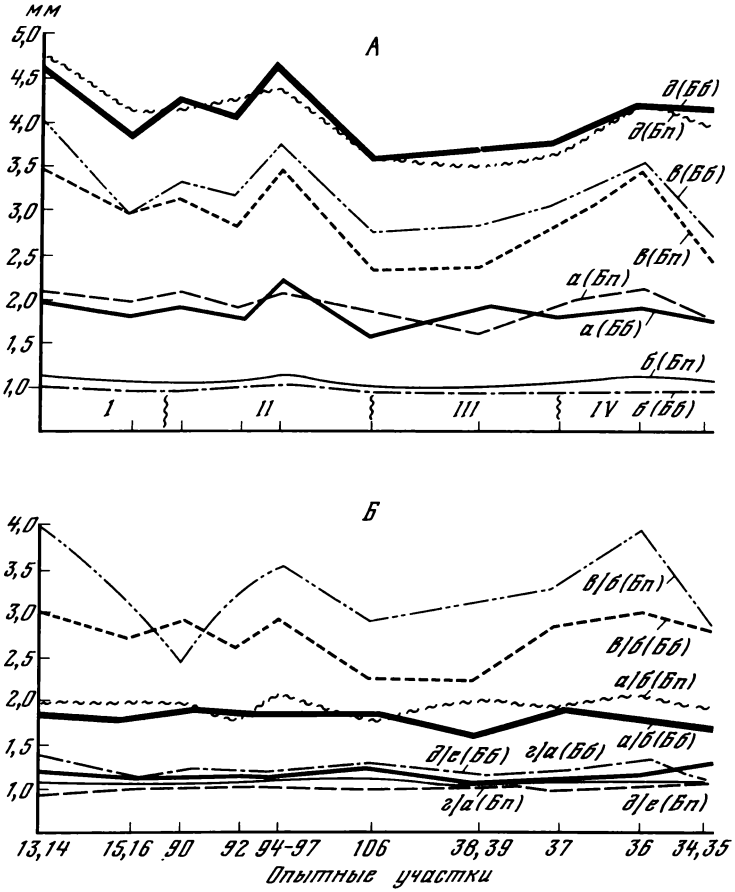


Рис. 10. Изменение признаков, характеризующих размеры и форму плодовых чешуй и семянок в долготном ряду березы бородавчатой (Бб) и пушистой (Бп).

Название провинций (областей): I — Камско-Уфимская, II — Среднеуральская, III — Тавдино-Туринская, IV — Кондинская

бородавчатой выражены значительные локальные флуктуации, например резкое увеличение длины сережек в Средне-Предуральской области и Камско-Уфимской провинции. Очевидно, это связано со спецификой распространения двух разновидностей — крупно- и мелкочешуйчатой. Подобным образом происходит изменение индекса сережки.

В широтном ряду максимальная величина сережек наблюдается, как правило, в южной части ряда, хотя резкие локальные изменения выражены повсюду. Изменение формы сережек идет более или менее постепенно.

Таким образом, географическая изменчивость признаков генеративных органов берез в широтном ряду обнаруживает определенные связи: с видовой принадлежностью, спецификой самих признаков, градиентом изменения природно-климатической обстановки и, вероятно, генетико-автоматическими процессами, особенно имеющими место в собственно Горном Урале.

Таблица 17

Оценка географической изменчивости признаков семянок и плодовых чешуй B. nana

Признаки	Предуралье		Горный Урал		Зауралье	
	Лимиты	*C*, %	Лимиты	*C*, %	Лимиты	*C*, %
а	1,40—1,93	10,0	1,61—1,98	8,5	1,67—1,84	4,8
б	1,04—1,30	7,9	1,77—1,49	9,6	1,09—1,16	3,3
в	1,56—1,87	8,0	1,56—1,86	6,4	1,71—1,90	5,4
а/б	1,35—1,58	5,6	1,33—1,60	8,1	1,53—1,63	3,3
в/б	1,39—1,58	4,8	1,19—1,50	9,7	1,54—1,67	4,3
г/а	0,96—1,00	1,5	0,74—0,92	10,1	0,90—0,97	6,6
д	2,63—3,02	4,5	2,11—3,15	17,1	2,52—3,19	12,9
е	1,87—2,37	8,8	1,96—2,44	8,7	1,93—2,38	10,8
ж	1,06—1,51	9,8	0,85—1,52	24,8	0,94—1,39	21,0
λ	144—166	4,8	146—154	2,4	157—165	2,5
д/е	1,23—1,52	7,7	1,02—1,39	13,6	1,23—1,39	6,7

У разных видов в трех частях Урала амплитуда географической изменчивости признаков биологических свойств семян значительно отличается. У части признаков: относительной энергии прорастания и средней температуры прорастания она соответствует очень низкому уровню, тогда как весу семян и времени, необходимому для начала их прорастания более свойствен

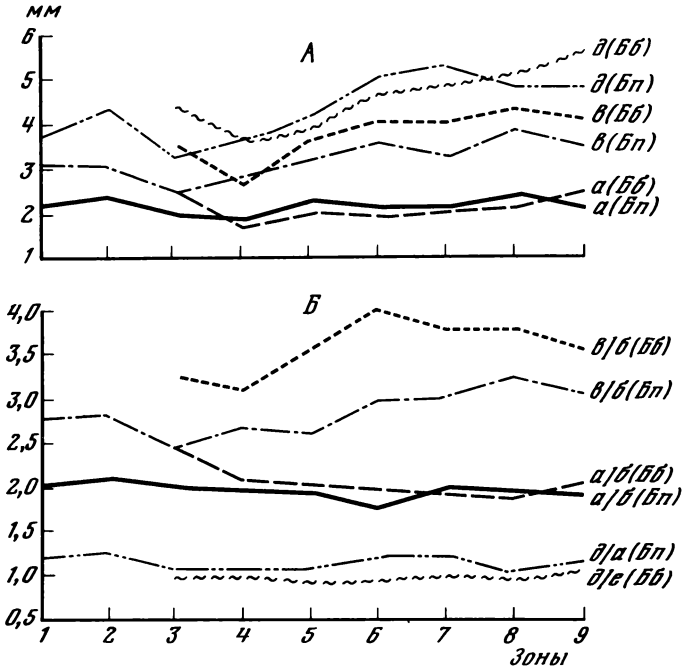


Рис. 11. Изменение признаков, характеризующих размеры (*А*) и форму (*Б*) семянок и плодовых чешуй в широтном ряду берез бородавчатой (Бб) и пушистой (Бп) в Предуралье. Название зон указано на рис. 7.

Таблица 18

Оценка географической изменчивости признаков плодущих сережек белых берез

Признаки сережек	Вид березы	Долготный ряд		Широтный ряд			
		Лимиты	*C*, %	Зауралье		Предуралье	
				Лимиты	*C*, %	Лимиты	*C*, %
Длина	Б	2,02—2,47	8,1	2,06—3,04	13,7	2,07—3,01	14,5
	П	2,28—2,62	5,0	2,27—2,54	4,8	2,28—2,88	10,3
Толщина	Б	0,52—0,73	12,7	0,58—0,74	10,2	0,73—0,86	7,7
	П	0,53—0,69	10,3	0,53—0,68	9,9	0,67—0,77	5,8
Индекс	Б	2,93—4,39	15,3	3,56—4,13	7,0	2,93—4,14	15,5
	П	3,48—4,85	11,2	3,71—4,68	8,9	3,27—4,00	9,9

средний уровень, а остальным признакам — высокий или очень высокий уровень (табл. 19).

Качество и термические свойства семян берез Урала также существенно различаются по всем показателям, за исключением относительной энергии и, частично, средней температуры прорастания, в зависимости от географи-

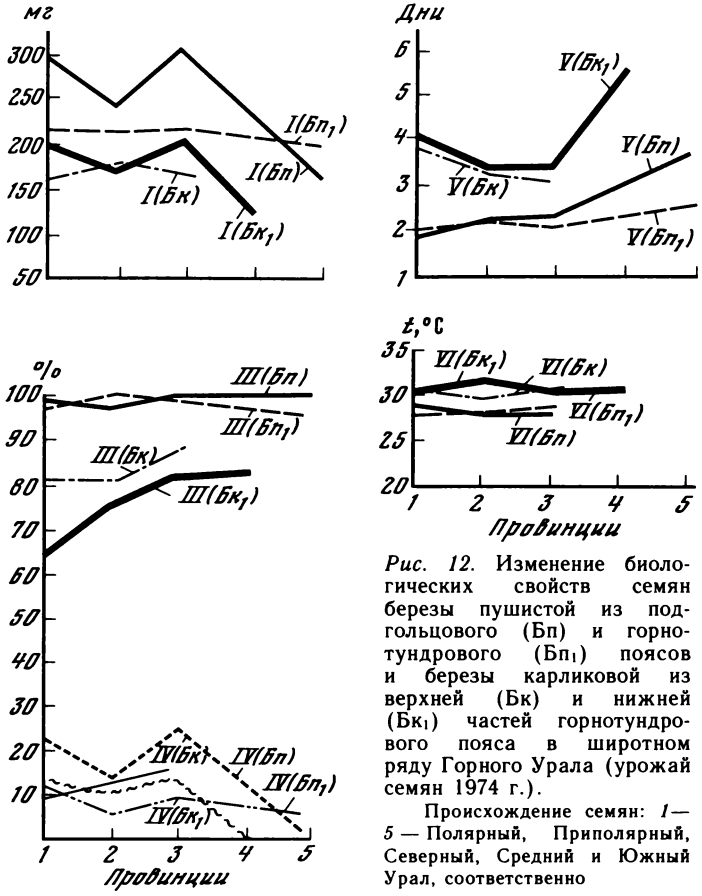


Рис. 12. Изменение биологических свойств семян березы пушистой из подгольцового (Бп) и горно-тундрового (Бп₁) поясов и березы карликовой из верхней (Бк) и нижней (Бк₁) частей горнотундрового пояса в широтном ряду Горного Урала (урожай семян 1974 г.).

Происхождение семян: *1—5* — Полярный, Приполярный, Северный, Средний и Южный Урал, соответственно

Таблица 19

Оценка географической изменчивости признаков биологических свойств семян берез урожая 1974, 1975 гг.

Признаки	Вид березы	Предуралье (1974)			Предуралье (1975)		
		Лимиты	*C*, %	*F*	Лимиты	*C*, %	*F*, *t*
I	Бб	119—183	16,6	3	96—142	15,5	3
II		31,0—83,3	35,4	3	39,7—68,4	21,5	1
III		12,1—35,1	45,7	3	9,2—23,8	38,2	1
III′		95,3—97,1	1,0	0	90,7—98,5	3,9	1
IV		12,7—37,0	47,6	3	10,4—25,0	37,7	1
V		2,64—3,38	10,1	2	2,38—3,30	14,9	—
VI		28,3—28,9	0,9	0	26,3—27,8	1,9	—
I	Бп	147—255	17,8	3	131—194	18,8	3
II		18,9—66,9	45,0	3	31,9—67,4	27,3	3
III		6,9—48,0	55,4	3	4,0—49,8	94,8	3
III′		87,6—97,2	4,0	0	73,5—99,1	9,1	3
IV		7,9—48,6	52,7	3	4,3—51,8	91,5	3
V		2,00—3,92	20,5	2	2,00—3,54	19,9	2
VI		29,0—29,7	1,0	0	26,6—29,3	3,4	3
I	Бк	147—208	17,8	1	148	—	0
II		13,9—46,2	55,5	3	48,5—58,4	—	0
III		1,5—14,2	79,5	3	16,0—25,8	—	1
III′		62,3—78,4	11,3	0	88,9—91,2	—	0
IV		2,7—23,8	74,6	3	18,0—28,3	—	1
V		3,75—5,45	19,7	1	3,50—3,80	—	0
VI		Нет данных			28,5—29,1	—	1

ческого происхождения, хотя направление географической изменчивости выражено не всегда четко, что связано с наличием ряда уже упомянутых факторов. В этом плане у семян отдельных видов берез обнаружены следующие особенности (Махнев, 1978).

У березы бородавчатой вес семян в южной части ряда примерно в два раза больше, чем на северном пределе. При этом наблюдаются значительные локальные флуктуации в связи с наличием крупно- и мелкоплодной вариаций. За исключением популяций из сухостепной зоны Северного Казахстана, относительная и абсолютная энергия прорастания семян, как правило, выше в южных районах. Однако иногда, например в Предуралье, это обнаруживается только при температурных режимах прорастания семян, отличающихся от оптимального. По времени, необходимому для начала прорастания семян, выражена тенденция к снижению по мере продвижения в северном направлении, но у семян из Тургайской впадины Северного Казахстана этот показатель сравнительно низок. По средней температуре прорастания семян географический ряд дифференцирован только в Зауралье в связи с распространением здесь березы Крылова, у которой она равняется 29,1° С и ближе к березе пушистой (29,4° С), чем к березе бородавчатой (27,9° С). Диапазоны оптимальных температур и температур прорастания семян, как правило, в южных районах шире, чем в северных. Дифференцирующий эффект стратификации на прорастание семян разного географического происхождения не выявлен, но при экстремальных температурных режимах начало прорастания стратифицированных семян ускоряется на 5—13 дней, а при оптимальном режиме — на один день.

У березы пушистой изменение веса семян с широтой в разных частях Урала идет весьма своеобразно. В Предуралье наиболее тяжелые семена

Горный Урал (1974)			Зауралье (1974)		
Лимиты	C, %	F	Лимиты	C, %	F
105—253	29,0	3	121—268	25,2	3
7,6—80,9	61,5	3	17,8—85,3	39,8	3
6,6—59,9	54,7	3	6,6—62,5	68,1	3
92,4—99,4	3,3	1	95,7—99,5	1,4	0
6,7—75,3	54,7	3	6,7—81,4	67,6	3
2,00—2,40	8,5	0	1,80—3,19	20,2	3
27,2—28,5	2,8	3	27,2—29,1	2,1	3
170—268	16,0	3	181—308	17,7	3
20,6—72,8	50,9	3	44,0—91,8	39,9	3
17,7—61,5	50,2	3	12,2—72,7	55,4	3
92,8—99,5	2,7	0	83,7—98,2	4,5	0
18,4—63,2	48,8	3	12,5—75,0	53,6	3
2,00—3,67	30,1	3	2,27—3,53	12,9	3
28,3—29,6	1,7	1	28,3—30,0	2,0	3
123—200	16,9	2	108—188	—	3
12,9—39,7	37,6	2	20,9—38,9	—	3
1,4—10,6	60,4	2	0,1—13,2	—	3
64,4—82,6	7,7	0	66,7—79,0	—	0
1,6—13,6	58,6	2	0,2—16,8	—	3
3,40—5,30	25,0	2	4,38—5,50	—	0
29,4—30,8	1,6	0	29,9	—	—

имеют популяции с северного предела, относящиеся к березе извилистой, а в Зауралье, напротив, — популяции с южного предела, представляющие березу киргизскую. В Горном Урале по весу семян наблюдаются два максимума — на Полярном (береза Кузмищева) и южном (береза кривая) Урале. Энергия прорастания и всхожесть семян достигают максимума в зонах оптимального роста, но при пониженных температурах (19,23° С) они более высоки для семян северного происхождения, а при повышенных (35° С) для семян южного происхождения — из лесостепной и степной зон во всех частях Урала. Береза киргизская из Тургайской впадины представляет исключение, поскольку у нее в последнем случае эти показатели остаются сравнительно низкими. Время, необходимое для начала прорастания семян у всех образцов за исключением березы киргизской уменьшается в северном направлении, обнаруживая зависимость от макрорельефа: оно больше в низкогорьях, чем в высокогорьях. Средняя температура прорастания семян выступает как показатель, отражающий членение ряда популяций на подвидовом уровне. Она относительно низка для северных районов и у березы киргизской. Для них также характерен более узкий диапазон оптимальных температур прорастания семян. Эффект стратификации проявляется в том, что в этом случае семена северного происхождения, в отличие от других происхождений, не всходят при высокой экстремальной температуре (39° С).

У березы карликовой в Предуралье и Зауралье вес и всхожесть семян увеличиваются в северном направлении, а время, необходимое для начала их прорастания, напротив, уменьшается. Средняя температура прорастания семян у данной березы сравнительно высока во всех популяциях, но в Горном Урале увеличивается в направлении высоких широт парал-

лельно со снижением относительной энергии прорастания семян. Диапазоны оптимальных температур и температур прорастания семян довольно узки во всех популяциях.

У березы низкой низкогорная Среднеуральская популяция существенно отличается от высокогорной южноуральской популяции по средней температуре прорастания семян и относительной энергии их прорастания, равных соответственно — 28,2 и 26,9° С, а также 87,8 и 96,6%

Примечательно, что амплитуда географической изменчивости по некоторым признакам семян зависит от высотного положения ряда. Она сравнительно велика и примерно одинакова для подгольцового и горнолесного поясов, но значительно ниже в горнотундровом поясе. Так, вес семян березы пушистой у образцов из разных географических районов в горнолесном и подгольцовом поясах значительно различается, а у образцов из горнотундрового пояса довольно стабилен. Это, вероятно, связано с выровненностью экологического фона в высокогорном поясе разных частей Урала. Аналогичная картина наблюдается также по признакам V, VI и в меньшей степени другим признакам (рис. 12).

ХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ (ВРЕМЕННА́Я) ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Эта форма изменчивости может проявляться как сезонная или временна́я. В связи с тем, что для некоторых признаков растений она может иметь значительную амплитуду, в биосистематике при изучении общих закономерностей внутривидовой изменчивости, определении популяционной структуры видов и отдельных маркерных признаков данный феномен должен постоянно учитываться (Мамаев, 1972).

У берез временна́я изменчивость более или менее хорошо изучена для фенологических показателей (Батманов, 1952; Юркевич, Гельтман, 1963). Однако данные относительно амплитуды сезонной изменчивости признаков листьев, генеративных органов или биологических свойств семян (за исключением показателей качества) довольно скудны. Практически в работах по систематике обычно постулируется, что во временно́м аспекте диагностические признаки довольно стабильны.

В действительности в контрастные по уровню плодоношения годы, например хорошее в 1970 г. и слабое в 1971 г., семянки и в большей степени плодовые чешуи у отдельных особей обнаружили значительную временну́ю изменчивость (табл. 20).

В 1971 г. по сравнению с 1970 г. существенно уменьшились размеры орешков и крыльев, но признаки формы семянок — индекс орешка и отношение высоты крыльев к длине орешка — у большинства деревьев остались неизменными. У плодовых чешуй существенной временно́й изменчивости подвержены все признаки, особенно размеры, но у разных деревьев, например модели *X* и *43*, это выражено в неодинаковой степени.

Признаки листьев в разные годы остаются довольно стабильными. Практически наблюдается лишь изменение ширины листа и угла основания пластинки листа. Эти изменения, как показала Й. Виековска (Wieckowska, 1965), связаны с наличием и степенью плодоношения. Характерно, что степень временно́й изменчивости по листьям у отдельных деревьев также различна, но корреляция по уровню временной изменчивости листьев и генеративных органов не наблюдается.

Таблица 20

Показатели признаков листьев и генеративных органов и степень их различия в разные годы (1970—M_1; 1971—M_2) у отдельных деревьев березы бородавчатой (*25, 43*) и березы пушистой (*X, 26*)

Признаки	25		43		*X*		26	
	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*
L	45,0—42,2	(—)			44,3—47,2	(—)	38,1—39,9	(—)
A	29,1—27,9	(—)	Нет данных		28,2—32,5	(3)	28,3—30,8	(1)
L/A	1,55—1,54	(—)			1,55—1,46	(—)	1,34—1,29	(—)
β	110—110	(—)			94—102	(2)	107—118	(3)
F	2,55—2,60	(—)			2,75—3,15	(—)	2,75—2,40	(—)
E	7,05—6,56	(—)			3,98—3,61	(—)	2,47—2,51	(—)
D	2,79—2,93	(—)			2,19—2,14	(—)	2,19—2,31	(2)
а	2,01—1,58	(3)	2,10—1,67	(3)	2,10—1,78	(3)	1,97—1,62	(3)
б	1,24—1,04	(3)	1,26—1,09	(3)	1,04—0,99	(—)	1,33—1,13	(3)
а/б	1,62—1,51	(—)	1,67—1,53	(—)	2,03—1,85	(2)	1,48—1,44	(—)
в	3,59—2,67	(3)	3,61—2,36	(3)	2,68—2,33	(3)	3,74—2,74	(3)
в/б	2,89—2,56	(2)	2,88—2,18	(3)	2,58—2,40	(—)	2,81—2,35	(3)
г/а	1,23—1,22	(—)	1,13—1,14	(—)	1,10—1,11	(—)	1,31—1,10	(3)
д	4,56—4,16	(—)	5,06—3,94	(3)	3,85—3,69	(—)	4,83—4,22	(3)
е	5,17—4,06	(3)	5,21—3,66	(3)	3,40—3,19	(1)	3,83—3,54	(1)
ж	1,07—1,14	(—)	1,33—1,15	(1)	1,01—0,98	(—)	1,24—0,94	(2)
λ	75—85	(1)	95—122	(3)	86—97	(—)	116—119	(—)
д/е	0,88—1,02	(3)	0,97—1,08	(2)	1,13—1,15	(—)	1,26—1,21	(—)
Оп	1,18—1,75	(1)	1,00—1,05	(—)	2,50—2,72	(—)	2,52—3,00	(1)

Примечание Достоверность дифференциации (—) — не доказана, (1, 2, 3) — на уровне 0,05; 0,01; 0,001 — соответственно

Таблица 21

Показатели признаков листьев и генеративных органов (M) и степень их различия (*t*) в разные годы у популяций березы пушистой в Предуралье

Признаки	1969 и 1970 гг.				1968 и 1971 гг.			
	Лесотундровая зона		Среднетаежная подзона		Лесостепная зона		Степная зона	
	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*
L	33,2—40,3	(1)	47,7—39,9	(2)	51,6—45,3	(0)	44,2—45,5	(0)
A	27,8—29,9	(0)	34,2—30,4	(0)	36,2—34,2	(0)	34,2—35,6	(0)
L/A	1,20—1,38	(3)	1,42—1,34	(0)	1,44—1,35	(0)	1,41—1,30	(1)
β	132—118	(2)	113—119	(0)	106—116	(0)	110—125	(2)
E	2,93—3,67	(3)	3,82—3,80	(0)	4,08—3,66	(0)	4,07—3,55	(0)
D	2,54—2,48	(0)	2,53—2,63	(0)	2,64—2,58	(0)	2,59—2,43	(0)
а	2,20—2,60	(3)	1,89—2,08	(0)	2,36—1,78	(3)	2,12—2,02	(0)
б	1,12—1,28	(3)	1,01—1,03	(3)	1,20—1,11	(1)	1,20—1,25	(0)
а/б	2,00—2,06	(0)	1,90—2,03	(0)	2,00—1,62	(3)	1,89—1,64	(2)
в	3,07—3,41	(1)	2,71—2,53	(0)	3,77—2,62	(3)	3,47—3,06	(3)
в/б	2,76—2,70	(0)	2,68—2,46	(0)	3,26—2,38	(3)	3,07—2,52	(3)
г/а	1,03—1,05	(0)	1,11—1,03	(2)	1,14—1,07	(3)	1,15—1,07	(3)
д	3,79—4,89	(3)	3,51—3,73	(0)	4,73—3,74	(3)	4,76—3,83	(3)
е	3,23—3,59	(1)	3,27—3,00	(0)	4,41—3,55	(3)	4,02—3,79	(1)
ж	1,18—1,90	(3)	1,09—1,32	(1)	1,29—1,09	(1)	1,27—0,96	(3)
λ	138—134	(0)	131—130	(0)	101—114	(3)	106—116	(1)
д/е	1,19—1,37	(2)	1,09—1,26	(2)	1,08—1,11	(0)	1,21—1,00	(3)

Таблица 22

Показатели признаков листьев и генеративных органов (М) и степень их различия (*t*) в разные годы у популяций березы бородавчатой в Предуралье

Признаки	1969 и 1970 гг.				1968 и 1971 гг.			
	Среднетаежная подзона		Широколиственная зона		Лесостепная зона		Степная зона	
	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*
L	44,6—40,5	(1)	52,6—50,4	(0)	49,0—48,4	(0)	48,0—48,2	(0)
A	34,1—32,7	(0)	38,6—38,3	(0)	35,7—38,1	(0)	37,1—39,7	(0)
L/A	1,32—1,27	(0)	1,38—1,34	(0)	1,39—1,30	(2)	1,29—1,23	(0)
β	127—131	(0)	117—122	(0)	121—123	(0)	141—143	(0)
E	6,58—5,59	(1)	7,40—6,24	(0)	7,73—6,72	(0)	6,11—6,07	(0)
D	3,11—3,25	(0)	3,23—3,04	(0)	3,29—3,12	(0)	3,74—3,36	(0)
а	1,81—1,97	(0)	2,02—1,87	(1)	2,13—1,93	(2)	2,34—1,93	(3)
б	0,87—0,91	(0)	1,06—1,11	(0)	1,13—1,12	(0)	1,14—1,12	(0)
а/б	2,14—2,19	(0)	1,90—1,74	(0)	1,90—1,77	(0)	2,07—1,80	(2)
в	2,68—2,73	(0)	3,83—3,41	(2)	4,27—3,45	(3)	4,06—3,22	(3)
в/б	3,13—3,04	(0)	3,64—3,16	(2)	3,79—3,11	(3)	3,61—2,90	(3)
г/а	1,16—1,13	(0)	1,27—1,28	(0)	1,33—1,22	(2)	1,24—1,14	(2)
д	3,51—3,61	(0)	4,80—4,37	(2)	5,01—4,20	(3)	5,50—4,23	(3)
е	3,39—3,30	(0)	4,81—4,31	(2)	5,12—4,41	(3)	5,08—4,21	(3)
ж	0,90—1,21	(2)	1,20—1,06	(1)	1,14—1,07	(0)	1,23—0,95	(3)
λ	110—114	(0)	91—102	(2)	91—105	(3)	90—105	(3)
д/е	1,05—1,10	(0)	1,01—1,02	(0)	0,98—0,96	(0)	1,09—1,01	(2)

Таблица 23

Показатели признаков листьев и генеративных органов (М) в разные годы (1971 и 1974) и степень их различия (*t*) у популяций березы пушистой в горах Северного Урала

Признаки	Северный склон, пояс				Южный склон, пояс			
	подгольцовый		горнолесной		подгольцовый		горнолесной	
	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*
L	35,1—39,0	(3)	41,5—38,7	(0)	34,7—33,7	(0)	46,4—40,0	(3)
A	29,1—26,9	(0)	31,5—25,7	(3)	28,7—25,9	(1)	34,0—28,1	(3)
L/A	1,24—1,49	(3)	1,34—1,52	(3)	1,22—1,36	(1)	1,40—1,42	(0)
β	122—107	(2)	110—95	(3)	118—111	(0)	107—98	(0)
F	2,56—3,43	(3)	2,78—3,36	(2)	3,18—3,65	(0)	2,65—2,49	(0)
E	2,99—3,76	(3)	3,65—3,54	(0)	2,85—3,32	(0)	3,63—3,31	(0)
D	2,50—2,61	(0)	2,46—2,24	(2)	2,48—2,40	(0)	2,44—2,31	(0)
а	2,47—2,63	(0)	2,08—2,42	(3)	2,57—2,79	(0)	2,05—2,42	(2)
б	1,27—1,31	(0)	1,25—1,34	(0)	1,37—1,40	(0)	1,28—1,08	(2)
а/б	1,99—2,05	(0)	1,71—1,84	(0)	1,94—2,04	(0)	1,63—2,28	(3)
в	3,23—3,52	(0)	3,37—3,66	(0)	3,13—3,96	(3)	4,11—3,58	(1)
в/б	2,53—2,71	(0)	2,70—2,76	(0)	2,21—2,87	(3)	3,24—3,36	(0)
г/а	1,06—1,09	(0)	1,10—1,12	(0)	1,00—1,07	(2)	1,23—1,16	(0)
д	4,55—4,68	(0)	3,92—4,55	(2)	4,19—4,71	(1)	4,66—4,86	(0)
е	3,67—4,13	(1)	3,26—3,86	(2)	3,21—3,95	(2)	3,61—3,94	(0)
ж	1,06—1,20	(0)	1,06—1,13	(0)	0,87—1,28	(3)	1,12—1,26	(0)
λ	124—129	(0)	127—127	(0)	134—131	(0)	123—114	(0)
д/е	1,26—1,15	(0)	1,21—1,19	(0)	1,38—1,20	(1)	1,29—1,27	(0)

Таблица 24

Показатели признаков листьев и генеративных органов (М) в популяциях березы карликовой в Предуралье в разные годы (1969—1970) и степень их различия (*t*)

Признаки	Зоны (подзоны)							
	Тундровая		Лесотундровая		Северотаежная		Среднетаежн.	
	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*	M_1—M_2	*t*
L	10,3—10,5	(0)	10,6—10,9	(0)	10,4—11,1	(0)	10,1—11,7	(0)
A	11,1—10,9	(0)	11,3—11,1	(0)	11,3—11,5	(0)	10,4—12,2	(2)
L/A	0,95—0,99	(0)	0,94—0,99	(1)	0,93—0,96	(0)	1,00—1,00	(0)
β	146—136	(0)	160—150	(0)	159—144	(0)	155—142	(0)
E	1,52—1,55	(0)	1,57—1,57	(0)	1,46—1,47	(0)	1,60—1,39	(2)
D	2,09—2,04	(0)	2,07—2,03	(0)	1,98—1,94	(0)	1,87—1,96	(0)
а	1,60—1,71	(1)	1,57—1,83	(3)	1,40—1,63	(3)	1,45—1,82	(3)
б	1,05—1,12	(0)	1,19—1,26	(0)	1,08—1,14	(0)	1,10—1,19	(0)
а/б	1,53—1,58	(0)	1,33—1,47	(1)	1,30—1,44	(1)	1,33—1,54	(2)
в	1,29—1,56	(3)	1,65—1,86	(1)	1,63—1,60	(0)	1,59—1,83	(2)
в/б	1,24—1,42	(3)	1,40—1,45	(0)	1,52—1,38	(1)	1,46—1,58	(1)
г/а	0,88—0,98	(2)	0,89—0,98	(3)	0,92—0,99	(3)	0,85—0,98	(3)
д	2,24—2,79	(3)	2,30—2,86	(2)	2,25—3,02	(0)	2,19—2,95	(3)
е	2,26—2,03	(1)	2,27—2,30	(0)	2,05—2,07	(0)	1,76—1,93	(0)
ж	1,12—1,36	(3)	1,00—1,51	(3)	0,91—1,42	(3)	0,84—1,44	(3)
λ	148—144	(0)	147—158	(1)	157—165	(2)	165—166	(0)
д/е	1,01—1,38	(3)	1,03—1,27	(2)	1,13—1,50	(3)	1,27—1,52	(3)

Закономерности временной изменчивости берез по признакам листьев и генеративных органов на уровне отдельных индивидов и популяций в общих чертах совпадают. В обоих случаях листья во временном аспекте остаются более стабильными, чем генеративные органы. Это четко выражено в годы, не сильно отличающиеся по урожаю семян (1969—1970, 1968—1971) (табл. 21, 22). В годы контрастные по урожаю семян (1971—1974) листья также обнаруживают значительную временну́ю изменчивость (табл. 23). В год обильного урожая листья обычно мельче. Пластинка листа становится более вытянутой, а угол при ее основании уменьшается. Характерно, что временная изменчивость по листьям у белых берез в меньшей степени выражена в среднетаежной подзоне и увеличивается по мере приближения к северному и южному пределам.

В отличие от листьев, в годы обильного урожая размер семянок и плодовых чешуй увеличивается. Это сопровождается некоторыми изменениями их формы: увеличением относительной ширины и высоты крыльев, уменьшением индекса плодовых чешуй и т. д. Временная изменчивость генеративных органов довольно сильно выражена в любой части географического ряда независимо от урожая семян в сравниваемые годы. Данный феномен вероятно закономерен, поскольку на формирование генеративных органов оказывает влияние не только своеобразие констелляции экологических факторов, на фоне которых происходит их рост и развитие, но, вероятно, и неравноценность источников пыльцы в разные годы.

У карликовой березы временна́я изменчивость листьев на уровне популяций выражена в слабой степени (табл. 24). В отличие от белых берез, временная изменчивость семянок и плодовых чешуй у нее наблюдается во всех популяциях, по большинству признаков. Стабильными признаками являются ширина орешков и плодовых чешуй.

Таблица 25

Оценка временнóй изменчивости биологических свойств семян берез с горы Конжаковский Камень по урожаю 1974 (M_1) и 1976 (M_2) годов

Пояс	Название березы	Вес 1000 семян, мг		Всхожесть, %		Время, необходимое для начала прорастания, дни		Средняя температура прорастания, °С	
		M_1—M_2	t	M_1—M_2	t	M_1—M_2	t	M_1—M_2	t
				Склон южной экспозиции					
Горнотундровый, верхняя часть	Б. карликовая	160—117	(2)	16,2—5,4	(1)	3,1—3,6	(—)	29,0—26,4	(3)
Горнотундровый, нижняя часть	Б. карликовая	200—96	(3)	13,7—6,4	(2)	3,4—5,0	(—)	29,4—28,9	(—)
Горнотундровый	Б. извилистая	218—168	(2)	9,9—3,9	(1)	2,1—3,7	(3)	27,8—26,9	(—)
Подгольцовый	Б. извилистая	300—180	(2)	25,6—12,3	(1)	2,3—2,6	(—)	27,5—25,4	(3)
Горнолесной	Б. пушистая	224—142	(2)	36,5—12,0	(2)	2,1—3,3	(2)	29,1—27,2	(3)
Горнолесной	Б. бородавчатая	208—138	(2)	49,3—24,1	(2)	2,2—3,4	(1)	28,1—27,7	(2)
				Склон северной экспозиции					
Горнотундровый	Б. извилистая	208—187	(—)	3,6—0,9	(1)	2,0—3,9	(2)	26,4—25,9	(—)
Подгольцовый	Б. извилистая	255—141	(3)	13,2—3,5	(—)	2,4—3,7	(2)	27,4—25,6	(1)
Горнолесной	Б. пушистая	256—137	(3)	40,1—5,8	(3)	1,8—3,3	(3)	28,4—27,4	(—)

Таблица 26

Оценка временнóй изменчивости биологических свойств семян берез в Предуралье по урожаям 1974 (M_1) и 1975 (M_2) годов

Зона, подзона	Вид березы	Вес 1000 семян, мг		Всхожесть, %		Время, необходимое для начала прорастания, дни		Средняя температура прорастания °С	
		M_1—M_2	t	M_1—M_2	t	M_1—M_2	t	M_1—M_2	t
Среднетаежная	Б. бородавчатая	149—142	(—)	31,4—25,0	(—)	3,20—3,30	(—)	28,3—26,3	(3)
Широколиственнолесная		119—96	(—)	37,0—13,7	(2)	3,07—3,60	(—)	28,9—26,9	(3)
Лесостепная		183—140	(3)	15,3—10,4	(—)	3,38—2,58	(2)	28,8—27,0	(—)
Степная		142—142	(—)	12,7—14,8	(—)	2,64—2,56	(—)	28,6—27,1	(1)
Лесотундровая	Б. пушистая	255—183	(3)	27,5—12,4	(2)	2,00—4,14	(3)	29,2—26,6	(3)
Предлесотундровая		220—194	(—)	13,3—51,8	(3)	2,71—2,40	(—)	29,0—28,2	(1)
Северотаежная		205—139	(3)	17,9—34,3	(2)	3,25—2,00	(3)	29,0—28,1	(1)
Среднетаежная		234—131	(3)	48,6—8,8	(3)	3,00—2,40	(1)	29,6—29,0	(2)
Широколиственнолесная		147—148	(—)	20,7—12,0	(—)	3,87—2,56	(3)	29,5—29,0	(—)
Лесостепная		189—140	(2)	22,1—5,6	(2)	3,92—3,31	(1)	29,7—29,3	(—)
Лесотундровая	Б. карликовая	208—150	(3)	23,8—28,3	(—)	3,75—3,50	(—)	Нет данных	
Предлесотундровая		147—148	(—)	2,7—18,0	(3)	5,45—3,80	(3)	То же	

Биологические свойства семян в контрастные по интенсивности плодоношения годы существенно изменяются. В горноуральских популяциях берез наименьшую временную изменчивость обнаруживают признаки термических свойств семян, например, средняя температура прорастания (табл. 25), хотя в год слабого урожая наблюдается уменьшение диапазона и средней температуры прорастания семян.

В популяциях широтного географического профиля временная изменчивость у белых берез выражена по всем признакам биологических свойств семян, причем у березы бородавчатой в меньшей степени (табл. 26).

СТРУКТУРА ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НА ПРИМЕРЕ БЕЛЫХ БЕРЕЗ

Оценка внутривидовой изменчивости по отдельным формам позволяет вскрыть ее закономерности. По величине амплитуды изменчивости можно также судить о примерном соотношении и вкладе отдельных форм изменчивости в общую дисперсию и, таким образом, весьма приближенно оценить соотношение ее генетической и паратической компонент. В совокупности эти показатели можно получить с помощью иерархического дисперсионного анализа (Глотов и др., 1975). С этой целью составлялся трехфакторный

Таблица 27

Результаты дисперсионного анализа структуры внутривидовой изменчивости березы пушистой в высотном ряду на Северном Урале — достоверность различий (*F*) и доля влияния различных факторов (*G*, %)

1. Признаки листьев

Факторы	*L*		*A*		*L/A*		β		*E*		*D*	
	F	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*
A	0,14	5	0,42	2	0,03	5	0,10	3	0,05	2	1,00	0
B	$33,1^3$	25	$15,3^3$	11	$10,5^3$	20	$5,52^3$	10	$6,33^3$	9	0,44	1
C	$1,14^1$	2	0,93	2	$6,56^3$	44	$4,76^3$	42	$2,34^3$	22	$3,97^3$	42
E		68		85		31		45		67		57

2. Признаки семянок

Факторы	*а*		*б*		*а/б*		*в*		*в/б*		*г/а*	
	F	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*
A	0,03	5	0,11	3	0,03	5	0,29	5	0,16	6	0,04	6
B	$7,05^3$	16	$4,09^3$	10	$9,36^3$	18	$10,2^3$	22	$14,6^3$	26	$55,3^3$	28
C	$9,45^3$	58	$14,9^3$	72	$4,14^3$	39	$7,88^3$	51	$41,3^3$	35	0,64	7
E		21		15		38		22		33		59

3. Признаки плодовых чешуй

Факторы	*д*		*е*		*ж*		λ		*д/е*	
	F	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*
A	0,10	4	0,15	5	0,33	1	0,40	2	0,03	3
B	$7,23^3$	14	$13,4^3$	23	$2,52^1$	5	$7,53^3$	13	$3,61^3$	8
C	$4,03^3$	41	$3,13^3$	30	$8,71^3$	68	$2,79^3$	32	$12,4^3$	70
E		41		42		26		53		19

Таблица 28

Результаты дисперсионного анализа структуры внутривидовой изменчивости березы пушистой в широтном географическом ряду Урала

Признаки листьев

Факторы	*L*		*A*		*L/A*		β		*E*		*D*	
	F	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*
A	1,09	0,1	2,38	1,0	0,03	0,6	7,50[1]	5,5	1,92	0,8	9,50[1]	4,3
B	12,6[3]	11,9	7,23[3]	5,9	8,62[3]	9,2	3,38[3]	5,4	3,88[3]	5,9	2,12[2]	2,7
C	1,24[2]	5,0	0,02	0,7	1,53[2]	10,9	5,20[3]	45,6	3,64[3]	37,0	4,15[3]	41,0
E		83,0		92,4		79,9		43,5		56,3		52,0

Признаки семянок

Факторы	*а*		*б*		*а/б*		*в*		*в/б*		*г/а*	
	F	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*
A	0,17	2,5	0,03	2,7	0,01	2,4	1,71	1,0	0,0	0,0	0,15	0,0
B	11,7[3]	24,8	10,6[3]	22,9	8,65[3]	20,0	4,13[3]	9,2	11,6[3]	27,2	2,56[2]	36,9
C	5,62[3]	44,1	5,51[3]	44,6	6,91[3]	51,4	5,89[3]	55,7	8,5[3]	51,9	13,0[3]	50,5
E		28,6		29,8		26,2		34,1		20,9		12,6

Признаки плодовых чешуй

Факторы	*д*		*е*		*ж*		λ		*д/е*	
	F	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*
A	1,99	1,1	1,06	0,2	0,02	0	0,02	0	0,13	2
B	3,04[2]	6,9	8,75[3]	19,2	32,0[3]	50,3	15,0[3]	25,6	8,18[3]	17,6
C	10,1[3]	69,1	4,77[3]	44,9	6,03[3]	31,1	2,62[3]	26,1	4,58[3]	43,3
E		22,9		35,7		18,6		48,3		37,1

иерархический комплекс, в котором одновременно оценивались и учитывались: *A* — принадлежность к разным странам (Зауралье, Предуралье) и *B* — принадлежность к разным зонам и подзонам (по 9 популяциям в каждой физико-географической стране у березы пушистой и по 7 популяций у березы бородавчатой — межпопуляционная (долготная и широтная соответственно) географическая изменчивость, *C* — внутрипопуляционная изменчивость (по 25 особей в каждой популяции), *E* — эндогенная изменчивость (по 4 листа или по 3 семянки и плодовых чешуи с особи).

В горных районах вместо разных стран в иерархическом комплексе учитывали влияние двух противоположных склонов, а вместо зон — влияние высотных поясов (по четыре пояса на каждом склоне).

Результаты дисперсионного анализа структуры внутривидовой изменчивости по листьям в высотном ряду березы пушистой показывают, что по всем признакам, за исключением индекса пластинки листа, основную долю суммарной дисперсии (31,0—85,0%) составляет эндогенная изменчивость (табл. 27). Далее, по мере снижения вклада в общую дисперсию, следует индивидуальная изменчивость и межпопуляционная изменчивость, связанная с наличием высотной поясности и склонов разных экспозиций. Судя по *F*-критерию Фишера, экспозиция склона не оказывает существенного влияния на признаки листьев, а высотная поясность выступает как фактор, заметно влияющий на формирование внутривидовой структуры березы. Структура внутривидовой изменчивости по признакам генеративных органов

Таблица 29

Результаты дисперсионного анализа структуры внутривидовой изменчивости березы бородавчатой в широтном географическом ряду Урала

Признаки листьев

Факторы	*L*		*A*		*L/A*		β		*E*		*D*	
	F	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*
A	4,67	4,5	5,95[1]	3,8	0,47	0,7	0,38	1,7	0,08	1,1	0,02	0,7
B	9,39[3]	7,6	10,3[3]	4,9	23,0[3]	9,1	20,2[3]	18,2	5,12[3]	6,0	2,92[3]	3,5
C	1,05[3]	1,1	0,61	8,1	0,52	9,5	1,26[3]	4,9	1,90[3]	17,1	2,63[3]	27,8
E		86,8		84,3		80,7		75,2		75,8		68,1

Признаки семянок

Факторы	*а*		*б*		*а/б*		*в*		*в/б*		*г/а*	
	F	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*
A	0,04	3,5	5,35[1]	4,4	0,01	0	1,49	0,5	0,01	0	0,76	0
B	9,18[3]	22,9	2,31[2]	4,1	10,1[3]	23,0	2,03[1]	3,7	4,47[3]	8,5	8,59[3]	13,1
C	15,0[3]	60,6	7,37[3]	62,2	6,80[3]	50,8	13,5[3]	77,3	3,33[3]	40,0	1,73[3]	17,6
E		13,0		29,3		26,2		18,5		51,5		69,3

Признаки плодовых чешуй

Факторы	*д*		*е*		*ж*		λ		*д/е*	
	F	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*	*F*	*G*
A	1,95	1,90	3,70	7,8	0,75	0,4	1,77	0,5	1,82	1,1
B	6,92[3]	12,2	9,28[3]	18,0	4,18[3]	9,3	1,07	0,3	3,40[2]	5,0
C	2,47[3]	28,2	4,33[3]	39,0	5,93[3]	56,2	23,6[3]	87,6	4,17[3]	48,1
E		57,7		35,0		34,1		11,6		45,8

имеет ряд существенных особенностей. В частности, у них доля влияния различных факторов, за исключением экспозиции склона, на суммарную дисперсию более соизмерима, а основная часть дисперсии (более 50%) приходится на долю индивидуальной изменчивости. Доля межпопуляционной изменчивости также несколько выше, чем у листьев.

Структура внутривидовой изменчивости березы пушистой в высотном и географическом ряду довольно близка (табл. 28), поскольку в последнем случае основная доля дисперсии у листьев приходится на паратипическую вариансу, а у признаков их формы также значительна доля внутрипопуляционной изменчивости. Межпопуляционная изменчивость сравнительно невелика, но близка у различных признаков. Однако признаки генеративных органов в широтном ряду имеют более высокую долю дисперсии на межпопуляционном уровне, чем в высотном ряду. Она обычно превосходит долю эндогенной изменчивости по признакам, характеризующим их размер и форму. Принадлежность популяций к разным странам существенного влияния на суммарную дисперсию по признакам генеративных органов, в отличие от ряда признаков формы листьев не оказывает.

Хотя структура внутривидовой изменчивости у двух видов белых берез в общих чертах совпадает, но у березы бородавчатой по разным признакам она менее скоррелирована, чем у березы пушистой (табл. 29). Кроме того, у первой сравнительно невысок вклад в суммарную дисперсию фактора *B*, что само по себе свидетельствует о своеобразии формирования популяционной структуры у этих видов березы.

Глава третья

ФАКТОРЫ, ОСЛОЖНЯЮЩИЕ ПОНИМАНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ БЕРЕЗ

Случаи увеличения амплитуды внутривидовой изменчивости берез имеют место, как правило, локально и спорадически. По своей природе они весьма разнообразны, но в основном представляют мутации или результат естественной гибридизации. Соображения относительно роли гибридизации противоречивы. По мнению одних исследователей (Синская, 1948; Бобров, 1980), она представляет феномен, лишь осложняющий основной формообразовательный процесс, ведущий к замыканию эволюционных линий. Другие исследователи (Попов, 1927; Lotsy, 1916), напротив, считают, что гибридизация играет исключительную роль в видообразовании. Противоречивы также мнения относительно распространенности гибридизации.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ И КОСВЕННЫЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ГИБРИДИЗАЦИИ

Теория наибольшей по масштабу интрогрессивной гибридизации была впервые разработана на примере травянистых растений (Anderson, 1949). Одна из основных предпосылок интрогрессивной гибридизации — наличие новых экологических ниш, появляющихся в результате изменения среды обитания — соответствует известным идеям Л. С. Берга (1977) в области эволюции. Считается, что в интрогрессию вступают не самые родственные близкие виды, а относящиеся к разным родам и секциям (Clausen, 1962).

В СССР проблема интрогрессивной гибридизации обсуждалась еще до появления соответствующих зарубежных работ (Попов, 1927; Бобров, 1944). Предполагается, что интрогрессивная гибридизация у берез наиболее сильно выражена в районе Байкальской Сибири (Попов, 1956; Бобров, 1961).

Если здесь интрогрессивная гибридизация происходит, вероятно, уже длительное время и привела к образованию значительного числа гибридогенных видов, то во многих других регионах, где соприкосновение большого числа секций не наблюдается, результаты интрогрессивной гибридизации значительно скромнее или вообще проблематичны. Так, например, гибридизация, вероятно, имеет место в Тувинской АССР на контакте двух видов: B. pendula Roth и B. microphylla Bge (Коропачинский, 1966) и в Дагестане, где выражена гибридность при симпатрии берез из различных секций: B. raddeana Trautv. и B. litwinowii Dol. (Магомедмирзаев, 1978). Вопрос о распространении гибридных популяций в Западной Европе является весьма дискуссионным (Morgenthaler, 1915; Gunnarsson, 1925; Jentys-Szaferowa, 1949; Natho, 1964).

Несмотря на дискуссионный характер вопроса о распространенности естественной гибридизации у берез, почти все без исключения исследователи в принципе не отрицают ее возможность. В связи с этим приводятся экспериментальные, проливающие свет на механизм репродуктивной изоляции и косвенные, по преимуществу предположительные доказательства (Woodworth, 1929; Johnsson, 1944; Stern, 1963). Однако результаты экспе-

риментальных исследований противоречивы и фрагментарны. Учитывая это, в условиях Среднего Урала произведена межвидовая гибридизация на внутри- и межсекционном уровнях с параллельной проверкой возможности завязывания семян другими способами (без опыления, при самоопылении и т. д.), а также определены некоторые биологические свойства семян, полученных в эксперименте (Махнев, 1975б).

В результате трехлетних экспериментов, которые проводились в природных популяциях трех видов: B. pendula, B. pubescens и B. nana, установлено, что успех гибридизации лимитируется рядом факторов, в том числе условиями произрастания материнских деревьев. Так, например, все без исключения варианты скрещиваний в сосняке осоково-сфагновом V^a класса бонитета, в отличие от скрещиваний в березняке поручейниковом, оказались неудачными.

Как известно, по одним данным (Vaćlav, 1956) более удачны варианты скрещиваний, когда в качестве матери используется береза пушистая, а по другим — береза бородавчатая (Eifler, 1964). В условиях Среднего Урала успех гибридизации в большей степени зависит от индивидуальных особенностей деревьев, чем от направления скрещивания, хотя доброкачественные семена получаются как при прямых, так и при реципрокных скрещиваниях.

При скрещивании видов, относящихся к разным секциям, качество семян в отдельных случаях может быть удовлетворительным, но вероятность их завязывания в несколько десятков раз ниже, чем при скрещивании в пределах секции.

В общем наиболее высоким качеством обладают семена, полученные при свободном опылении (всхожесть до 90%) или в результате скрещиваний в пределах вида. Далее, в порядке снижения качества следуют семена, полученные в результате самоопыления, хотя здесь также велика роль индивидуальных особенностей деревьев и семена, полученные в результате межвидового скрещивания, всхожесть которых не превышала 10%. Особенно низкое качество у семян сформировавшихся без опыления. В этом случае семена достигают почти нормальных размеров и веса, но все без исключения являются партенокарпическими. В экспериментах с березой карликовой принудительное опыление, самоопыление и опыты без опыления, как правило, заканчиваются неудачей. Женские сережки во всех этих вариантах гибнут еще в изоляторах.

Несмотря на возможность получения гибридных семян экспериментальным путем, а следовательно, и принципиальную возможность естественной гибридизации, о малой вероятности распространения гибридов (гибридных популяций) свидетельствует не только очень низкое качество гибридных семян, но и их хромосомное число $2n = 42$, обычно не встречаемое в естественных популяциях (Löve, Löve, 1944; Johnsson, 1974). Нами установлено, что хромосомные числа (2n) у родителей: березы карликовой, березы пушистой и березы бородавчатой соответственно равны 28, 56 и 28, а у гибридов первого поколения: Б. пушистая × Б. бородавчатая и Б. пушистая × Б. карликовая — 42 хромосомы с колебаниями от 36 до 48.

Таким образом, при наличии определенной констелляции условий, обычно в природе наблюдающейся очень редко, гибридизация контактирующих видов берез в принципе не исключается, но этому препятствуют: отсутствие свободной специфичной экологической ниши, низкое качество гибридных се-

мян и, вероятно, нестабильность особей с промежуточным хромосомным числом. Существенным барьером естественной гибридизации белых берез является также несовпадение времени наступления цветения — береза бородавчатая вступает в эту фазу на несколько (от 2 до 12) дней раньше, чем береза пушистая (Юркевич, Гельтман, 1963; Махнев, 1965в и др.), хотя сроки цветения у них в отдельные годы могут частично перекрываться (Махнев, 1965в; Lindquist, 1951). Именно в эти годы теоретически возможно скрещивание, так как отмечается, что при понижении температуры реакция несовместимости затормаживается и такой же эффект наблюдается при опылении на более ранних или поздних стадиях развития женского цветка. Однако не следует сбрасывать со счетов пространственный барьер, так как данные виды имеют своеобразные экологические ниши. Кроме того, при попадании пыльцы березы бородавчатой на рыльца березы пушистой возникают барьеры, препятствующие оплодотворению (Eifler, 1964).

Для предположительно гибридных популяций березы Сукачева характерно очаговое распространение, ввиду наличия специфичной, периодически появляющейся и исчезающей экологической ниши. Так, например, они довольно обычны в районе Ангальского мыса на участках вдоль полотна давно заброшенной железной дороги, где эдафическая и фитоценотическая обстановка значительно отличается от смежных участков естественной тундры. Наконец, береза Сукачева распространена на верхней границе леса в зоне контакта ее с горной тундрой, которая довольно нестабильна (Горчаковский, Шиятов, 1973).

Достаточно простой и широко используемый способ идентификации естественных гибридов заключается в определении и учете признаков — промежуточных между предполагаемыми родительскими «типами», хотя показано, что в эксперименте наследование в ряде случаев идет также по материнскому и отцовскому типам (Пичугина, 1972; Eifler,1960). Обычно в качестве маркерных используются наиболее удобные и характерные морфологические и другие признаки. Однако при оценке гибридов с использованием ограниченного числа признаков и слабой изученности амплитуды естественной внутрипопуляционной изменчивости возможен неограниченный простор для спекулятивного подхода к оценке и толкованию данного феномена.

Более надежна и объективна оценка естественной гибридизации с использованием математических методов и комплекса признаков с учетом реально сложившихся естественно исторических условий (Morgenthaler, 1915; Anderson, 1949). Наибольшее распространение еще в 50-е годы получили методы: гибридного индекса, картинных диаграмм рассеяния, предложенные Э. Андерсоном (Anderson, 1949) и анализ феноструктуры популяций по векторам (Серебровский, 1970), получивший также название полигенного метода (Davidson, 1947). Поскольку эти методы все же являются полуколичественными и сравнительно «грубыми», пригодными, главным образом, для исследований в полевых условиях, считается целесообразным использовать дополнительные критерии гибридности, в частности морфогенетический, который основан на фактах резкого нарушения стабильности морфогенеза особей (Магомедмирзаев, 1978).

Надежность и эффективность метода гибридного индекса и картинных диаграмм рассеяния для оценки наличия и распространенности гибридизации проверялась в ряде районов Урала в двух вариантах — с использованием признаков, относящихся к одной или нескольким функциональным

группам (Махнев, 1971). При этом, естественно, выяснилось, что в последнем случае возможность выбора четко дифференцирующих признаков значительно увеличивается, а степень объективности оценки гибридизации повышается. Так, например, у листьев белых берез к числу маркерных относится признак, характеризующий степень оттянутости вершинки, а у плодовых чешуй — степень их опушения.

Параллельный анализ гистограмм и картинных диаграмм рассеяния показал, что во взаимоотношении контактирующих популяций двух видов белых берез в разных районах долготного географического профиля и в разных фитоценозах имеются существенные особенности.

При значительном различии экотопов и, вероятно, сроков прохождения весенних фенофаз феноменологическая картина наличия обмена генами у контактирующих видов полностью отсутствует или иногда выражена в очень слабой степени. По мере «сглаживания» экотопов взаимопроникновение генов усиливается. В долготном ряду, включающем районы Приуралья, Горного Урала и Зауралья, на широте южной части Среднего Урала, степень контактирования популяций двух видов белых берез постепенно увеличивается в направлении с запада на восток, достигая максимума в условиях относительно выровненного рельефа Западной Сибири. Здесь локально наблюдается массовое распространение особей промежуточного типа с мелкими плодовыми чешуями и семянками, характерными для березы Крылова, относящейся по некоторым данным (Natho, 1964) к так называемой серии Microlepides, виды которой считаются гибридогенными. Однако в отличие от типа, эти особи вместо гладкой коры часто имеют грубую корку в нижней части стволов.

Вообще по совокупности признаков-маркеров, относящихся к разным функциональным группам, количество особей, которые условно можно отнести к гибридам, в отдельных районах составляет от 3 до 9%. Однако эффект гибридизации на внутривидовую изменчивость у близких по многим показателям видов одной секции оценить довольно трудно. У белых берез это в значительной степени осложняется отсутствием подходящих морфогенетических критериев, хотя с этой целью можно использовать признаки строения коры. Так, у березы пушистой в южнотаежной подзоне Западной Сибири локально встречается до 9% особей с грубой корой, а у березы бородавчатой, напротив, распространены особи (до 50% состава) с гладкой нетрещиноватой корой, свойственной первой. Кроме того, для идентификации гибридных популяций, как это показано выше, целесообразно использовать термические тесты прорастающих семян.

Более четко выражен процесс интрогрессивной гибридизации у некоторых видов уральских берез в районах лесотундры, предлесотундры, частично, северной тайги и на верхнем пределе Приполярного, Полярного и, ограниченно, Северного Урала, т. е. в районах, где для белых берез условия экстремальные и минимуму их пыльцы соответствует максимум пыльцы карликовой березы (Геодакян, 1978).

В лесотундре Предуралья, где совместно произрастают береза пушистая и береза карликовая, встречаются небольшие группы или целые заросли особей, имеющие промежуточный между указанными видами характер по признакам листьев, генеративных органов, строению и цвету коры. Имеется несколько вариаций берез промежуточного типа, четко отличающихся по габитуальным показателям. Среди них преобладают обширные заросли особей,

соответствующих по форме куста карликовой березе, но выделяющиеся более мощным ростом (до 1,5—1,7 м высоты), сравнительно крупными листьями и плодами и слабым плодоношением, которые в сущности и представляют березу Сукачева. Далее следует представительная группа особей в виде отдельных кустов, но имеющих один—три основных лидирующих ствола. Эти особи достигают высоты 2—3 м, а лидирующие стволы до 4—5 м. Кора их заметно светлее, листья крупнее и более вариабельны, но по форме ближе к B. nana. Расположение сережек также соответствует B. nana, плодоношение слабое. Третья группа особей по большинству признаков соответствует березе извилистой и от первых двух групп отличается лучшим плодоношением, но имеет тенденцию к низкорослости, значительному разнообразию листьев, кустистости и т. д. Для двух последних типов характерен полный переход от укороченных вегетативных побегов к удлиненным, на что обращал внимание также И. Г. Серебряков (1962).

В данном районе предполагаемая гибридная популяция по характеру экотопа близка к березе извилистой, но очевидно низкая репродуктивная способность не позволяет ей успешно конкурировать с последней и более широко распространяться.

Среди других морфогенетических особенностей переходных типов обращает на себя внимание наличие сравнительно большого числа листьев на укороченных побегах, четко выражена асимметричность листовой пластинки. Примечательно, что аналогичные отклонения обнаружены у древовидных особей березы Радде (B. raddeana Trautv.) на Кавказе в зонах предполагаемой интрогрессивной гибридизации (Магомедмирзаев, 1978).

В низкогорной части Приполярного (Ляпинского) Урала береза Сукачева произрастает совместно с березами пушистой, бородавчатой и карликовой. При подсчете числа хромосом у 200 метафазных пластинок на давленных препаратах установлено, что у карликовой березы и белых берез в популяциях Ляпинского Урала хромосомные числа не отличаются от ранее установленных для этих видов в других районах (Wetzel, 1928; Woodworth, 1929; Махнев, Рождественский, 1973).

Хромосомное число у березы Сукачева не было известно, поэтому для его определения использовали 90 метафазных пластинок с 10 растений. Установлено, что хромосомное число этой березы $2n=28$, т. е. соответствует березе карликовой. На отдельных метафазных пластинках насчитывалось от 24 до 32 хромосом, но ни в одном случае не встречалось хромосомное число $2n=42$, которое наблюдается у гибридов берез первого поколения, когда родители имеют соответственно 28 и 56 хромосом.

Эколого-морфологические особенности березы Сукачева свидетельствуют о проблематичности ее происхождения и таксономического ранга. Обычно исследователи единодушны в том, что она представляет гибрид между березами карликовой и пушистой. Однако некоторые считают ее самостоятельным видом (Сочава, 1929а; Куваев, 1969), а другие возражают против этого (Васильев, 1969). Дискуссионный характер имеет также вопрос об экологической нише и ареале березы Сукачева. В. Б. Сочава указывает, что эта береза произрастает в горных тундрах, где нет березы извилистой и вообще по ряду признаков отличается от известных гибридов березы карликовой с березой извилистой, которые встречаются в местах их контакта. Однако при графическом сравнении листьев «типа» оригинала (Сочава, 1929б) с листьями саранпульской популяции нами не выявлено каких-ли-

бо существенных различий. Это означает, что ареал березы Сукачева шире, чем первоначально считалось, поскольку он распространяется на зоны предполагаемой гибридизации.

Гипотеза о гибридном происхождении березы Сукачева прежде всего подтверждается промежуточным по отношению к березе карликовой и березе пушистой характером ее признаков и совместным произрастанием указанных видов. Предполагается, что течение генов происходит либо прямо от диплоидного к тетраплоидному уровню, либо через промежуточные триплоиды, что более вероятно, чем через формирование анеуплоидных комплексов (Elkington, 1968).

Однако отсутствие в настоящее время у березы Сукачева особей с хромосомным числом $2n = 42$ (ибо в принципе автосинтез у берез, отличающихся полиплоидностью, возможен) указывает на то, что теоретически гибридизация могла происходить только раньше, возможно что в ряде поколений гибридные особи с промежуточным хромосомным числом элиминировались и сохранились только две группы гибридного поколения с кариотипом видов, вступивших в гибридизацию. Указывается, что аналогичные группы по внешним особенностям возвращаются к родителям, но не полностью, а приобретают свои характерные особенности, например, более мощное развитие органов (Мюнтцинг, 1967).

Гипотеза о негибридном происхождении березы Сукачева как особой экологической форме, постепенно обособившейся от березы карликовой, в наиболее благоприятных условиях тундры и лесотундры менее вероятна. Во всяком случае, это был лишь первоначальный этап в формировании современных популяций березы Сукачева, феноструктура которых теперь изобилует элементами, свойственными белым березам, а амплитуда внутрипопуляционной изменчивости заметно выше, чем в популяции «чистого» вида (березы карликовой).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ УКЛОНЕНИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ

В качестве морфологических уклонений рассматриваются изменения, выходящие за рамки обычного полиморфизма и, наблюдающиеся в результате геномных, хромосомных, генных и соматических мутаций, которые у берез довольно широко распространены. Многие из этих мутаций не имеют явного селективного преимущества перед нормальными растениями, однако мутации даже «вредные» создают резерв наследственности, что позволяет видам успешно приспосабливаться к изменяющимся условиям среды и мигрировать в новые районы (Gustafsson, 1954). Вообще амплитуда внутрипопуляционной изменчивости, благодаря всякого рода уклонениям в отдельных случаях, может существенно увеличиваться.

Среди хромосомных и генных мутаций вегетативных органов у белых берез наиболее многочисленны формы, различающиеся по окраске, конфигурации и размеру листьев (Молотков и др., 1982). Среди них известны: золотистая, желтая, красная, пурпурная с желтой, белой каймой и бело (серебристо)-пестролистная, а также крупно- и мелколистные и рассеченнолистные, естественно распространенные в Скандинавии (Hylander, 1957) и спорадически встречающиеся в других регионах (Лащинский, 1964).

Формы березы с рассеченными листьями впервые найдены в Швеции

еще в XVIII в. (Johnsson, 1974) и теперь рассматриваются как разновидность березы бородавчатой или даже вид (B. dalecarlica L.), включающий от 6 (Saarnijoki, 1946) до 12 (Hylander, 1957) форм. На Урале формы с глубокорассеченными листьями отсутствуют, в то время как мелколистная вариация является обычной в популяциях белых берез с северного, южного и верхнего пределов, а также в популяциях, подверженных воздействию вредных промышленных эмиссий. Частота данной вариации в этих условиях весьма нестабильна — в пределах 5—25%.

Вообще при воздействии вредных эмиссий наблюдается целый ряд морфологических уклонений, в том числе: сильная деформация или образование двувершинных листьев, повышенная ветвистость и скученность почек или, напротив, изреженность крон берез и других видов древесных растений, сильная деформация ветвей и стволов, замедленность роста, быстрое старение (Махнев, Мамаев, 1979).

Значительное распространение у белых берез имеют формы по характеру роста, ветвления и типу кроны (Молотков и др., 1982), в том числе локально встречающиеся узорчатая или карельская форма березы бородавчатой и каповая форма березы пушистой, занимающая довольно неопределенное положение по отношению к мутациям и «обычным» вариациям. Морфологические особенности каповой березы в Припышминских борах Зауралья описаны ранее (Махнев, 1965б). Дальнейшие исследования показали, что она распространена на Урале исключительно в зонах оптимального роста белых берез: широколиственнолесной, лесостепной и южнотаежной подзоне. Здесь ее встречаемость в отдельных насаждениях на участках с избыточным увлажнением достигает 15—20%, оставаясь в общем сравнительно низкой (2—7%).

В лесах Урала широко распространены вариации белых берез с наплывами на стволах типа «сувельвал» и так называемая «ведьмина метла». «Ведьмина метла» образуется в результате избыточного образования почек, вырастающих в побеги, и характеризуется густым и компактным ветвлением и сравнительно слабой дифференциацией тканей, листьев и ветвей. Этот тип аномального развития относится к органоидным галлам. Напротив, слабодифференцированные наросты на стволах и ветвях типа сувельвал представляют собой корончатые галлы (Синнот, 1963).

«Ведьмина метла» и сувельвал распространены по всему ареалу белых берез, но частота этих вариаций сильно варьирует. В зонах оптимального роста встречается от двух до четырех экземпляров с сувельвалом на 1000 деревьев (Плотников, Семериков, 1976). В экстремальных условиях — на северном, южном и верхнем пределах распространения, и в зонах, подверженных воздействию промышленных эмиссий, — частота указанных вариаций возрастает. Так, в верхней полосе подгольцового пояса на горе Конжаковский Камень около 15% особей березы имеют «ведьмину метлу». Повышенная частота данной вариации наблюдается в низкобонитетных насаждениях березы пушистой и в зонах оптимального роста.

К категории более редких морфологических уклонений относятся так называемые чернокорая и плакучая вариации белых берез и естественные триплоидные формы.

Чернокорая вариация обнаружена в Сибири (Баранов, 1924; Крылов, 1961), Северном Казахстане (Данченко, Бударагин, 1976), на Южном Урале (Кулагин, устное сообщение) и на Украине (Заверуха, 1960), а также в Польше и Чехословакии, где она описана как Betula obscura A. Kotula

(Walters, 1964). Характерно, что при половой репродукции данной вариации наблюдается расщепление на обычные и темнокорые особи (Данченко, Бударагин, 1976; Wieckowsca,— цит. по Jentys-Szaferowa, 1979).

Плакучая вариация встречена нами только у березы бородавчатой в высокогорьях Алтая, но распространена, по-видимому, значительно шире (Молотков и др., 1982; Jentys-Szaferowa, 1979). Плакучие особи выделяются распростертой свисающей вершиной и заметным отставанием в росте. Они встречаются единично или группами по нескольку экземпляров, но исключительно редко. Очевидно их встречаемость в высокогорьях связана с затрудненным обменом генов в условиях повышенной изоляции (Морозов, 1978).

В высокогорьях Алтая на верхнем пределе распространения на высоте около 2,5 тыс. м также встречается низкорослая форма березы бородавчатой, внешне очень напоминающая соответствующие формы березы извилистой.

Декоративные узкопирамидальная и кипарисовидная формы у белых берез встречаются повсеместно в зонах оптимального роста, но преимущественно на открытых участках.

Естественно предположить, что триплоидные формы возникают в результате гибридизации диплоидного вида березы бородавчатой с тетраплоидным — березой пушистой (Johnsson, 1944; Löve, 1944). Однако теперь они рассматриваются как аутоплоиды — геномные мутации (Johnsson, 1974). По описанию триплоиды имеют сравнительно крупные и несколько необычной формы листья.

Одна из таких форм найдена нами в низкогорной части Южного Урала на Новотроицком участке, расположенном на плато на высоте около 550 м над уровнем моря. Помимо березы бородавчатой, к которой относится описываемый экземпляр, на участке в своеобразных понижениях произрастает береза кривая.

По таксационной характеристике дерево имеет примерно средние для участка показатели: возраст 70 лет, диаметр 34,3 см, высота 19,5 м, крона вытянутая, флагообразная, мощная (диаметр 9 м). Трещины на стволе ромбовидные, распространяются на высоту 2,6 м, а зона грубой корки на высоту — 0,9 м. Дерево резко отличается от остальных густой облиственностью ветвей и густотемнозеленым цветом листьев, имеющих нехарактерное для березы бородавчатой слегка сердцевидное основание. Данные измерений листьев свидетельствуют, что почти по всем признакам показатели предполагаемого триплоида значительно превышают средние для популяции.

Сравнительная характеристика листьев предполагаемых триплоидных берез Южного Урала — Горного Алтая

Признаки	Среднее для популяции	Среднее для триплоида	Разница, %
L	49,5—43,3	59,0—69,0	19,2—59,5
A	39,6—30,5	51,5—59,3	30,0—94,6
L/A	1,25—1,45	1,15—1,23	8,0—15,4
D	3,08—2,37	4,13—2,55	34,0—7,8
β	137,6—101,9	182,8—145,5	32,8—42,8
E	5,75—4,04	7,21—3,12	25,4—22,7
F	2,01—1,72	2,50—2,25	25,0—30,8

Напротив, по признакам генеративных органов — семянкам и плодовым чешуям — анализируемая модель практически не отличается от других деревьев.

Данные кариологического анализа у проростков семян этого дерева показали, что у них хромосомное число соответствует характерному для вида ($2n=28$). Естественно, что для подтверждения триплоидной природы самого дерева число его хромосом следует определять в точках роста корней или листьев.

Другое дерево с явными признаками «гигантизма» листьев, относящееся к березе пушистой, обнаружено нами в 1973 г. в Северо-Восточном Алтае в районе Караколки на высоте около 600 м над уровнем моря. Как и предполагаемый триплоид березы бородавчатой, дерево не выделялось среди других по габитуальным показателям: диаметр на высоте груди 25 см, средняя высота 17,5 м, протяженность кроны 15,5 м, крона неправильно-яйцевидной формы диаметром — 4 м, имеет два ствола. Однако, в отличие от других деревьев с серо-белой или желтовато-серо-белой корой, имеет более темноокрашенную кору. Крона необычно густо облиственна, листья очень крупные, кожистые бледно-зеленые. Для дерева также характерно наличие значительного количества довольно крупных по размерам укороченных побегов. Несмотря на сравнительно хороший урожай семян березы в 1973 г., дерево не плодоносило и не имело следов плодоношения прошлых лет. Максимальные различия по сравнению с другими деревьями у него наблюдаются по размеру листьев и углу основания пластинки листа, сравнительно велики различия и по другим признакам формы листьев. Отсутствие плодоношения, вероятно, свидетельствует о стерильности данной особи в связи с ее гибридным происхождением.

АНОМАЛИИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ

Вероятно, в связи с тем, что репродуктивные органы берез не являются удобным объектом для наблюдений об их аномалиях, имеются пока лишь немногочисленные сведения, касающиеся главным образом интродуцентов. Еще в прошлом веке Шульц указывал на наличие двуполых цветков у женских и мужских сережек березы. Сережки с базальной женской частью и апикальной мужской были обнаружены у. B. humilis и B. populifolia Бейлом и Стевенсоном (цит. по Dellingshausen, Stern, 1958). Затем Ф. Норд (Nord, 1916) и У. Риде (Riede, 1925) нашли соответствующую аномалию у березы бородавчатой, а С. Саарниоки (Saarnijoki, 1941), А. Лукен (Løken, 1954) и А. Тукович, М. Иванович (Tucovič, Jovanovič, 1976) — у березы пушистой.

В СССР обоеполые соцветия отмечены у ряда берез: Б. пушистой (Толстопятенко, 1974), Б. Резниченко (Фролова, 1958), Б. японской (Некрасов и др., 1963), Б. бородавчатой (Козьмин, 1982).

Выяснено, что обоеполость сережек сопровождается рядом других аномалий: на уровне сережки — наличием амфиспорангиатной зоны, в которой имеются все переходы от цветков одного пола в другой; на уровне соцветий, цветков и отдельных их частей — деформацией, редукцией и взаимопроникновением (сексуализацией) и т. д. Изучение отмеченных аномалий позволило уточнить отдельные этапы филогенеза, лучше понять природу цветка березовых, а также в известной степени выяснить влияние генетических факторов и внешней среды на детерминацию пола (Dellingshausen, Stern, 1958;

Федоров, 1947; Корчагина, 1974). Установлено также, что несмотря на однодомность соотношение мужских и женских сережек на отдельных особях зависит от возраста, питания и освещения (Riede, 1925).

Аномалии репродуктивных органов на Урале обнаружены только в экстремальных условиях на верхнем и южном пределах распространения белых берез. Так, экземпляр березы извилистой с андрогинными сережками найден в августе 1972 г. на Приполярном Урале на западном склоне горы Манараги в горной тундре. По габитусу и листьям он не выделялся от других. Двуполые сережки были расположены равномерно по всей кроне на укороченных побегах; на дереве были также нормальные женские и мужские сережки.

Строение всех аномальных сережек одинаковое: у основания сережки находится ее плодущая часть, затем идет зона амфиспорангиатных цветков, а верхняя, преобладающая по длине часть, состоит из мужских цветков. По классификации А. И. Толстопятенко (1974) такие сережки относятся ко II типу обоеполых соцветий.

У аномальных сережек с Приполярного Урала цветение мужских цветков, в отличие от женских, в год обследования, по-видимому, не происходило, хотя в ранее описанных случаях, мужские и женские цветки зацветали одновременно. Явление, аналогичное данному, в вегетативных домиках наблюдали М. Деллингсхаузен и К. Штерн (Dellingshausen, Stern, 1958). По данным этих авторов, в течение одного вегетационного периода мужская часть андрогинных сережек никогда не достигала, в отличие от женской, полной спелости, хотя и формировалась пыльца, но цветение не наблюдалось.

Детальное изучение цветков и соцветий аномальных сережек показало, что в их строении наблюдаются аномалии, отмеченные выше (Махнев, Коробченко, 1976).

Дерево березы бородавчатой с аномальными сережками обнаружено в урочище Панькин дол в Самаро-Илецкой степной провинции в верхней части оврага в спелом сомкнутом березовом насаждении с незначительной примесью осины в верхнем ярусе.

Диаметр дерева 36 см, высота 18 м, крона мощная, раскидистая, шаровидная с повислыми ветвями. Дерево явно достигло предельного возраста, так как часть ветвей и вершина частично усыхают, имеют механические повреждения. Аномальные (женские) сережки обнаружены у него в сентябре 1975 г. только на трех ветвях второго порядка (длиной 1—1,5 м толщиной до 2 см), расположенных на одной ветви первого порядка, по наличию тычиночных сережек на укороченных побегах в апикальной части не раскрытых цветочных почек. При наблюдении в следующем, 1976 г., андрогинные сережки были вновь обнаружены на этих же ветвях. По мнению М. Деллингсхаузена и К. Штерна (Dellingshausen, Stern, 1958), это свидетельствует о большом разнообразии внутренних модифицирующих факторов.

Весной 1976 г. женская часть андрогинных сережек, перезимовавшая в почках, по срокам развития не отличалась от нормальных сережек, а мужская часть сережек в развитии заметно отставала, их пыления вообще не наблюдалось.

Переход женской части андрогинной сережки в мужскую, как правило, нерезкий. В переходной зоне наблюдается постепенное замещение элементов женского цветка — мужским (пестико-тычинки и т. д.), смещение тех и других и наличие разного рода деформированных и недоразвитых частей соответствующих аномалиям березы извилистой.

Биологические свойства семян у дерева с аномалиями, как это показано ниже, хуже, чем в среднем в насаждении. Определенная дифференциация наблюдалась также в пределах дерева. Так, семена с андрогинных сережек почти не прорастают, а при повышенных экстремальных температурных режимах семена из нормальных сережек с «аномальных» ветвей прорастают хуже, чем семена с нормальных ветвей.

Показатели биологических свойств семян с дерева, имеющего аномальные сережки

Место взятия образца	Вес 1000 шт., мг	Всхожесть (%) при оптимальных температурных режимах (23—31° С)	Всхожесть при экстремальных температурных режимах (35—39° С)
Ветви без аномальных сережек	193	9,8	4,0
Андрогинные сережки	139	0,7	0,0
Нормальные сережки с ветви, имеющей аномальные сережки	181	9,0	1,0
Среднее для популяции	224	19,2	6,8

Аномалии генеративных органов березы пушистой найдены также осенью 1975 г. в Самаро-Илецкой степной провинции в пойменных колках речки Гусихи. Здесь около 12% особей имели аномалии, которые выражались в частичном размещении тычиночных сережек на укороченных побегах. Весной 1976 г. во время цветения размеры и показатели развития сережек с отклонениями в размещении не отличались от нормальных тычиночных сережек.

Обнаруженные на Урале аномалии генеративных органов представляют интерес во многих отношениях. Прежде всего выяснилось, что потенциально внутривидовая изменчивость шире, чем обычно наблюдается. Далее, образование аномалий в экстремальных условиях и отсутствие в сравнительно благоприятных условиях объясняет в значительной мере причины появления таковых и их место в формообразовательных процессах на пределе распространения видов Betula.

В связи с тем, что установление некоторого увеличения амплитуды изменчивости морфологических признаков у Betula в экстремальных условиях еще не является достаточным доказательством того, что именно внешняя среда является причиной резких изменений морфогенеза, обнаружение здесь аномалий генеративных органов имеет важное значение. Это следует из того, что немногочисленные достоверные случаи подобных аномалий обычно встречались у интродуцированных берез, т. е. в условиях в той или иной степени не соответствующих природе видов. Однако редкая встречаемость аномалий генеративных органов у Betula даже в неблагоприятных условиях свидетельствует о том, что их появление определяется прежде всего геномом, а конкретные комплексы внешних факторов лишь способствуют этому.

Двуполость соцветий и другие аномалии можно считать дополнительным косвенным аргументом в пользу наличия гибридизации совместно произрастающих берез карликовой и пушистой. По аналогии на это указывает широко распространенный гермафродитизм у гибридов ив.

АНОМАЛИИ ПРОРОСТКОВ СЕМЯН

В процессе изучения биологических свойств семян выявлены некоторые следующие аномалии: полиэмбриония, которая легко устанавливается по наличию у прорастающих семян двух корешков, первоочередное появление семядолей и отрицательный геотропизм. Первые две аномалии отмечались раньше у семян березы желтой (Maini, Wang, 1967). Встречаемость полиэмбрионов у нее составляет 0,12%, а опережающее появление семядолей только 0,04%. Наличие сдвоенных сеянцев рассматривается как явление расщепления зародыша.

Наши наблюдения над прорастающими семенами из горных районов показали, что в среднем встречаемость полиэмбрионов несколько менее 0,1% и явно зависит от происхождения семян. Наиболее часто они наблюдаются у семян березы карликовой и березы извилистой из верхних поясов гор, а у семян березы пушистой и бородавчатой из горнолесного пояса — единичные. Это соответствует данным Н. В. Цингера (1958) и Т. П. Некрасовой (1960), которые отметили, что у хвойных вероятность формирования полиэмбрионов в неблагоприятных условиях выше.

Первоочередное появление семядолей наблюдается чаще — около 0,3% от числа прорастающих семян. Обнаруживаются они обычно во второй половине 15-дневного срока проращивания и, как правило, при прорыве дорсальной части семени, что также отмечено у желтой березы. Определенной зависимости встречаемости этой аномалии с видовой принадлежностью или эколого-географическим происхождением не установлено.

Отрицательный геотропизм корешка прорастающих семян встречается крайне редко.

Глава четвертая

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДОВ BETULA В СВЯЗИ С ЕСТЕСТВЕННОИСТОРИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Как известно, успехи в эффективности исследований непосредственно зависят от общих тенденций науки и уровня разработки теоретических положений. В этом плане познание закономерностей внутривидовой изменчивости служит основой для характеристики популяционной структуры, которая пока остается самой малоразработанной частью проблемы вида.

Изучение популяционной структуры видов необходимо прежде всего для понимания сущности вида, принципов его организации, получения объективных критериев при оценке объема, границ и взаимоотношений популяций (Завадский, 1968; Шварц, 1967). Постановка такого рода исследований также необходима в связи с тем, что реальность существования вида и внутривидовых единиц все еще подвергается сомнению (White, 1971).

Ранние систематики подходили к решению соответствующего круга вопросов с неформальных позиций и рассматривали внутривидовые формы не только как таксономические, но и как эволюционные единицы (Шварц, 1980). Такой принцип положен, в частности, в основу работ Регеля (Regel,

1861) и В. Н. Сукачева (1914), но со временем, несмотря на распространение популяционного понимания вида, все большая часть исследований выполнялась на чисто типологической «ашерсоновской» основе (Скворцов, 1974), которая позволяет подходить к внутривидовой систематике формально. Между тем, неформальный, популяционный подход к внутривидовой систематике с использованием понятий единиц «климатип», «экотип», «подвид», «дем», «клина» и других столкнулся с такой трудностью, как неопределенность их таксономического статуса.

По мнению А. К. Скворцова (1974), данную проблему частично возможно решить, если рассматривать популяцию как необлигатный или несовершенный таксон и соответственно решать вопрос о соподчинении внутривидовых единиц, признав наличие: микропопуляций, мезо- , макро- и мегапопуляций.

Разработан ряд схем внутривидовой систематики древесных растений (Правдин, 1965; Мамаев, 1970а). В частности, схема С. М. Мамаева включает три разного ранга соподчиненные единицы: группу популяций, популяцию и микропопуляцию. Место и объем популяций в схемах разных авторов понимается весьма своеобразно. По Л. Ф. Правдину и Дж. Райту (1978), популяция не велика по объему, и по существу имеет топологическую основу. Напротив, по С. А. Мамаеву и А. В. Глотову (1975), популяция имеет генетическую основу и рассматривается как естественноисторическая единица, значительная по объему.

Для берез, в отличие от хорошо изученных хвойных растений, схем популяционной структуры видов не разработано, хотя в этом направлении работали. Б. Линдквист (Lindquist, 1947) выделил у Betula pendula ряд разновидностей в ранге географических рас. Установлено, что группировка популяций у B. alleghaniensis, изученных по признакам листьев, тесно связана с экологическими условиями среды обитания (Dancik, Barnes, 1975).

В соответствии с политипической концепцией вида и представлением об иерархичности его пространственной структуры (Вавилов, 1931; Dobzhansky, 1950), которые положены в основу рабочей гипотезы и с учетом наличия и взаимообусловленности двух систем интеграции — видовой и биогеоценотической (Шварц, 1980) для получения целостной картины популяционной структуры видов берез нами выполнен поэтапный анализ рядов популяций: низкогорно-экологических, высотно-экологических и географических, степень влияния изоляционных барьеров в которых соответственно возрастает.

Для характеристики структуры популяций, в основном, использованы качественные признаки, дающие представление о полиморфизме (Ford, 1940). Многие из них не являются альтернативными, но отражают специфические особенности таксонов ниже видового ранга. Поэтому при изучении структуры популяций одновременно решаются и вопросы фенетики — оцениваются признаки с точки зрения пригодности их использования в качестве генетических маркеров.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ В ПРЕДЕЛАХ НИЗКОГОРНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РЯДА

Низкогорный ряд объединяет березняки одного вида из разных типов леса, отличающиеся по эдафической и фитоценотической обстановке, более или менее пространственно разобщенные и локализованные в пределах одного природного района. Частичная пространственная изоляция и суще-

ственный сдвиг экологической обстановки, сопровождающийся несовпадением ритмов сезонного развития, могут оказать определенное влияние на феноструктуру элементов ряда.

Как известно, структура популяций может быть проанализирована путем учета встречаемости и взаимосвязи разнообразных форм (Завадский, 1968). Большой интерес в этом отношении представляют признаки коры, которые в меньшей степени, чем габитуальные, подвержены модифицирующему влиянию экологических факторов (Lindquist, 1946). За основу оценки полиморфизма нами принят ряд четко фиксируемых типов коры (Махнев, 1965а).

На Среднем Урале полиморфизм по строению коры сильнее выражен у березы бородавчатой, а по окраске коры — у березы пушистой. «Захождение» типов по строению коры этих видов незначительное (табл. 30). Строение и окраска коры трансформируются в экологическом ряду, как это выяснено в Припышминских борах Зауралья, в зависимости от характера экотопа (Махнев, 1965г).

Четкой связи между окраской коры и продуктивностью не наблюдается, поэтому мнения на этот счет весьма противоречивы. Наши данные показывают, что густой тон в окраске коры обычно связан с замедлением роста, но в отдельных случаях, например, в ельнике кисличниковом, этого не наблюдается.

В связи с отмеченными особенностями, а также сильной возрастной изменчивостью, использование признаков коры в качестве маркеров имеет ряд ограничений. Поэтому особый интерес представляет изучение полиморфизма по признакам листьев, широко используемым в таксономии.

У обоих видов белых берез число форм листьев значительное, но у березы пушистой они более контрастны, хотя у березы бородавчатой листья все же сильнее варьируют по степени изрезанности края. Вообще «захождение» форм листьев у данных видов незначительное. Иллюзия наблюдаемого иногда чисто внешнего сходства ромбовидных или, напротив, округлых форм, исчезает при сопоставлении характера зубчатости, оттянутости вершинки листьев, особенности их консистенции и т. д.

В контрастном по характеру экотопов экологическом ряду березы пушистой, дифференциация которого существенна (табл. 14), феноструктура его отдельных элементов весьма своеобразна (табл. 31).

В экстремальном по условиям произрастания сосняке осоково-сфагновом преобладает только одна яйцевидная форма, т. е. выражен эксцесс в распределении форм, позволяющий судить о направлении естественного отбора. Во всех других типах леса явно преобладающих форм нет. Сердцевидная форма встречается только в сосняке и березняке осоково-сфагновых — наиболее типичных для произрастания березы пушистой. В этих условиях соответственно наблюдается больший полиморфизм листьев. Экологический ряд березы бородавчатой, дифференцированный лишь по отдельным признакам (табл. 14), менее контрастен по разнообразию экотопов, и распределение форм листьев здесь зависит от степени контакта отдельных типов леса. Так, в контактирующих фитоценозах — ельнике крупнопапоротниковом и ельнике кисличниковом выражено сходство в распределении форм листьев, а в двух других разобщенных фитоценозах — сосняке брусничниковом и березняке разнотравном — не выражено.

По форме и размеру генеративных органов у белых берез различается несколько вариаций, среди которых мелкочешуйчатая с чешуями не более

Таблица 30

Характеристика белых берез по типам коры в экологическом ряду на Среднем Урале (встречаемость, %)

Типы коры	Береза бородавчатая			Береза пушистая			
	Сосняк бруснично-ковый, II бонитета	Березняк разнотравный, III бонитета	Сосняк ягодниковый, I бонитета	Сосняк осоково-сфагновый, Va бонитета	Березняк осоково-сфагновый, IV бонитета	Сосняк осоково-сфагновый, IIIб бонитета	Ельник кисличниковый, II бонитета
а) Строение							
Грубокорая	—	8	10	Нет данных	—	—	—
Ромбовиднотрещиноватая	20	13	35		—	—	—
Продольнотрещиноватая	10	—	15		—	—	—
Слоистокорая	10	36	10		—	—	—
Мелкотрещиноватая	30	16	5		—	—	—
Малотрещиноватая	30	15	25		—	—	7
Гладкокорая	—	—	—		46	20	47
Шероховатокорая	—	12	—		50	80	40
Волнистокорая	—	—	—		4	—	6
б) Окраска							
Белокорая	10	25	35	3	13	—	28
Серо-белокорая	75	41	65	30	33	42	37
Серокорая	10	31	—	33	30	27	28
Темно-серокорая	—	—	—	—	10	—	—
Желтокорая	5	—	—	30	10	31	5
Бронзовокорая	—	3	—	4	4	—	2

Таблица 31

Встречаемость форм листьев у белых берез в фитоценозах экологического ряда на Среднем Урале (в %)

Форма листьев	Ельник крупно-папоротниковый	Сосняк бруснично-никовый	Ельник кисличниковый	Березняк разнотравный
Береза бородавчатая				
Округлоузкоугольная	9,3	16,7	9,1	36,8
Округлоширокоугольная	14,7	44,4	22,7	36,8
Узкоусеченно-клиновидная	44,0	27,8	40,9	10,5
Широкоусеченно-клиновидная	28,0	11,1	27,3	10,6
Ромбовидная	4,0	—	—	5,3

Форма листьев	Ельник кисличниковый	Сосняк осоково-сфагновый, IIIб бонитета	Березняк осоково-сфагновый	Сосняк осоково-сфагновый, Va бонитета
Береза пушистая				
Ромбовидная	18,8	18,5	28,2	8
Яйцевидно-ромбовидная	15,6	18,5	29,1	4
Яйцевидная	15,6	22,3	6,4	56
Овальная	21,9	14,8	22,7	16
Широкояйцевидная	28,1	22,2	10,9	16
Сердцевидная	—	3,7	2,7	—

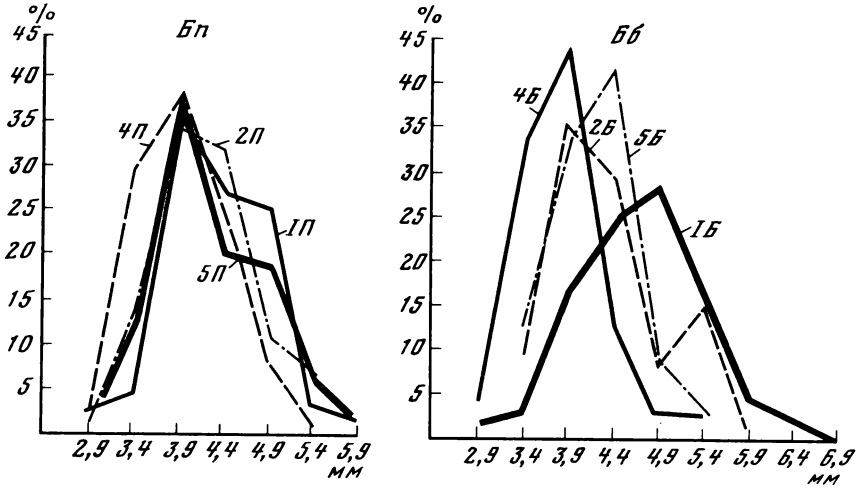


Рис. 13. Кривые распределения особей из разных типов леса по длине плодовых чешуй у берез пушистой (Бп) и бородавчатой (Бб). Название типов леса указано в табл. 32.

5 мм и крупночешуйчатая с чешуями более 5 мм (Васильев, 1961). У березы пушистой во всех типах леса преобладает мелкочешуйчатая вариация, но частота крупночешуйчатой вариации выше в высокопродуктивных насаждениях. По форме боковых лопастей чешуй широко распространена «типичная» для вида прямолопастная вариация, у которой прямые боковые лопасти скошены на концах почти под прямым углом (Васильев, 1969). Однако в низ-

Таблица 32

Встречаемость (%) форм генеративных органов у белых берез в фитоценозах экологического ряда на Среднем Урале

Форма	Береза пушистая			
	Ельник кисличниковый II бонитета (1П)	Сосняк ягодниковый, II бонитета (5П)	Сосняк осоково-сфагновый, III бонитета (2П)	Сосняк осоково-сфагновый, Va бонитета (4П)
	Плодовые чешуи			
Скошенно-остролопастная	18,2	10,0	0	0
Скошенно-туполопастная	6,8	20,0	37,5	11,5
Внизоттянуто-лопастная	15,9	35,0	33,3	50,0
Прямолопастная	59,1	35,0	29,2	38,5
Короткочешуйчатая	40,9	90,0	70,8	88,5
Промежуточная	25,0	10,0	25,0	11,5
Удлиненночешуйчатая	34,1	0	4,2	0
	Орешки			
Веретеновидная	15,9	10,0	12,6	7,7
Яйцевидная	65,9	25,0	20,8	11,5
Эллиптическая	13,7	55,0	45,8	69,3
Широкоэллиптическая	4,5	10,0	20,8	11,5

копродуктивных насаждениях (сосняк осоково-сфагновый) более обычна внизоттянутолопастная вариация (рис. 13, табл. 32).

Частота различных форм орешков у березы пушистой более зависит от пространственной структуры экологического ряда, чем от свойств экотопов. Например, в трех слабо разобщенных фитоценозах (2п, 4п, 5п) преобладает эллиптическая форма, а встречаемость разных вариаций сравнительно одинакова. В то же время в удаленном от этой группы ельнике кисличниковом преобладает яйцевидная вариация. Характерно, что группировка отмеченных фитоценозов по вариациям плодовых чешуй осуществляется в другом сочетании, не в связи с их пространственной структурой, а в зависимости от продуктивности насаждений.

Береза бородавчатая в некоторых насаждениях представлена только мелкочешуйчатой формой, отнесенной И. В. Васильевым (1961) к серии Microlepides, а в других, напротив,— крупночешуйчатой формой. В отдельных насаждениях имеются обе формы. Полиморфизм по форме боковых лопастей плодовых чешуй выражен незначительно и повсюду преобладает одна — остролопастная вариация. Однако в насаждениях низких бонитетов она частично замещается внизоттянутолопастной вариацией. Для этого вида более характерна веретеновидная вариация орешков. Определенной связи частоты вариаций орешков с пространственной структурой или продуктивностью фитоценозов не наблюдается.

Низкогорные экологические ряды берез дифференцированы по весу семян, времени, необходимому для начала их прорастания и термофильности (см. рис. 7, 8; табл. 20, 21). Так, у березы пушистой в переувлажненных насаждениях встречаемость особей с узким диапазоном температур прорастания семян 100%, а во всех других насаждениях только 70%. Заметно также, что по мере оптимизации условий наблюдаются структурные сдвиги по энергии прорастания семян. По средней температуре их прорастания данный феномен отсутствует. Таким образом, лишь некоторые признаки

Береза бородавчатая			
Ельник крупнопапоротниковый 1,5 бонитета (1Б)	Сосняк черничниковый 1,5 бонитета (5Б)	Сосняк брусничниковый, II бонитета (2Б)	Березняк разнотравный, II, 5 бонитета (4Б)
Плодовые чешуи			
65,5	65,0	47,3	43,5
20,7	15,0	21,1	26,1
12,1	20,0	31,6	30,4
1,7	0	0	0
36,2	60,0	73,7	82,6
39,7	20,0	26,3	17,4
24,1	20,0	0	0
Орешки			
46,6	55,0	36,9	21,7
44,8	10,0	21,0	30,4
8,6	35,0	42,1	26,1
0	0	0	21,8

биологических свойств семян имеют явно выраженный приспособительный характер.

Фенологические формы являются классическим примером генетического полиморфизма у древесных растений. Это видно, например, из данных о наличии и частоте (%) «феноформ» в различных типах леса (наблюдения 17.09.79 г.).

Феноформа по сроку пожелтения листьев	Березняк поручейник, III бонитета	Березняк осоково-сфагновый, IV бонитета	Сосняк осоково-сфагновый Va бонитета
Поздножелтеющая	48	12	0
Промежуточная	28	48	8
Раножелтеющая	24	40	92

Показано, что фенофазы по срокам весеннего распускания и осеннего расцвечивания листьев стабильны в хронологическом аспекте, а структурные сдвиги в экологическом ряду по весенним фенофазам не менее, чем по осенним фенофазам (Махнев, 1965 г).

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ В ПРЕДЕЛАХ ВЫСОТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РЯДА

Несмотря на слабую пространственную изоляцию, панмиксия в высотном ряду затруднена из-за различий в прохождении весенних фенофаз.

Ход сезонного развития березы на юго-западном склоне горы Иремель (наблюдения 12.05.75 г.)

Высотный пояс	Название березы	Фенофаза
Горнотундровый	Б. приземистая	Набухание почек, единично — конец набухания
Горнотундровый	Б. извилистая	Набухание почек, конец набухания у $^1/_4$ особей
Подгольцовый	Б. извилистая	Фаза начала зеленения листовых почек. Частично, у $^1/_3$ особей — конец набухания. Единично — рост мужских сережек и появление женских
Полоса переходная от подгольцового к горнолесному поясу	Б. извилистая Б. пушистая	50% особей в фазе развертывания листьев, остальные — зеленения листовых почек. Мужские сережки еще не пылят
Горнолесной:		
а) верхняя полоса	Б. пушистая	Состояние растений почти соответствует переходной полосе
	Б. бородавчатая	Развертывание большей части листьев, пыление
б) средняя полоса	Б. пушистая	Развертывание большей части листьев, пыление
	Б. бородавчатая	Интенсивный рост листьев, конец пыления
в) нижняя полоса	Б. пушистая	Интенсивный рост листьев, конец пыления
	Б. бородавчатая	Конец интенсивного роста листьев, прекращение пыления

Таблица 33

Полиморфизм березы пушистой в высотном ряду по форме крон и окраске коры (встречаемость вариаций, %)

Вариация	Северный Урал (гора Конжаковский Камень)					Южный Урал (гора Иремель)				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
По форме кроны:										
Пирамидальная	—	—	—	—	8,9	—	—	—	—	Нет данных
Острояйцевидноклиновидная	—	2	—	10	22,2	—	—	—	4	
Яйцевидная	—	4	14	34	40,0	—	—	4	48	
Флагообразная	48	50	30	28	22,2	24	40	48	24	
Раскидистая	24	18	28	24	6,7	64	60	48	24	
Зонтиковидная	16	18	24	4	—	12	—	—	—	
Двухярусная	12	8	4	—	—	—	—	—	—	
По окраске коры:										
Серо-белокорая	—	—	4	8	24	—	—	—	—	8
Серокорая	—	4	4	28	32	—	4	24	40	64
Темно-серокорая	—	8	12	12	—	16	4	12	26	20
Желтокорая	23	24	16	32	24	4	44	24	15	—
Бронзовокорая	46	48	64	20	20	44	36	36	19	8
Коричневокорая	31	16	—	—	—	36	12	4	—	—

Обозначение высотных поясов: I — горнотундровый, II — переходный к подгольцовому, III — подгольцовый, IV — переходный к горнолесному, V — горнолесной

Таблица 34

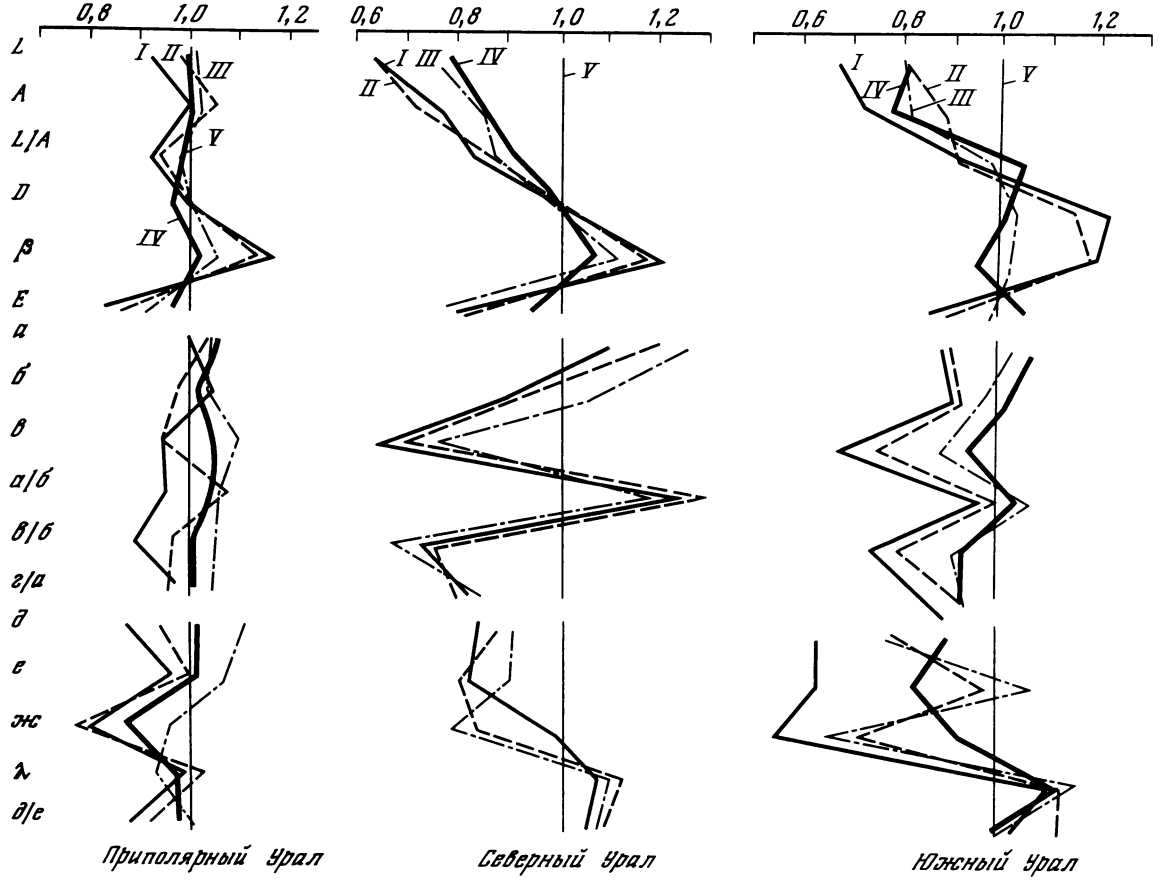
Встречаемость (%) форм листьев в разных высотных поясах на Урале у березы пушистой

Форма листьев	Приполярный Урал					Северный Урал					Южный Урал				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Ромбовидная	—	—	—	—	—	—	4	4	4	20	—	—	8	8	4
Яйцевидно-ромбовидная	5	—	8	12	12	12	8	8	24	35	—	8	12	40	28
Яйцевидная	18	20	16	28	32	16	24	32	28	15	36	40	44	24	36
Широкояйцевидная	45	48	48	48	48	56	52	48	36	15	52	40	32	24	28
Овальная	—	8	4	4	—	—	—	4	4	15	—	—	4	4	4
Сердцевидная	32	24	24	8	8	16	12	4	4	—	12	12	—	—	—

В связи с отмеченными особенностями у березы, аналогично сосне (Подгорный, 1977), в горных условиях, вероятно, имеет место только восходящий ток наследственной информации. Полная изоляция популяций в высотном ряду все же отсутствует, поскольку наблюдается перенос семян березы особенно по насту на значительные расстояния (Tubbs, 1965) за счет тех 25% семян, которые выносятся за пределы древостоев (Rzeźnik, 1968).

На ограниченном по протяженности (4—8 км) высотном ряду наблюдается существенная трансформация структуры популяций соответственно экологическому градиенту (см. табл. 13).

На верхнем пределе у белых берез выражена деформация вегетативных органов, что сопровождается рядом явлений. Так, искривление и полегание ветвей сопровождается убыстрением смены осей — наземных и подземных


0,8
1,0
1,2
0,6
L
A
L/A
D
β
E
а
б
в
а/б
в/б
г/а
д
е
ж
λ
д/е
I
II
III
IV
V
Приполярный Урал
Северный Урал
Южный Урал

(Денисова, 1958; Хохряков, Мазуренко, 1978), что является своеобразным приспособлением к неблагоприятным условиям. В этих условиях преобладают особи со своеобразными флагообразными или раскидистыми кронами и распространены специфичные для верхнего пояса зонтиковидные и двухярусные кроны, формирование которых связано с воздействием сильных ветров (Горчаковский, Шиятов, 1973). С уменьшением высоты горнотундровые формы крон постепенно замещаются горнолесными (табл. 33, 34).

Трансформация форм по окраске коры с высотой происходит направленно: от темноокрашенных на верхнем пределе до светлоокрашенных в горнолесном поясе, при равенстве тех и других в середине ряда.

Динамика полиморфизма у березы пушистой по листьям в высотном ряду различных областей Урала своеобразна. На Приполярном Урале, где высотный ряд дифференцирован слабо (рис. 14, табл. 7), во всех поясах преобладает широкояйцевидная форма листьев. Здесь также распространена редко встречающаяся в других областях сердцевидная форма (табл. 34). На Северном Урале высотный ряд представлен двумя частями: нижней из горнолесного пояса и верхней, включающей остальные пояса и, в свою очередь, состоящей из двух участков, локализованных соответственно в горнотундровом и подгольцовом поясах. Здесь широкояйцевидная форма тоже представительна, но в горнолесном поясе более распространены яйцевидно-ромбовидная и ромбовидная формы. На Южном Урале в верхней части ряда, где преобладает широкояйцевидная форма листьев, представлена только береза из горнотундрового пояса. Число форм здесь сравнительно мало (см. рис. 14).

Полиморфизм по габитуальным признакам, строению и окраске коры у карликовых берез, вероятно, в силу широко распространенного вегетативного способа размножения выражен слабо. Наблюдаются лишь некоторые различия по размеру отдельных групп особей. Кора, как правило, имеет монотонный — темный или серо-коричневый цвет. О полиморфизме у карликовой березы по листьям имеются данные И. А. Перфильева (1929). Береза круглолистная в этом отношении оставалась пока мало изученной. По нашим данным, у каждого из этих видов имеются свои преобладающие формы листьев: округлая у березы карликовой и округло-обратнояйцевидная у березы круглолистной. По встречаемости общих форм листьев эти виды существенно отличаются (табл. 35). У обоих видов выражен полиморфизм по осенней расцветке листьев — повсеместно встречаются группы особей с ярко окрашенными пурпурными листьями и с листьями грязновато-желтого тона.

Дифференциация высотного ряда карликовых берез во многом определяется спецификой экотопов. В Центральном Алтае на малоувлажненных каменистых почвах у березы круглолистной преобладает вытянутая обратнояйцевидная форма листьев, а ниже по склону на берегу Аккемского озера распространены другие формы, характерные для горной тайги (пояса IA, I, и V, соответственно, табл. 35). На Северо-Восточном Алтае в районе

←

Рис. 14. Сравнительная оценка особенностей формы и размеров листьев и генеративных органов в различных частях высотного ряда березы пушистой на Приполярном, Северном и Южном Урале. Название высотных поясов (I—V) указано на рис. 4.

Таблица 35

Встречаемость (в %) форм листьев в разных высотных поясах у карликовых берез

Форма листьев	Б. круглолистная (Центральный Алтай)				Б. карликовая (Приполярный Урал)		
	Ia	I	II	V	Ia	I	II
Обратнояйцевидная	40	16	32	16	4	4	8
Округло-обратнояйцевидная	36	28	40	48	20	12	16
Округлолистная	12	36	20	20	56	60	44
Веерoвидная	12	16	8	12	4	12	20
Широкоокруглая	—	—	—	—	16	12	12
Тупоовальная	—	4	—	4	—	—	—

Каракольских озер по частоте форм листьев высотный ряд этой березы расчленяется на две части. В нижней части, расположенной вдоль берега озер, береза отличается мощным ростом и крупными округлыми листьями (Махнев, 1981). На Приполярном Урале у карликовой березы популяция из нижней части ряда, локализованная по зарослям ольхи кустарниковой, выделяется крупными размерами особей и значительной распространенностью веерoвидной формы листьев.

Дифференциация высотного ряда березы пушистой по генеративным органам, как и листьям, в разных частях Урала неравноценна — выше на Северном и Южном, чем на Приполярном Урале (рис. 14, табл. 11).

На Приполярном Урале выражена только тенденция к формированию двух структурных групп — высокогорной, включающей березу из горной тундры и полосы переходной к подгольцовому поясу, и средне- и низкогорной, включающей березу из подгольцового и горнолесного поясов. Таким образом, здесь весь высотный профиль представлен одной березой извилистой (B. pubescens subsp. tortuosa). Об этом свидетельствует широкое распространение свойственной ей крупночешуйчатой вариации плодовых чешуй по всему высотному профилю.

Дифференциация в высотном ряду на Северном и Южном Урале по признакам семянок соответствует признакам листьев, а по признакам плодовых чешуй весьма своеобразна, поскольку в полосе переходной к горнолесному поясу они ближе к чешуям из горнолесного, чем из подгольцового и горнотундрового поясов, т. е. наблюдается своеобразное «отставание» в их трансформации по сравнению с листьями и семянками по мере подъема в горы. Очевидно, этот интересный феномен связан с консервативностью плодовых чешуй, их слабым приспособительным значением. Об этом также свидетельствует стохастический характер распространения двух преобладающих форм плодовых чешуй по строению боковых лопастей: округлотуполопастной и прямолопастной в пределах высотного профиля во всех областях Горного Урала (табл. 36).

В отличие от плодовых чешуй, полиморфизм березы пушистой по орешкам в высотных рядах различных частей Урала довольно своеобразен. На Приполярном Урале в горнотундровом поясе преобладает эллиптическая форма, а ниже по профилю могут преобладать также веретеновидная или яйцевидная формы.

На Северном и Южном Урале эллиптическая форма обычно преобладает во всех ценозах, а веретеновидная форма на Северном Урале более

распространена в верхней части, на Южном Урале — в нижней части высотного профиля. Яйцевидная форма орешков обычна по всему Уралу, но редко преобладает.

У карликовых и белых берез по форме орешков имеется ряд общих вариаций, но дифференциация их видов в высотном ряду весьма своеобразна. В частности, у карликовых берез трансформация листьев, семянок и плодовых чешуй с высотой происходит синхронно без «сдвига» между ними, наблюдаемого у березы пушистой. Очевидно, темп микроэволюции у первых значительно ниже.

Наблюдаются некоторые особенности при трансформации структуры с высотой у отдельных видов карликовых берез (Махнев, 1981). Так, у березы круглолистной по всему профилю преобладает узкорасставленнолопастная форма чешуй, а у березы карликовой обычно больше представлена широколопастная форма, перераспределение этих форм с высотой у них происходит в обратном порядке. Полиморфизм карликовых берез по форме орешков довольно велик. У березы круглолистной по всему профилю преобладает эллиптическая форма, а у березы карликовой — широкоэллиптическая.

Дифференциация белых берез в низкогорьях по габитуальным признакам зависит от специфики экотопов, а по другим группам признаков корректируется пространственной изоляцией. У березы пушистой каждая локальная группировка простирается на несколько десятков километров. У березы бородавчатой наблюдается «взаимопроникновение» группировок соответствующего объема по разным группам признаков, т. е. у нее объем основных структурных единиц больше. Это связано с «летучестью» ее семян и пыльцы и свойством образовывать производные, а не коренные типы леса.

Наличие группировок, выделяющихся в экологическом ряду по комплексу важнейших признаков — листьев, генеративных органов и биологических свойств семян,— доказывает факт дифференциации вида на уровне популяций. Специфика структуры экологических рядов по разным группам признаков в комплексе с биологическими особенностями видов вполне позволяет судить об объеме их популяций.

С другой стороны, наличие дифференциации низкогорного экологического ряда по некоторым второстепенным в таксономическом отношении признакам (габитуальным, окраске и строению коры, некоторым лабильным признакам биологических свойств семян), связанной с приуроченностью особей к определенным фитоценозам и экотопам, свидетельствует также о реальности существования более мелких ареальных группировок в составе популяций, которые по существу представляют ценопопуляции. В соответствии с первоначальным определением (Корчагин, 1964; Работнов, 1969) ценопопуляция является совокупностью особей какого-либо вида в пределах одного ценоза. Она представляет обычно часть конкретной (локальной) популяции (Смирнова, Заугольнова и др., 1976) и занимает одну из низших ступеней в видовой иерархии хорологических единиц. Отдельная ценопопуляция играет ограниченную роль в популяционно-экологическом аспекте, поскольку, как правило, является временной малостабильной группировкой особей. Это связано с рядом причин, в том числе с наличием производных типов леса, периодически наблюдающимися стихийными явлениями и т. д. Все большее значение в этом плане приобретают антропогенные воздействия.

Таблица 36

Встречаемость (в %) форм генеративных органов в различных высотных поясах у березы пушистой

Форма	Приполярный Урал					Северный Урал					Южный Урал				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
По плодовым чешуям:															
Крупночешуйчатая	10	30	75	72	52	—	4	8	8	38	—	—	—	13	17
Мелкочешуйчатая	90	70	25	28	48	100	96	92	92	62	100	100	100	87	83
Скошенноостролопастная	5	—	5	—	—	4	—	4	4	14	—	7	5	—	13
Округлотуполопастная	45	33	65	48	64	61	38	36	46	29	58	40	35	46	35
Внизотогнутолопастная	10	13	—	12	—	4	—	4	12	10	8	—	—	—	17
Прямолопастная	40	54	30	40	36	31	62	56	38	47	34	53	60	54	35
Короткочешуйчатая	90	77	55	60	84	74	58	68	85	24	92	87	85	92	74
Промежуточная	10	20	30	28	16	13	29	24	15	66	8	13	10	4	17
Удлиненночешуйчатая	—	3	15	12	—	13	13	8	—	10	—	—	5	4	9
По орешкам:															
Веретеновидная	10	40	40	40	24	35	46	16	35	14	8	20	25	33	35
Яйцевидная	25	20	20	36	40	9	12	16	27	14	42	13	10	17	22
Эллиптическая	50	33	35	20	32	56	42	56	38	48	42	47	55	42	43
Широкоэллиптическая	15	7	5	4	4	—	—	12	—	24	8	13	10	8	—
Обратнояйцевидная	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—	—	—

Закономерности дифференциации, характерные для низкогорного экологического ряда, в более контрастной форме обнаруживаются в высотно-экологическом ряду. Здесь наибольшая дробность членения на уровне фитоценозов или подпоясов также наблюдается по габитуальным признакам. По окраске коры и лабильным признакам биологических свойств семян она снижается, и особи из двух-трех смежных подпоясов представляют одну совокупность. По листьям, генеративным органам и некоторым (стабильным) признакам биологических свойств семян степень дифференциации высотного ряда наименьшая. На Приполярном Урале в высотном ряду березы пушистой выделяются одна-две группы ценозов, а на Северном и Южном Урале две-три группы, которые по совокупности показателей представляют самостоятельные горные популяции.

Членение высотного ряда карликовых берез, в зависимости от его контрастности и протяженности, происходит на уровне популяций или субпопуляций.

Таким образом, общая оценка популяционных низкогорных и высотных экологических рядов показывает, что популяция как основная структурная единица вида у берез представлена совокупностью территориально и по происхождению более или менее близких ценопопуляций. Основное отличие популяции от ценопопуляции заключается в том, что она представляет относительно стабильный самовоспроизводящий элемент вида, благодаря чему является основной формой его существования и элементарной единицей эволюции. Объем популяции зависит от эколого-биологических особенностей самих видов и явно больше у агрессивных эвритопных, чем стенотопных видов. Кроме того, объем популяции, так же как и характер ее границ, определяется конкретной природно-климатической и экологической обстановкой. В высотном ряду, в отличие от низкогорного, популяции представлены несколькими, а иногда одной ценопопуляцией. Здесь их границы не «размыты» и обычно на Северном и Южном Урале совпадают с переходной полосой (экотоном) от подгольцового пояса к горнолесному поясу.

ОСОБЕННОСТИ ПОЛИМОРФИЗМА И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ В ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РЯДУ

Популяционная структура вида в географическом ряду формируется на фоне различных климатических условий в сочетании со специфичной эколого-фитоценотической обстановкой. История формирования популяций в различных географически удаленных частях ареала также значительно отличается. Очевидно, для видов с широким ареалом, каковыми являются белые березы, эти факторы особенно значимы.

Полиморфизм по коре и габитуальным признакам в популяциях долготного и широтного рядов имеет существенные особенности.

В долготный географический ряд включены популяции берез только из зон оптимального роста, поэтому различия между ними по некоторым габитуальным признакам, в частности по энергии роста, связаны в основном с принадлежностью к неравноценным экотопам.

По окраске коры для популяций ряда характерны общие формы, но их состав и встречаемость с долготой значительно варьируют (табл. 37). Какой-либо закономерности в распределении форм с долготой у березы

Таблица 37

Характеристика полиморфизма по коре в популяциях белых берез в долготном географическом ряду (частота форм, %)

Провинция, область	Окраска					
	Б. бородавчатая			Б. пушистая		
	светлая	промежуточная	темная	светлая	промежуточная	темная
Балтийско-Белорусская	60,4	18,7	20,9	35,4	42,0	22,6
Волго-Вятская	70,6	—	29,4	55,8	25,6	18,6
Камско-Уфимская	70,5	28,2	1,3	53,0	38,0	9,0
Средне-Предуральская	92,9	3,6	3,5	17,4	27,0	55,6
Средне-Уральская	65,6	31,1	3,3	65,0	28,0	7,0
Средне-Зауральская	88,2	11,8	—	50,0	27,8	22,2
Тавдино-Туринская	76,4	21,8	1,8	20,8	75,0	4,2
Кондинская	21,5	74,6	3,9	5,7	84,9	9,4
Северо-Восточно-Алтайская	91,6	4,2	4,2	56,8	27,0	16,2

пушистой не обнаруживается, хотя наибольший полиморфизм зафиксирован в Средне-Предуральской и Кондинской популяциях.

В ряду березы бородавчатой, как правило, преобладают светлоокрашенные (белокорые или серо-белокорые) формы. Сильный полиморфизм наблюдается в Балтийско-Белорусской и Кондинской провинциях. Для отдельных горных и предгорных районов (Алтай, Предуралье) одновременно характерны асимметрия и эксцесс в распределении форм по окраске коры.

Полиморфизм по строению коры у белых берез, особенно березы бородавчатой, довольно велик (Регель, 1889; Lindquist, 1946). У березы пушистой трещиноватые формы чаще встречаются в восточной части ряда.

Структура популяций березы бородавчатой трансформируется в долготном ряду в определенной связи с преобладающими формациями растительности. Наблюдается периодическое «волнообразное» замещение трещиноватых форм слаботрещиноватыми или нетрещиноватыми и наоборот. Наиболее полиморфны высокопродуктивные Камско-Уфимские популяции и популяции из Северо-Восточного Алтая. В Зауралье наравне с «типичными» распространены формы промежуточного между березами бородавчатой и пушистой типа.

В связи со спецификой полиморфизма по признакам коры долготный ряд двух видов белых берез расчленяется на отдельные группировки, приуроченные к крупным природным районам, включающим одну или несколько провинций, в том числе: Балтийско-Белорусскому, Волго-Вятскому, Камско-Уфимскому, Горно-Среднеуральскому, Тавдино-Туринскому и Кондинско-Алтайскому.

В свою очередь, по совокупности признаков листьев и генеративных органов долготный ряд белых берез также расчленяется на несколько групп (рис. 15), причем у березы пушистой эти группы в общих чертах совпадают с группами, выделяющимися по признакам коры.

В Западной Балтийско-Белорусской провинции плодовые чешуи у березы пушистой слабо вытянуты, а их боковые лопасти имеют небольшой угол отхождения. Соответственно здесь широко распространена коротко-

Строение					
Б. бородавчатая			Б. пушистая		
трещиноватая	слаботрещиноватая	нетрещиноватая	трещиноватая	слаботрещиноватая	нетрещиноватая
52,2	39,1	8,7	3,3	6,7	90
11,8	52,9	35,3	—	4,7	95,3
43,5	41,0	15,5	—	2,0	98,0
78,6	21,4	—	—	1,6	98,4
57,3	31,2	11,5	—	7,0	93,0
58,7	41,3	—	—	16,7	83,3
81,8	16,3	1,9	8,3	20,9	70,8
23,4	29,4	47,2	1,9	—	98,1
37,0	40,8	22,2	—	26,0	74,0

чешуйчатая (встречаемость — 73%) и имеется (8,2%) внизотогнутолопастная.

Популяция Московско-Окской провинции выделяется мелкими листьями со слабо оттянутой вершинкой, семянки мелкие, но с относительно широкими крыльями, значительно выступающими над верхним краем орешка. Боковые лопасти плодовых чешуй отходят под большим углом.

Для популяции Волго-Вятской группы характерны: мелкие, вытянутые яйцевидно-ромбовидные и овальные листья, удлиненные плодовые чешуи и относительно узкие крылья у семянок.

В Камско-Уфимской провинции и Средне-Предуральской области береза пушистая выделяется большими значениями признаков D и β, значительным распространением (до 40%) яйцевидной формы листьев.

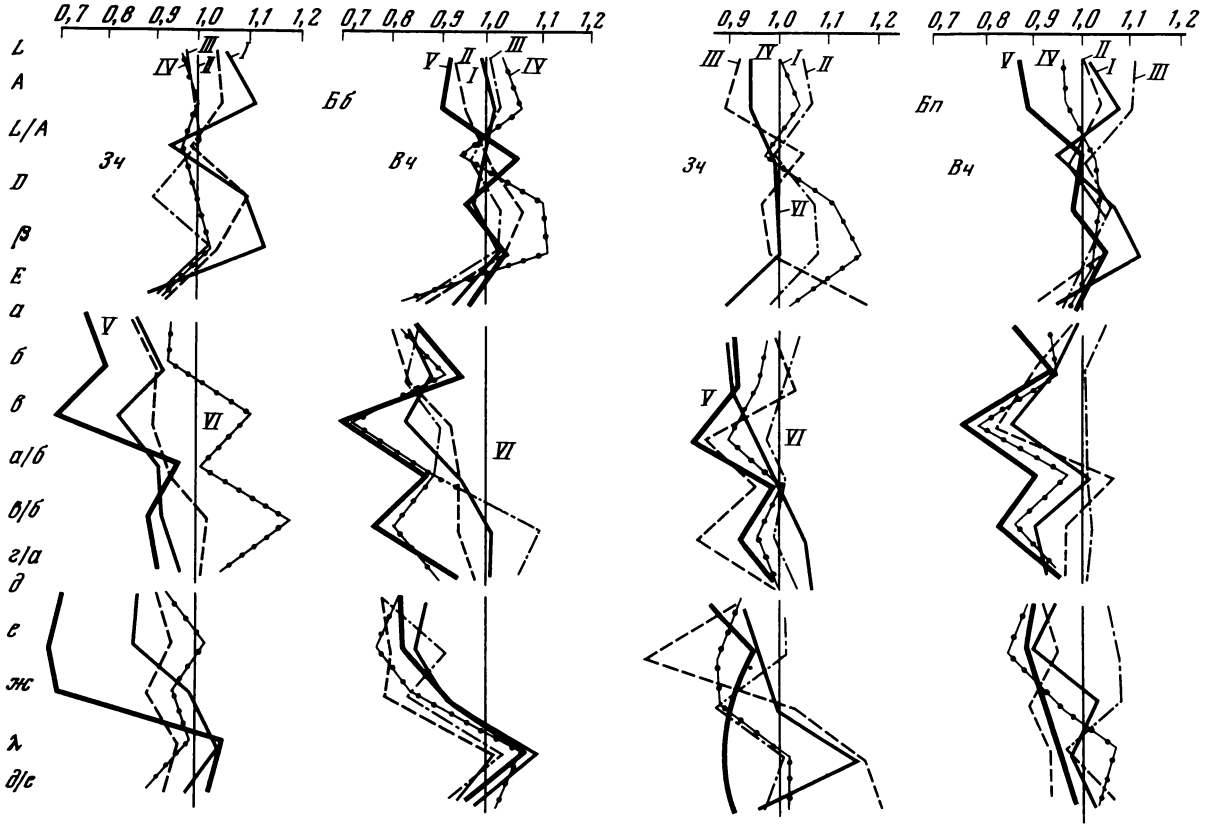
Территориально разобщенные Средне-Уральские и Западно-Кондинские популяции обнаруживают поразительное сходство по семянкам и, частично, по листьям и плодовым чешуям. Здесь широко распространена ромбовидная (до 35%) и мелкочешуйчатая (66—100%) вариации.

Популяции из Средне-Зауральской области и Тавдино-Туринской провинции особенно близки по листьям и семянкам. Листья здесь характеризуются невысоким индексом, а орешки, напротив, высоким.

Популяции Восточно-Кондинской провинции и Горного Алтая выделяются сравнительно небольшими размерами листьев и генеративных органов, а также низкими значениями индекса орешка и относительной ширины крыльев у семянок.

Дифференциация березы бородавчатой в долготном ряду по признакам листьев и генеративных органов по сравнению с березой пушистой имеет ряд существенных особенностей, прежде всего меньшую дробность членения ряда. По размеру и форме плодовых чешуй у нее в ряду выделяется только четыре группы. По листьям и семянкам число групп и субгрупп, имеющих ряд отличительных особенностей увеличивается до шести (рис. 15).

В популяциях Балтийско-Белорусской провинции у березы бородавчатой очень мелкие семянки и плодовые чешуи. Для них характерна высокая


0,7 0,8 0,9 1,0 1,1 1,2
0,9 1,0 1,1 1,2
L
A
L/A
D
β
E
а
б
в
а/б
в/б
г/а
д
е
ж
λ
д/е
Зч
Бб
Вч
Зч
Бп
Вч
I
II
III
IV
V
VI

частота «типичной» веретеновидной формы орешков (встречаемость — 89,2%).

В Московско-Окской и Волго-Вятской провинциях листья березы бородавчатой отличаются низким значением положения широкой части, а семянки — относительно широкими крыльями. В популяциях широко распространены вариации плодовых чешуй: крупночешуйчатая (43,6%) и с относительно удлиненным основанием (32,4%).

Камско-Уфимские и средне-предуральские популяции довольно близки по признакам листьев, имеющих крупные размеры и большой угол основания пластинки. Здесь преобладают вариации с усеченной формой основания пластинки листа (60,7—63,3%).

Популяции из Среднеуральской и Средне-Зауральской областей, а также Тавдино-Туринской и Кондинской (западная часть) провинций, характеризуются средними для всего ряда показателями. Популяции данной группы из Среднеуральской области выделяются распространением удлиненно-чешуйчатой (7,2%) и крупночешуйчатой (20%) вариаций. В Кондинской провинции, напротив, распространена исключительно мелкочешуйчатая вариация.

Популяции с востока Кондинской провинции и Горного Алтая однообразны по признакам генеративных органов и выделяются мелкими семянками с относительно узкими крыльями, но по листьям подразделяются на две субгруппы. Интересно, что по признакам генеративных органов популяции данной группы почти идентичны далеко удаленным популяциям из Балтийско-Белорусской провинции, хотя по частоте отдельных вариаций орешков они существенно отличаются.

Структура популяций белых берез в широтном ряду трансформируется вполне направленно. Так, в северной части ряда в лесотундре и предлесотундре у березы пушистой распространены, в основном, темнокорые вариации (желто-, бронзово-, вишневокорая). Далее к югу они постепенно замещаются более светлоокрашенными формами, которые в среднетаежной подзоне становятся уже преобладающими. Причем для этой части ряда характерны только нетрещиноватые формы. Трещиноватые формы появляются в широколиственной в Предуралье и южнотаежной подзоне в Зауралье. В популяциях с Южного предела распространения — в степном Предуралье — вновь значительное распространение получают темноокрашенные формы. Кроме того, здесь велика частота трещиноватой вариации (табл. 38). В Зауралье полиморфизм популяций березы пушистой в отдельных частях степной зоны в связи с принадлежностью их к разным таксонам по окраске и строению коры своеобразен.

В связи с наличием параллельной изменчивости (Вавилов, 1967) у березы бородавчатой, как и у березы пушистой, в северной части ряда распро-

←———

Рис. 15. Сравнительный графический анализ популяционной структуры берез бородавчатой (Бб) и пушистой (Бп) в долготном ряду по совокупности признаков листьев и генеративных органов.

Происхождение образцов (провинция, область): 1. В западной части ряда (Зч): I — Среднепредуральская, II — Камско-Уфимская, III — Волго-Вятская, IV — Московско-Окская, V — Балтийско-Белорусская, VI — Центрально-Среднеуральская (сравнительная единица); 2. В восточной части ряда (Вч): I — Среднезауральская, II — Тавдино-Туринская, III — Кондинская (восточная часть), V — Горно-Алтайская (Северо-Восточный Алтай)

Таблица 38

Характеристика полиморфизма по коре в популяциях белых берез в широтном географическом ряду (распространение форм, %)

Физико-географическая страна, зона, подзона	Окраска					
	Б. бородавчатая			Б. пушистая		
	светлая	промежуточная	темная	светлая	промежуточная	темная
1	2	3	4	5	6	7
Предуралье						
Лесотундровая	—	—	—	—	12,8	87,2
Предлесотундровая	—	—	—	1,8	14,2	84,0
Северотаежная	24,0	4,0	72,0	4,0	12,0	84,0
Среднетаежная, северная часть	14,0	36,0	50,0	28,0	32,0	40,0
Среднетаежная, южная часть	67,5	15,0	17,5	50,0	15,0	35,0
Широколиственнолесная, северная часть	70,5	28,2	1,3	53,0	38,0	9,0
Широколиственнолесная, южная часть	78,0	4,0	18,0	66,7	10,0	23,3
Лесостепная	90,0	4,0	6,0	82,8	2,8	14,4
Степная	88,0	4,0	6,0	82,8	24,0	32,0

странены темноокрашенные, нетрещиноватые формы. Для средней части ряда характерны широкий полиморфизм по строению коры и преобладание светлоокрашенных форм. В обширной южной части ряда, включающей полностью или частично три зоны, полиморфизм по коре незначителен, а преобладают трещиноватые, светлокорые формы.

Таким образом, по признакам коры широтный ряд популяций березы пушистой в Предуралье расчленяется на пять группировок, а соответствующий ряд березы бородавчатой — на четыре группировки, границы которых у данных видов не совпадают.

В Зауралье широтный ряд березы пушистой по строению и окраске коры расчленяется не менее, чем на пять совокупностей, в том числе две приурочены к степной зоне, из них одна представляет киргизскую березу с гладкой более или менее ярко окрашенной корой. Популяции березы бородавчатой здесь делятся на три большие группы: предлесотундрово-северотаежную, среднетаежную и южную — преимущественно лесостепную и степную.

У белых берез, особенно у березы пушистой, в широтном ряду выражена значительная трансформация форм по габитуальным признакам. Наибольший полиморфизм по форме крон и стволов зафиксирован на северном и южном пределах. Здесь преобладают некомпактные формы, а всего насчитывается более десятка вариаций крон. В зонах оптимального роста, напротив, распространены компактные, преимущественно яйцевидной формы вариации. «Искривленноствольная» вариация в этих зонах обычно отсутствует, в то время как на северном пределе ее частота равна 50—70%, а на южном пределе — около 100%. Для Горного Урала характерна даже стланиковая форма.

Строение					
Б. бородавчатая			Б. пушистая		
трещиноватая	слаботрещиноватая	нетрещиноватая	трещиноватая	слаботрещиноватая	нетрещиноватая
8	9	10	11	12	13
—	—	—	—	—	100
—	—	—	—	—	100
—	8,0	92,0	—	—	100
—	—	100,0	—	—	100
30,0	42,5	27,5	—	—	100
43,5	41,0	15,5	—	2	98
74,0	26,0	—	—	6,7	93,3
78,0	22,0	—	2,9	42,8	54,3
90,0	10,0	—	18,0	52,0	30,0

В широтном ряду Предуралья по профилю линий размера и формы листьев у березы пушистой выделяются несколько групп, одна из которых расположена в лесотундре и предлесотундре. Расположенные далее к югу северотаежные популяции являются как бы промежуточными, так как по размерам листьев близки к северным, а по их форме — к южнее расположенным популяциям, имеющим довольно близкие линии размера и формы листьев (Махнев, 1975а).

По размерам и форме генеративных органов ряд дифференцирован несколько иначе, всего на две группы. Одна из них представлена популяциями из лесотундры, предлесотундры и таежной зоны, а другая — популяциями из степной, лесостепной и широколиственной зон.

Благодаря обособленности популяций из лесотундры и предлесотундры по листьям, а из других зон по генеративным органам, широтный ряд березы пушистой в Предуралье расчленяется на три части: северную (лесотундровую и предлесотундровую), центральную (северо- и среднетаежную) и южную (лесостепную, степную и широколиственную).

В свою очередь по совокупности изучаемых признаков ряд березы бородавчатой в Предуралье представлен тремя группами (Махнев, 1975а). Первая из них включает таежные популяции. Она структурно едина по листьям и плодовым чешуям и в меньшей степени — по семянкам. Вторая группа объединяет популяции из широколиственной и лесостепной зон, со сходной структурой по всем группам признаков. Третья группа представлена популяциями Самаро-Илецкой степной провинции с весьма специфичной формой листьев и в меньшей степени — семянок и плодовых чешуй.

Таким образом, у белых берез в Предуралье группы популяций приурочены к одной или нескольким ботанико-географическим зонам. В связи

с наличием эколого-биологических особенностей полного совпадения ареалов групп популяций у двух видов не наблюдается. Различия хорошо видны на примере специфики дифференциации южной части широтного ряда. Береза пушистая, имеющая в этих условиях жестко лимитированную экологическую нишу, представлена только одной сравнительно однородной группой, а более пластичная береза бородавчатая — двумя группами.

Внутривидовая дифференциация белых берез в Зауралье по сравнению с Предуральем имеет ряд существенных особенностей (Махнев, 1975а). Здесь образцы березы пушистой из самой северной части ряда отличаются от таежных менее контрастно, а весь ряд делится на пять частей: лесотундровую, северо- и среднетаежную, сравнительно близкую к ней южнотаежную, лесостепную и степную. Кроме того, здесь семянки из лесотундры и северной части северотаежной подзоны, обнаруживая поразительное сходство с образцами из лесостепи и предлесостепи, по ряду признаков существенно отличаются от образцов из смежной с ними таежной зоны. Очевидно, это связано с тем, что по экологической обстановке для тундры (лесотундры) и степей имеется ряд общих особенностей, хотя в прошлом эти контрастные зоны вряд ли соприкасались (Городков, 1939). По размерам и форме плодовых чешуй вся северная часть ряда, включая среднетаежную подзону, представляет единое целое, а структура популяций из степной и лесостепной зон также довольно однообразна.

По совокупности признаков у березы пушистой в Зауралье выделяются четыре группы: лесотундровая (только по признакам листьев), собственно таежная (довольно однородная по признакам листьев и плодовых чешуй и в меньшей степени семянок), предлесостепная, лесостепная (сравнительно полиморфная по форме листьев и плодовых чешуй, но стабильная по размерам и форме семянок) и степная группа, которая, отличаясь от остальных по размерам листьев, размерам и форме семянок, по форме плодовых чешуй сближается с березами лесостепи. Членение южной части ряда в Зауралье более выражено, чем в Предуралье.

Северный предел распространения березы бородавчатой в Зауралье ограничивается поймой р. Шекурьи (приток р. Ляпина). Этот район расположен непосредственно в предгорьях восточного склона Урала. В равнинной части Зауралья в пойме р. Оби береза бородавчатая распространена до подзоны северной тайги. Повсюду на северном пределе в Зауралье для данного вида характерен беспрерывный ленточный ареал в связи с его распространением на дренированных участках вдоль рек, в то время как на севере Предуралья выделяются своеобразные «островные» популяции, существование которых там обусловлено дизъюнктивностью ареала.

Широтный ряд березы бородавчатой в Зауралье более или менее однотипно по всем группам признаков делится на три части: таежную, лесостепную и степную, причем по листьям популяции из лесостепи близки к южнотаежным, а по плодовым чешуям и, частично, семянкам — к более северным среднетаежным популяциям. Примечательно, что здесь таежные популяции структурно едины с популяциями из предлесостепных лесов, а в Предуралье популяции березы пушистой из соответствующей замещающей подзоны структурно связаны с лесостепными популяциями (Махнев, 1975а).

В пределах собственно Уральской горной страны, судя по линиям размера и формы листьев у березы пушистой заметно выделяются группы

популяций Полярного и Приполярного Урала. Далее к югу идет более или менее однородная группа популяций, занимающих значительную по протяженности территорию от Приполярно-Уральской до Центрально-Южноуральской провинции, которая делится на две подгруппы. Одна из них включает популяции территориально близких северо- и среднеуральских провинций, а другая — территорию Приполярно-Уральской (предгорной) и низкогорной части Южноуральской провинции (Махнев, 1975а).

Членение ряда березы пушистой по признакам генеративных органов происходит несколько иначе, поскольку вместо четырех групп различаются только три — полярноуральская, высокогорноуральская и низкогорно-уральская. Обычно популяции, входящие в две последние группы значительно разобщены территориально.

Дифференциация березы бородавчатой в пределах Уральской горной страны имеет ряд общих черт с березой пушистой. Так, популяция с северного предела распространения березы бородавчатой из Приполярного Урала по форме листьев и некоторым признакам генеративных органов существенно отличается от популяций других частей Горного Урала. Далее, по признакам генеративных органов у нее обнаруживаются еще две территориально сходные с березой пушистой группы. Наконец, низкогорная популяция Среднего Урала отличается от других горнолесных популяций, имея в то же время много общего с березой, локализованной на южном (низкогорном) пределе распространения. Только по признакам семянок образцы из низкогорий очень сходны с образцами из высокогорий Северного Урала. По другим признакам высокогорные популяции Северного и Южного Урала очень близки (Махнев, 1975а).

Следовательно, формирование популяционной структуры в условиях Горного Урала, как и в других горных странах (Глотов 1975; Магомедмирзаев, 1978), осложняется и происходит в соответствии с орографией различных горных областей, под влиянием высотного фактора.

С учетом отмеченных особенностей широтный ряд березы бородавчатой в Горном Урале расчленяется на четыре группы популяции: Приполярно-Уральскую, Северо- и Южноуральскую высокогорные и Южноуральскую низкогорную.

Популяционная структура карликовой березы по сравнению с белыми березами имеет ряд принципиальных особенностей.

Во-первых, у этого вида не наблюдается резкого обособления северных популяций от остальных по признакам листьев, и число групп ограниченное.

Во-вторых, степень дифференциации широтного ряда в условиях равнины значительно ниже, чем в условиях собственно Уральской горной страны.

В-третьих, характер дифференциации ряда по признакам, относящимся к разным группам, более или менее совпадает.

Вообще популяции карликовой березы, локализованные в сходных эдафо-ценотических и климатических условиях, независимо от степени пространственной изоляции, весьма близки по феноструктуре. Аналогичная закономерность наблюдается также у видов, относящихся к другим систематическим группам (Ehrlich, Raven, 1969).

В обширном ряду березы карликовой в Предуралье по признакам листьев различаются всего две группы популяций. Одна из них включает северную часть ряда — от тундры до северотаежной подзоны, а другая — только северотаежную подзону. По признакам плодовых чешуй северная

группа включает также северную часть среднетаежной подзоны (Махнев, 1981).

На Горном Урале в связи с значительной амплитудой географической изменчивости у карликовой березы выделяются не менее трех-четырех групп популяций. Северная группа включает березу с Полярного и Приполярного Урала. Она более или менее однообразна по признакам листьев, но по генеративным органам делится на две подгруппы — полярноуральскую и приполярноуральскую. Далее к югу распространена достаточно однообразная по форме генеративных органов высокогорная североуральская группа популяций. По форме листьев отдельные популяции данной группы заметно различаются. Последняя группа популяций представлена образцами из низкогорной Средне-Уральской области (Махнев, 1975а).

В ограниченном по протяженности географическом ряду в Зауралье почти синхронно по всем анализируемым признакам выделяются две группы популяций. Одна из них равнинная лесотундрово-северотаежная, а другая включает популяции из предгорного Приполярного (Ляпинского) Урала.

Корректность идентифицированной системы внутривидовой дифференциации подтверждена путем соответствующего анализа гербарных материалов повторных сборов (1970, 1971, 1974 гг.). Несмотря на то, что профиль линий размера и формы листьев и в меньшей степени генеративных органов отдельных популяций у березы пушистой в разные годы может несколько изменяться, схема деления ряда на группы популяций остается неизменной. Более того, у березы бородавчатой в Предуралье в разные годы совпадает в точности не только схема деления ряда на группы, но и профиль линий размера и формы листьев и генеративных органов.

КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ

Различия в оценке объема популяций и групп популяций по отдельным группам признаков довольно велики. Это зависит от степени членения экологических географических рядов, которая, как это показано выше, наиболее значительна по габитуальным признакам и признакам, характеризующим качество семян и окраску коры. Далее наблюдается последовательное снижение степени их членения по признакам строения коры, признакам семянок, листьев, показателям покоя и термофильности семян и, наконец, признакам плодовых чешуй.

Формирование популяционной структуры видов берез также связано со специфичностью условий среды — контрастностью или выровненностью в разных частях географического ряда. Так, у березы пушистой и березы карликовой степень дифференциации географического ряда, включающего верхние пояса, например горнотундровый, ниже, чем в географическом ряду, включающем нижележащие пояса, хотя очевидно, что степень пространственной изоляции в первом случае выше. Этот феномен сам по себе свидетельствует о первостепенной роли факторов внешней среды в процессе формирования популяционной структуры видов.

Характер формирования популяционной структуры видов определяется, кроме того, их природой. Это обнаруживается при анализе ранговых коэффициентов корреляции между признаками вегетативных и генеративных органов и некоторыми климатическими показателями. При этом

Таблица 39

Оценка ранговых коэффициентов корреляции между климатическими показателями и признаками в географическом ряду популяций березы пушистой

Признаки	Долготный ряд			Широтный ряд			
	Осадки (I)	Среднегодовая температура (II)	Сумма температур выше 10° С (III)	Предуралье		Зауралье	
				I	III	I	III
Нрас.	0,313	0,242	0,074	0,400	0,467	—0,233	0,317
Нкор.	—0,201	—0,001	—0,498[1]	—0,217	0,400	—0,317	0,167
Нтр.	—0,393	0,075	—0,265	0,233	0,650	—0,650	0,576
Окр.	0,500	0,214	0,643	—0,300	—0,833[2]	0,350	—0,467
L	0,318	—0,300	—0,139	0,834[2]	0,583	—0,216	0,183
A	—0,246	0,021	—0,325	0,783[1]	0,734[1]	—0,242	0,100
L/A	0,200	0,403	0,543[1]	0,400	—0,066	—0,166	0,233
D	0,568[1]	0,143	0,103	—0,216	—0,316	0,692[1]	—0,133
β	0,618[1]	0,225	0,129	—0,667[1]	—0,283	0,567	—0,433
E	—0,079	0,029	0,100	0,008	—0,366	0,833[1]	—0,666[1]
а	0,480[1]	0,270	0,049	—0,816[2]	—0,866[2]	0,167	—0,283
б	0,201	—0,277	—0,162	—0,133	—0,166	—0,733[1]	0,650
а/б	—0,355	—0,130	—0,174	—0,733	—0,883[2]	0,767[1]	—0,866[2]
в/б	0,299	0,223	—0,348	—0,616	—0,483[1]	0,733[1]	—0,833[2]
г/а	0,118	0,088	—0,284	0,000	0,333	0,233	0,017
е	0,225	0,088	0,230	0,484	0,234	—0,716[1]	0,617
λ	—0,078	0,243	0,392	—0,700[1]	—0,833[2]	0,367	—0,500
д	0,162	0,208	0,042	—0,283	—0,450	—0,066	—0,166
д/е	0,056	0,113	0,522[1]	—0,716[1]	—0,866[2]	0,517	—0,650
ж	0,108	0,009	0,221	—0,683[1]	—0,866[2]	0,650	—0,666[1]

Примечание: Нрас. — высота растений, Нкор. — распространение грубой корки, Нтр. — распространение трещин, Окр. — окраска коры

обнаружилось, что связь признаков с показателями, относящимися к разным экологическим факторам (тепло или влага), в ряде случаев существенно отличается. Напротив, ранговые коэффициенты корреляции признаков с разными показателями одного и того же фактора сравнительно равноценны (табл. 39).

У березы пушистой скоррелированность признаков плодовых чешуй с климатическими показателями в Предуралье, в отличие от Зауралья, сравнительно высока. Очевидно, это имеет место в связи со спецификой широтного ряда популяций березы пушистой в Предуралье, где она представлена двумя расами, одна их которых (береза извилистая) отличается большими значениями индекса плодовых чешуй и угла отхождения боковых лопастей.

У березы бородавчатой коэффициенты корреляции признаков плодовых чешуй с климатическими показателями как в долготном, так и в широтном ряду в общем не существенны. Более всего у нее скоррелирована с климатическими показателями только окраска коры (в четырех случаях из семи), а энергия роста и, частично, строение коры, так же как и у березы пушистой, в значительной мере определяется свойствами экотопов.

Примечательно, что у карликовой березы в широтном ряду Предуралья по мере движения с юга на север наблюдается не увеличение индекса плодовых чешуй, как у березы пушистой, а уменьшение. Данный феномен помимо наличия видовой специфики указывает на низкое приспособительное значение признаков плодовых чешуй.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о неравноценности разных групп признаков в структурообразовании видов, о превалирующей роли экологических факторов в процессе внутривидовой дифференциации. Поэтому признаки целесообразно разделить на две группы: относительно лабильные и стабильные (Ушаков, 1957). К числу первых следует отнести габитуальные признаки деревьев, окраску и строение коры, а к числу вторых — признаки плодовых чешуй и некоторые признаки термофильности семян (средняя и оптимальная температуры прорастания). Признаки листьев и семянок имеют в этом отношении промежуточный характер.

Стабильные признаки носят определенные черты архаичности (Васильев, 1969; Тараканов, 1950), следовательно, должны отражать популяционную структуру видов, имевшую место в прошлом. Поэтому они могут быть использованы при реконструкции популяционных или видовых ареалов (Яблоков, 1980).

Гипотеза о наличии лабильных и стабильных признаков в общих чертах соответствует основным положениям филогенетической систематики (Mowszowicz, 1979) и эволюционной морфологии (Тахтаджян, 1954).

Наличие указанных двух специфичных групп признаков дает основание при определении современной схемы популяционной структуры видов ориентироваться в первую очередь на признаки, не относящиеся к группе стабильных. Очевидно, в этом случае прежде всего следует использовать таксономически важные (маркёрные) признаки листьев и семянок, а признаки стабильные, так же как и лабильные, например, строение и окраска коры, при этом важны для корректировки.

Группы признаков, условно отнесенные к стабильным или лабильным, естественно, имеют разное приспособительное значение. В частности, уменьшение размеров вегетативных органов, перестройка анатомических структур листьев в избыточно увлажненных или, наоборот, засушливых условиях указывают на их приспособительный характер и адаптационные возможности видов (Кулагин, 1960; Нестерович, Дерюгина, 1979).

Однако признаки, составляющие ту или иную функциональную группу, в свою очередь также неравноценны по стабильности, что имеет важное значение при выборе маркёров (фенов) для популяционных исследований. Так, выше показано, что признаки формы листьев и семянок более стабильны во временно́м аспекте, чем их размеры. То же характерно для показателей прорастающих семян.

Такие признаки, как средневзвешенная и оптимальная температуры прорастания сравнительно стабильны в меняющихся условиях среды, обнаруживая связь с историей формирования видов. Имеется ряд аргументов, свидетельствующих об «историчности» указанных признаков. Во-первых, они четко отражают внутривидовую дифференциацию на уровне таксономических и эколого-генетических единиц высокого ранга (подвидов, рас, экотипов). Во-вторых, у видов сравнительно «молодых» (береза бородавчатая), очевидно сформировавшихся в условиях относительно умеренного климата, эти признаки ниже по значению и менее стабильны в разные годы, чем у видов «старых» (берез пушистой и карликовой), сформировавшихся в условиях более теплого климата. В-третьих, у таксонов, весьма вероятно, имеющих гибридное происхождение, величина данных показателей семян более соответствует тому из предполагаемых родителей, который менее близок по морфологическим признакам, (у березы

киргизской — березе бородавчатой, у березы Крылова — березе пушистой).

Другие признаки биологических свойств семян обнаруживают адаптивные свойства. В частности, сравнительно широкий диапазон оптимальных температур и температур прорастания наблюдается у семян, происходящих из экотопов и природно-климатических зон, в которых условия разнообразны, но благоприятны для произрастания березы. В то же время семена из экстремальных по условиям произрастания насаждений, где экологическая обстановка однообразна и неблагоприятна для березы, имеют узкие диапазоны соответствующих температур прорастания. Так, диапазон температур прорастания у семян северного происхождения сравнительно мал из-за их неспособности прорастать при экстремальных высоких температурах.

Своеобразна также энергия прорастания у семян разного географического происхождения. При пониженных температурных режимах она обычно выше у семян северного происхождения, а при пониженных — у семян южного и высокогорного происхождения. Вообще динамика прорастания семян березы при пониженных и повышенных температурах своеобразна. В первом случае наблюдается некоторое запаздывание начала прорастания, но затем следует резкий «скачок» в прорастании семян. Во втором случае прорастание начинается рано, но происходит постепенно. Очевидно, таким образом предотвращается массовое прорастание семян при временном повышении температуры осенью и обеспечивается их дружное прорастание при сравнительно низкой, но продолжительно сохраняющейся температуре весной.

Переходя к общей оценке популяционной структуры видов берез, следует уточнить сущность используемых единиц, их соотношение и взаимосвязи.

Комплексный анализ популяционной структуры в экологических и географических рядах показывает, что в пределах вида четко выделяются совокупности особей, приуроченные к отдельным фитоценозам и экотопам,— ценопопуляции. Далее следуют более высокие по рангу территориально единые совокупности ценопопуляций — популяции. Наконец, совокупности близких по всем основным свойствам популяций, которые приурочены к крупным природным районам — так называемые группы популяций или мегапопуляции.

Приуроченность интегрированных по комплексу признаков и свойств популяций к районам, соответствующим одной-двум ботанико-географическим зонам в широтном аспекте и нескольким провинциям в долготном аспекте показывает, что по своим эколого-географическим и генетическим особенностям группы популяций представляют географические расы в том смысле, как это понимал С. И. Коржинский (1892). Несмотря на такое соответствие, необходимость выражения внутривидовых подразделений в единой системе единиц на всех «этажах» иерархии делает статус «группы популяций» вполне закономерным.

Будучи высшей ступенью в иерархии хорологических внутривидовых подразделений, 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 Г. Турессону (Turesson, 1922) и, наконец, подвиду в общепринятом понимании. Хорошей иллюстрацией такой группы популяций служат северные или высокогорные расы березы пушистой — береза

извилистая и береза Кузмищева. Очевидно, к данной категории следует отнести и кавказскую расу березы пушистой — березу Литвинова. В своем минимальном значении группа популяций, по-видимому, эквивалентна климатическому экотипу в понимании Л. Ф. Правдина (1965). Что касается самого понятия «экотип», широко употребляемого в разных комбинациях и поэтому все более теряющего свой первоначальный смысл, то высказываются сомнения относительно правомерности его использования, поскольку предполагается, что он не является ни экологической, ни эволюционной единицей (Quinn, 1978).

Группа горных популяций, в отличие от равнинных, занимает в условиях Урала сравнительно небольшие по площади участки территории, иногда пространственно разобщенные. В этом случае одна группа популяций может быть представлена несколькими субгруппами. При этом структура ее соответственно усложняется. Группа горных популяций имеет локальное значение в специфичных горных условиях и в сущности представляет собой эдафо-климатический экотип.

Популяция, являясь основной формой существования вида и единицей, на уровне которой фиксируются эволюционные преобразования (Шварц, 1967; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Dobzhansky, 1950), не имеет, на наш взгляд, строгого фиксированного эквивалента в системе других эколого-генетических или таксономических единиц. Как известно, она должна отвечать целому ряду критериев (Мамаев, 1970в; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Wright, 1962), поэтому при отсутствии соответствующих генетических маркеров может быть реально выделена и описана только путем комплексных стационарных исследований.

По данным географических профилей, заложенных в равнинной части, границы популяций, так же как и границы групп популяций, в таежной зоне довольно неопределенны, «размыты». Здесь фактор изоляции, позволяющий косвенно судить о границах популяций, выступает не столько в виде дизъюнкций, сколько в виде чередующегося разнообразия биогеоценозов. Вообще границы популяций более или менее точно соответствуют, как уже было показано ранее на примере животных, зонам трансформации признаков (Большаков, 1968).

Самое низкое звено в используемой нами системе единиц, составленной по эколого-генетическому принципу — ценопопуляция — также не является таксономической единицей. Имеется ряд объективных предпосылок: приуроченность к определенным экотопам, наличие комплекса специфичных свойств и некоторых элементов, свойственных популяции, которые свидетельствуют об определенном сходстве этой единицы с так называемым «экоэлементом» — сравнительно мелкой ареальной единицей, выделенной Е. Н. Синской (1948) у травянистых растений. Однако до тех пор, пока роль экоэлементов в популяциях лесных древесных растений не будет четко выяснена, целесообразность их практического использования остается проблематичной.

Популяционная эколого-генетическая система единиц условно может быть дополнена такими единицами, как форма и разновидность, имеющими таксономический статус. При этом учитывается, что данные таксономические единицы являются безареальными и «не перекрываются» с ареальными внутривидовыми элементами.

Из обобщенной схемы внутривидовых единиц видно, что все ареальные

Таблица 40

Обобщенная система популяционных (эколого-генетических) внутривидовых единиц у берез

Единица	Краткая характеристика	Соответствие другим эколого-генетическим и таксономическим единицам	Объем
Подвид	Группа свободно скрещивающихся между собой особей или популяций, которые характеризуются одним или несколькими общими наследственными признаками и имеют ясно выраженное (экологически, географически или физиологически) определенное место обитания, где они замещают другие родственные группы того же самого вида	Вид по В. Л. Комарову (1944), географический экотип по Г. Турессону (Turesson, 1922)	Один или несколько смежных крупных географических районов
Группа популяций	Совокупность близких по основным свойствам популяций, характеризующихся общим происхождением и климатопом	Географическая раса (Коржинский, 1892), климатический экотип (Правдин, 1965), эдафоклиматический экотип в горах	Несколько провинций в пределах 1—2 природных зон
Популяция	Территориально целостная совокупность ценопопуляций, представленная свободно скрещивающимися или потенциально способными к скрещиванию особями, обнаруживающими определенные пространственно-временные взаимоотношения	Локальная популяция, местная популяция (Завадский, 1968)	Сильно варьирует в зависимости от видовой принадлежности и природных факторов
Ценопопуляция	Элементарная ареальная единица вида, приуроченная к определенному экотопу и фитоценозу, отличающаяся нестабильностью в пространственно-временном аспекте	Микропопуляция, элементарная популяция, популяция по Л. Ф. Правдину (1978)	В пределах фитоценоза (типа леса)

подразделения по своему объему соответствуют, в зависимости от положения, занимаемого в иерархическом ряду, той или иной естественноисторической единице в системе геоботанических, лесорастительных или физико-географических единиц. Очевидно, среди этих единиц наиболее четко фиксированной является фитоценоз и соответственно ценопопуляция (табл. 40).

Учитывая, что идентификация полной конкретной системы популяций того или иного вида — задача специальной длительной и многоплановой работы, на данном этапе исследований приводится обобщенная схема внутривидовой структуры разных видов берез, выполненная на уровне групп популяций (табл. 41), название которых дано в соответствии с природным районированием А. Г. Чикишева (1968) для Урала.

Таблица 41

Обобщенная схема групп популяций берез секций Albae и Nanae в различных частях Урала

Предуралье	Горный Урал	Зауралье
	Береза пушистая, замещающие ее и близкие виды	
Печорская тундрово-предлесотундровая (1) Таежная (2) Южная Белебеевско-Илецкая (3)	Приполярноуральская горнотундровая (4) Уральская тундрово-подгольцовая (5) Северо- и Южноуральская высокогорная (6) Среднеуральская низкогорная (7) Южноуральская низкогорная (8)	Нижне-Обская северотаежная (9) Средне- и Южнотаежная (10) Тобольская предлесо- и лесостепная (11) Зауральская степная (12) Тургайская степная (13)
	Береза бородавчатая	
Печорская северотаежная «островная» (14) Печорско-Тиманская среднетаежная (15) Южная Камско-Уфимско-Белебеевская (16) Самаро-Илецкая степная (17)	Приполярноуральская (18) Североуральская высокогорная (19) Средне- и Южноуральская низкогорная (20) Южноуральская высокогорная (21)	Сосьвинская среднетаежная (22) Тавдино-Туринская южнотаежная (23) Средне-Тобольская лесостепная (24) Тургайская-Зауральская степная (25)
	Береза карликовая	
Печорская тундрово-северотаежная (26) Печорско-Тиманская среднетаежная (27)	Полярно- и Приполярноуральская (28) Североуральская высокогорная (29) Среднеуральская низкогорная (30)	Обская лесотундрово-северотаежная (31) Ляпинская лесотундровая (32)
	Береза Сукачева	
Печорская тундрово-северотаежная (33)	Горноуральская (34)	Ляпинская предлесотундровая (36) Нижнеобская лесотундровая (35)

Всего в пределах Большого Урала у берез, относящихся к секциям Albae и Nanae, выделяется 35 групп популяций, в том числе у березы пушистой — 12, березы бородавчатой — 12, березы карликовой — 7 и у березы Сукачева — 4. Кроме того, выделяется еще одна довольно изолированная популяция березы киргизской в Тургайской впадине в Северном Казахстане.

Глава пятая

ХАРАКТЕРИСТИКА ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ УРАЛЬСКИХ БЕРЕЗ В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ ТАКСОНОМИИ И ФИЛОГЕНИИ

Сравнительно небольшой период интенсивного развития биосистематики древесных растений, в первую очередь видов-лесообразователей: сосны, ели, березы и других убедительно показал, что в результате соответствующих исследований могут быть получены оригинальные, ценные данные в области таксономии и филогении (Правдин, 1964; Березин, 1970; Русанович, 1982; Хохрин, 1977).

ГРУППЫ ПОПУЛЯЦИЙ БЕРЕЗЫ ПУШИСТОЙ, ЗАМЕЩАЮЩИХ ЕЕ И БЛИЗКИХ ВИДОВ

Группы северных популяций из тундры, лесотундры, частично, предлесотундры и из горнотундрового и подгольцового поясов других зон Урала (1, 4, 5 и 9, табл. 41) сформировались в специфичной природно-климатической обстановке, характерной для данных зон. Поэтому у берез здесь наблюдается искривленность ветвей и стволов, низкорослость, изреженность крон и неопределенность их формы, довольно темная без трещин кора. Листья отличаются небольшими размерами и незначительным индексом, иногда заметной «гофрированностью» (Махнев, 1975а). Плоды сравнительно крупные и тяжелые, преимущественно вытянутые веретеновидные. Форма плодовых чешуй довольно однообразна, поскольку здесь в основном распространена одна прямолопастная вариация с боковыми лопастями, отогнутыми кверху. Семена березы северных популяций выделяются сравнительно высокой относительной энергией прорастания, особенно при пониженных температурах, но низкой средней температурой прорастания, небольшим диапазоном оптимальных температур прорастания и непродолжительным временем, необходимым для начала их прорастания. Для них, в большей степени на пределе распространения, характерна партенокарпия, которая иногда может сопровождаться апомиксисом (Богданов, Стуков, 1970), что естественно, отрицательно влияет на проявление основного свойства популяций — способности к самовосстановлению (Вилли, Детье, 1975).

При наличии отмеченных общих черт, между северными группами популяций из разных природных районов Урала имеются существенные различия, соответствующие различия также велики для южных групп популяций, но по мере снижения абсолютной высоты массива в направлении к Среднему Уралу, они заметно уменьшаются (Махнев, 1975а). По листьям и семянкам все три группы популяций на широте Приполярного Урала обособлены в одинаковой степени, а по плодовым чешуям сходство между собой обнаруживают образцы из Горного Урала и Зауралья, что свидетельствует об их близости.

Различия в структуре популяций по листьям заключаются в том, что в Зауралье преобладает широкояйцевидная вариация (частота — 32%), а в Предуралье — яйцевидная (частота — 33%). В горнолесном поясе

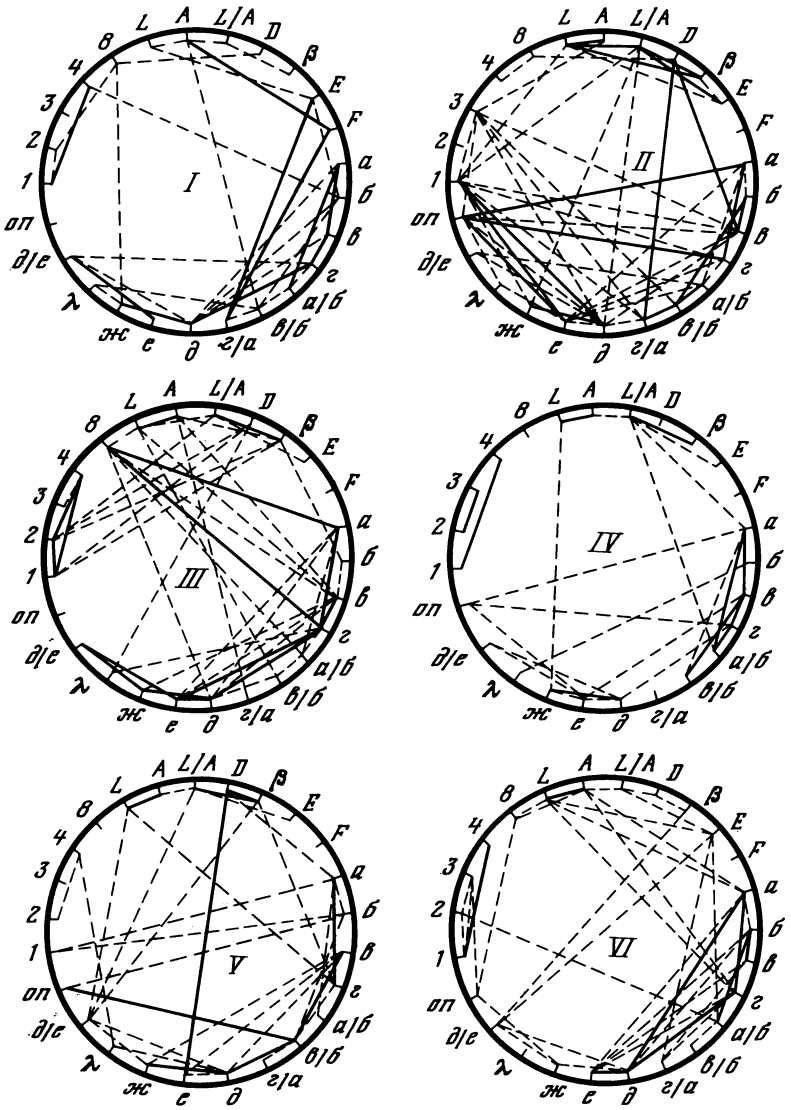


Рис. 16. Особенности корреляционной структуры признаков в разных группах популяций березы пушистой.

Обозначение групп: I — Нижне-Обская, II — Печорская тундрово-предлесотундровая, III — Тундрово-подгольцовая, IV — Белебеевско-Илецкая, V — Зауральская средне- и южнотаежная, VI — Тургайская сухостепная. $r \geqslant 0{,}6$ (сплошная линия), $r \geqslant 0{,}4$ (пунктирная линия)

Урала распространены те и другие, но в верхних поясах значителен процент особей с сердцевидными листьями (см. табл. 34). Кроме того, в Предуралье листья березы по краю обычно мелкоравнозубчатые и соответствуют B. tortuosa f. sylvestrys, описанной В. Н. Васильевым (1969). Особи с двоякозубчатыми листьями встречаются редко. Напротив, в полярноуральских горных популяциях листья с крупной неравномерной зубчатостью по краю. Здесь также встречаются (до 8%) особи с листьями, подобными листьям тополя осинообразного, которые были описаны И. Г. Гуннарссоном (Gunnarsson, 1925) как B. coriacea Gunnarss. var. tremuloides.

Далее, в отличие от равнинных, в горных популяциях распространена яйцевидная, но почти отсутствует широкоэллиптическая вариация орешков (см. табл. 36). Отличие по плодовым чешуям заключается в том, что для севера Предуралья характерна крупночешуйчатая вариация (частота — 50%) с короткой притупленной и сильноопушенной средней лопастью, а для Зауралья — мелкочешуйчатая (частота — 92%) с сильным опушением. Существенные различия между северными группами популяций обнаружены также по термическим свойствам семян. У берез из Предуралья средняя температура прорастания семян более высокая, чем у горноуральских и зауральских берез (Махнев, 1978).

По комплексу морфологических признаков и эколого-биологических свойств рассматриваемая северная группа популяций в Предуралье представляет березу извилистую (B. pubescens subsp. tortuosa (Ledeb.) Nyman. Она четко обособлена от остальных групп популяций. К этому же подвиду относятся популяции из территориально разобщенной группы горнотундровоподгольцовых популяций Приполярного, Северного и Южного Урала.

Северная Полярноуральская группа популяций соответствует березе Кузмищева, которую Э. Регель (Regel, 1861) и вслед за ним С. М. Уолтерс (Walters, 1964) рассматривают как форму или разновидность березы извилистой, а В. Н. Сукачев (1914) — как самостоятельный вид. По комплексу изученных показателей она является северным горным подвидом (B. pubescens subsp. kusmisscheffii (Suk.).

Таксономический ранг группы популяций в Зауралье менее определенный. По суммарной оценке особенностей структуры (Махнев, 1975а) она слабо отличается от таежной «типичной» для пушистой березы группы популяций, но в то же время имеет ряд общих черт с березами извилистой и Кузмищева. Хотя эта группа популяций представляет самостоятельный климатический экотип, она недостаточно обособлена, чтобы иметь ранг подвида. Таким образом, наши данные подтверждают мнение В. Н. Васильева (1969) относительно отсутствия березы извилистой в Зауралье.

Корреляционная структура признаков (Терентьев, 1959) у разных северных групп популяций значительно отличается (рис. 16). Так, способность образования корреляционных плеяд в пределах отдельных групп признаков и у признаков, относящихся к разным группам, у берез на севере Зауралья меньше, чем у берез на севере Предуралья и Горного Урала. В Зауралье особенно мала доля высоких и средних по тесноте связей, т. е. наблюдается так называемый распад корреляционных плеяд высших уровней, по-видимому, свидетельствующий о снижении степени автономизации тех или иных органов растений по отношению к факторам внешней среды (Берг, 1959). Показательно, что у березы пушистой из

Зауралья довольно слабы межгрупповые связи габитуальных признаков и коры с признаками других групп.

Структура корреляционных плеяд березы извилистой и Кузмищева более или менее одинакова, но доля наиболее тесных связей, главным образом за счет признаков листьев, у первой значительно выше, что указывает на определенную специализацию ее органов. Следовательно, характер корреляционной структуры признаков во многом зависит от принадлежности берез к той или иной таксономической группе.

В полосах, переходных от северных к таежным группам популяций, наблюдается увеличение полиморфизма. Если придерживаться точки зрения В. Н. Васильева (1969) относительно объема и структуры видов берез, то в соответствующей переходной полосе Предуралья можно обнаружить вариацию, близкую березе Литвинова (B. litwinowii Doluch.) с ромбовидными или клиновидными листьями и боковыми лопастями плодовых чешуй, косо срезанных сверху.

На южном пределе Нижне-Обской группы популяций и, частично, в Предуралье встречаются особи с округлоромбическими (овальными) листьями и плодовыми чешуями, у которых широкие боковые лопасти с вогнутым нижним краем. Аналогичные вариации в этой части Урала ранее (Васильев, 1969) отнесены к березе кривой.

Таежные группы популяций березы пушистой (2, 6, 7, 10, табл. 41) по листьям более или менее своеобразны. По семянкам предуральская и горноуральские группы почти идентичны, а по плодовым чешуям, как и на Севере, очень близки зауральская и горноуральские группы. Различия обычно не наблюдаются (Махнев, 1975а, 1978). Корреляционная структура признаков у них также довольно однообразна — очень близки показатели по числу связей, относящихся к плеядам разных уровней, в пределах отдельных групп признаков и одинаковое соотношение связей разной степени тесноты (см. рис. 16).

Динамика структуры популяций с широтой в данных группах популяций довольно однотипна. Так, на севере этих групп популяций преобладают яйцевидная (частота — 40—50%) и широкояйцевидная (частота — 26—36%) вариации, а далее к югу в полосе оптимального роста более распространены яйцевидно-ромбовидная (частота — 32—40%) и ромбовидная (частота — 28%) вариации. Для плодовых чешуй характерна мелкочешуйчатая вариация, частота до 90%, а также «типичные» для березы пушистой прямо- (частота — 57—87%) и туполопастная (частота — 32—45%) вариации. Здесь повсюду распространена и преобладает вариация с коротким основанием, составляющим менее $^1/_2$ длины плодовой чешуи. Вообще полиморфизм по форме плодовых чешуй значительно больше, чем в группах северных популяций.

В таежной группе популяций Предуралья, кроме «типичной» для березы пушистой формы, широко распространена вариация, которую В. Н. Васильев (1969) относит к березе Литвинова. Однако часто у этой вариации отсутствует корреляция клиновидного основания листьев с закругленными наверху длинными боковыми лопастями плодовых чешуй, как это указано в видовом диагнозе березы Литвинова.

Помимо указанных (табл. 34) форм листьев, в таежном Зауралье выделяются вариации, различающиеся степенью и характером рассеченности края пластинки листа. Здесь характерно преобладание вариаций семянок

с относительно узкими крыльями и слабой степенью их возвышения над верхним краем орешка, а также наличие вариации плодовых чешуй, у которых нижний край боковых лопастей направлен горизонтально или имеет остроконечие, направленное вниз, описанной В. Н. Васильевым (1969) как береза внизотогнутая [B. recurwata (Ig. Vassil.) V. Vassil.].

Листья березы пушистой, произрастающей в горнолесном поясе Уральской горной страны на широте северной и средней подзон тайги, сравнительно мелкие. Особых вариаций по форме и размерам семянок и плодовых чешуй здесь не наблюдается.

Южные группы популяций (3, 8, табл. 41) из различных частей Урала по своей феноструктуре весьма специфичны (Махнев, 1975а). В большей степени из указанных групп обособлена предуральская (3). Она довольно обширна, так как охватывает почти полностью три широтные зоны. В Горном Урале и Зауралье соответствующую по протяженности территорию занимают по две группы популяций. Степные популяции из разных районов Урала значительно различаются по морфоструктуре. По термофильности семян береза пушистая из Горного Урала на широте южной тайги и лесостепи существенно отличается от берез Предуралья и Зауралья, хотя последние между собой не различаются. Напротив, на широте степной зоны, соответствующих различий вообще не наблюдается. Относительная энергия прорастания семян в южных группах сравнительно низкая, а время, необходимое для начала их прорастания, соответственно более продолжительно, чем на севере (Махнев, 1978).

В отличие от таежных, южные, по преимуществу степные и лесостепные, группы популяций характеризуются большой динамикой форм листьев и представлены значительным числом оригинальных таксонов разного ранга включительно до подвида. Так, в южной Белебеевско-Илецкой группе Предуралья обнаружена новая мелколиственная форма.

На севере этой группы популяций в широколиственнолесной зоне значительна частота (до 50%) крупночешуйчатой вариации, а на юге широко распространена внизоттянутолопастная, соответствующая B. recurvata (Ig. Vassil) V. Vassil. Полиморфизм популяций данной группы по форме орешков, в отличие от популяций из более высоких широт, велик, но их структура весьма нестабильна. Примечательно, что здесь довольно распространена широкоэллиптическая вариация орешков (частота до 29,2%).

Тобольская предлесо- и лесостепная группа популяций по наличию и частоте форм листьев лишь незначительно отличается от таежной группы отсутствием сердцевидной вариации. Плодовые чешуи представлены здесь в основном одной мелкочешуйчатой формой с короткими средними лопастями. Наряду с «типичными» для березы пушистой вариациями по форме боковых лопастей чешуй высока встречаемость var. recurvata, а также распространена редкая для березы пушистой остролопастная вариация (частота — 20%). Состав и встречаемость вариаций орешков очень близки группе таежных популяций.

Степные популяции Зауралья и Тургайской впадины довольно специфичны и представлены двумя довольно контрастными группами, одна из которых по преимуществу зауральская, другая — сухостепная тургайская. В обеих группах весьма распространена мелколистная вариация. Существенной особенностью тургайской популяции является абсолютное преобладание

овальнолистной вариации, имеющей частоту 68%. По ряду специфических черт — наличию бородавок на побегах, которые, однако, имеются не у всех особей, густоокрашенной шелушащейся коре, низкой средней температуре прорастания и другим свойствам семян, приспособленности к высокому содержанию солей в почве (Крупенников, 1945) — эта популяция представляет особый таксон видового ранга — Betula kirghisorum (Sav.-Ryczg.). О видовом ранге ее свидетельствует наличие хиатуса между ней и B. pubescens, хотя другая степная популяция из Аман-Карагая и является по некоторым показателям промежуточной между указанными видами. По мнению А. К. Скворцова (Skvortsov, 1980), B. kirghisorum является не только самостоятельным видом, но относится еще и к другой серии (microphyllae), нежели B. pubescens.

Поразительное сходство плодовых чешуй киргизской березы по ряду показателей, характеризующих их форму, наличию крупночешуйчатой вариации и вообще слабому полиморфизму, с далеко удаленными северными популяциями березы извилистой и, частично, березы Кузмищева, свидетельствует о наличии филогенетических связей между этими таксонами. Хотя, по мнению И. М. Крашенинникова (1939), степная и тундровая растительность, а следовательно, и рассматриваемые березы, никогда не контактировали. Об определенной близости березы киргизской к северным расам березы пушистой свидетельствует хромосомное число, которое, по нашим данным, у них одинаково и составляет $2n = 56$.

Корреляционная структура признаков березы киргизской по сравнению с указанными северными подвидами, напротив, весьма своеобразна ввиду значительного распада корреляционных плеяд при $r \geqslant 0{,}6$. Это особенно характерно для меж- и групповых связей признаков вегетативных органов. По корреляционной структуре признаков киргизская береза ближе к березе северной зауральской группы популяций, чем к смежным ей горноуральской или предуральской группе популяций (рис. 17).

Примечательно, что другая юго-восточная степная популяция — зауральская, обнаруживает сходство по вариациям плодовых чешуй только с популяциями смежной лесостепной и, частично, таежной зон.

Береза из низкогорий южноуральской провинции, условно включенная нами в географический ряд березы пушистой, отличается от смежных с ней равнинных и расположенных севернее высокогорных популяций преобладанием крупнолистной вариации. По преобладающим формам листьев она ближе к популяциям таежной зоны, чем к популяциям из смежной степной зоны на равнине. Оригинальность структуры данной группы популяций заключается в широком распространении внизотогнутолопастной вариации плодовых чешуй. Деревья отличаются сильно искривленными стволами и бронзово-желто-серой, отстающей крупными частями («струпьями») корой. Семена этой березы отличаются низкой относительной энергией прорастания и сравнительно высокой средней температурой прорастания. Ее экологическая ниша весьма своеобразна. Она представлена чашеобразными понижениями на низкогорном плато. По комплексу морфо-физиологических показателей и экологических свойств данная береза соответствует березе кривой (B. procurva), распространенной главным образом на Памиро-Алае.

Вариация с плодовыми чешуями, соответствующая березе кривой, распространена также на Среднем Урале, но встречаемость ее здесь не

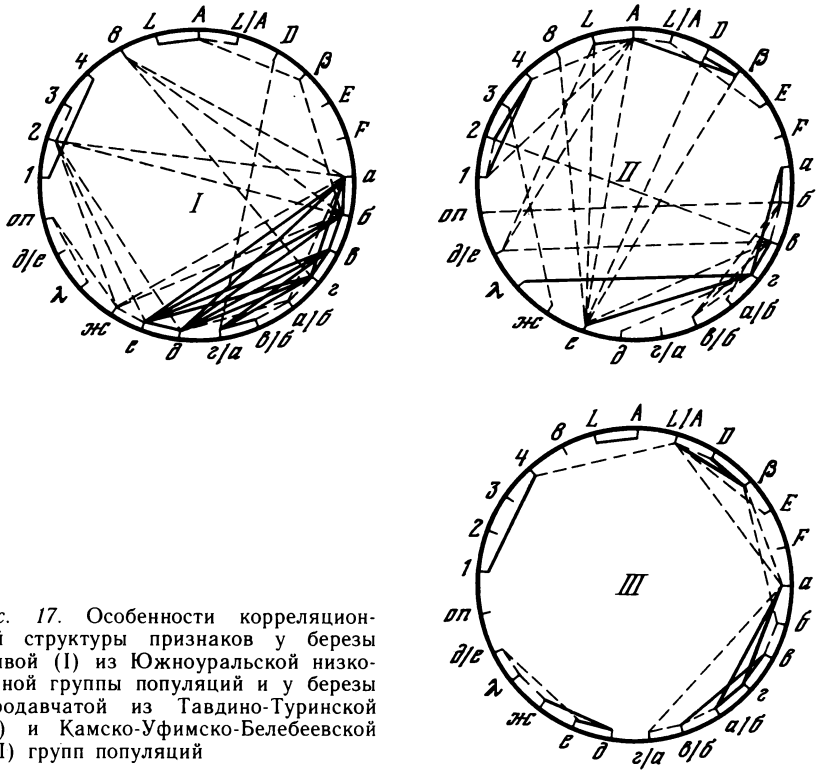


Рис. 17. Особенности корреляционной структуры признаков у березы кривой (I) из Южноуральской низкогорной группы популяций и у березы бородавчатой из Тавдино-Туринской (II) и Камско-Уфимско-Белебеевской (III) групп популяций

велика (20—25%). Кроме того, у нее отсутствуют изогнутость стволов, оригинальная окраска коры и специфическая экологическая ниша. Наконец, неравноценность показателей покоя и термических свойств семян у рассматриваемых групп свидетельствуют об обособленности южно- и среднеуральских низкогорных популяций.

Судя по корреляционной структуре признаков березы кривой, она явно имеет больше сходства с северными березами — извилистой и Кузмищева, чем со всеми другими, в том числе сопредельными на равнине группами популяций. У березы кривой оригинальна плеяда генеративных органов благодаря высокой скоррелированности признаков семянок и плодовых чешуй (см. рис. 17).

ГРУППЫ ПОПУЛЯЦИЙ БЕРЕЗЫ БОРОДАВЧАТОЙ

Северные популяции данного вида из различных частей Урала более всего различаются по размерам листьев и степени оттянутости их вершинки. По семянкам довольно близки горноуральские и предуральские популяции, а зауральские обособлены. По плодовым чешуям, наоборот, близки горноуральские и зауральские популяции, а обособлены предуральские (Махнев, 1975а).

Предуральские популяции, относящиеся к Печорской северотаежной «островной» группе (14, табл. 41), выделяются преобладанием широкоусеченноклиновидной вариации листьев и узкой веретеновидной вариацией орешков (встречаемость — 44 и 65% соответственно). Эллиптическая форма орешков сравнительно редка (около 4%). Плодовые чешуи имеют небольшой индекс и короткие средние лопасти.

Приполярнозауральская группа популяций (18) выделяется преимущественным распространением особей с округлыми почти равномернопильчатыми по краю листьями, значительной долей особей с сердцевидными листьями (21%) и преобладанием форм с мелкими плодовыми чешуями, боковые лопасти у которых округло-треугольные отогнутые книзу (их встречаемость около 44%). Здесь сравнительно велика частота крупночешуйчатой вариации (22,2%), а по форме семянок преобладают вариации с узкими крыльями и узкими веретеновидными или яйцевидными орешками (встречаемость — 55,6 и 38,9% соответственно).

По комплексу изученных признаков ни одна из выделенных форм не отвечает полностью видовому диагнозу, соответствующему «типичной» бородавчатой березе или одной из ее разновидностей, возведенных в ранг вида. Одновременно обнаруживается сходство с так называемыми березами мелкочешуйчатой (B. microlepis Ig. Vassil.), Крылова (B. krylovii G. Kryl.) и березой бородавчатой. Кроме того, по данным В. Б. Сочавы (1929б), на восточном склоне рассматриваемой части Урала распространена вариация, которая по основным диагностическим показателям соответствует восточносибирской B. platyphylla Sukacz.

Из перечисленных трех берез выделенные нами формы обнаруживают наибольшее сходство с березой Крылова. Эта береза, по данным Г. В. Крылова (1954), произрастает на юге лесной зоны Западно-Сибирской равнины между 54—58° с. ш. совместно с типичной березой бородавчатой и достигает восточных склонов Урала. Однако, по уточненным данным (Васильев, 1969), береза Крылова встречается в Горном Урале на широте северной части Среднего Урала около 59° с. ш. и далее к югу.

Наши данные показывают, что по поймам рек Западной Сибири береза Крылова распространяется на север в форме ленточного ареала далее 64° с. ш. в район Ляпинского Урала, претерпев при этом некоторую трансформацию.

Среднетаежные группы популяций березы бородавчатой в общем по вариациям листьев и семянок различаются слабо. Здесь повсюду преобладает узкоусеченноклиновидная и распространена сердцевидная вариация листьев (встречаемость 36—50 и 16—20% соответственно). Лишь по степени оттянутости листьев горноуральская группа популяций отличается от зауральской и предуральской групп, где она значительно меньше. В зауральской группе также сравнительно мало значение индекса орешка и она, кроме того, выделяется довольно высокой средней температурой прорастания семян. По форме и размерам плодовых чешуй обнаруживается большое сходство зауральской и горноуральских популяций (Махнев, 1975а, 1978).

В таксономическом отношении состав предуральской Печоро-Тиманской группы популяций (15) сложен. В северной части группы в Нижне-Омринской популяции преобладают вариации с мелкими, узкими орешками, имеющими относительно узкие крылья, которые слабо возвышаются над верхним краем орешка. Плодовые чешуи здесь в основном представлены

мелкочешуйчатой вариацией с коротким клиновидным основанием и округло-треугольными, отклоненными книзу боковыми лопастями. Для особей этих вариаций также характерно отсутствие трещин на стволах и наличие бересты со сравнительно темной окраской. В целом по совокупности признаков эта разновидность более всего соответствует березе Крылова.

Наравне с ней в Нижне-Омринской популяции распространена вариация с мелкими семянками и плодовыми чешуями, имеющими короткое основание и короткие закругленные боковые лопасти. Эта вариация напоминает разновидность, возведенную И. В. Васильевым (1961) в ранг вида и названную березой мелкочешуйной (B. microlepis Ig. Vassil.). Кроме того, имеются вариации, соответствующие «типичной» березе бородавчатой.

В южной части среднетаежной группы популяций, являющейся переходной к следующей группе, явно преобладают особи с семянками и чешуями, «типичными» для B. pendula, а доля других вариаций значительно снижается.

Морфоструктура Сосьвинской среднетаежной группы популяций (22) из Зауралья, в отличие от Предуралья, характеризуется наличием довольно значительного процента (45—50%) особей с плодовыми чешуями, имеющими более или менее удлиненное основание и длинную среднюю лопасть. В северной части среднетаежной подзоны Зауралья преобладают вариации, соответствующие березам Крылова и мелкочешуйной, а в южной части подзоны — «типичные» для B. pendula.

В Североуральской высокогорной группе популяций (19) распространены преимущественно особи с мелкими узкоклиновидными усеченными листьями, хотя сохраняются и формы, характерные для Приполярноуральской группы. По размерам и форме генеративных органов здесь преобладает вариация, характерная для «типичной» березы бородавчатой. Далее по распространенности следует береза мелкочешуйная и, сравнительно редко, вариация, соответствующая березе Крылова. Однако, как и в Приполярноуральской группе популяций, строгой корреляции между диагностическими признаками видового ранга у отмеченных таксонов не наблюдается.

Характеристика северных, среднетаежных и части горных групп популяций Урала показывает, что ареал березы Крылова в Зауралье простирается до северного предела распространения березы бородавчатой и, очевидно, на широте Северного Урала заходит в Предуралье, образуя здесь своеобразную (Тиманскую) среднетаежную субгруппу популяций.

Южнотаежные популяции очень слабо различаются по листьям, но по форме и размерам генеративных органов, а также по термическим свойствам семян различия между ними довольно существенны (Махнев, 1975а, 1978). Для них характерно более или менее значительное распространение яйцевидной вариации орешков. Корреляционная структура признаков в популяциях Предуралья, в отличие от популяций Зауралья, характеризуется усилением связей в пределах функциональных групп признаков с одновременным ослаблением межгрупповых связей (см. рис. 17). Вообще межгрупповые связи у березы бородавчатой менее выражены, чем у березы пушистой (Данченко, 1972).

Для Камско-Уфимско-Белебеевской группы (16) характерны особи с усеченными, преимущественно узкоклиновидными листьями, имеющими сильно оттянутую вершину, варьирующие, в свою очередь, по степени рассеченности края пластинки листа, а также особи с плодовыми чешуями,

имеющими короткие основание и среднюю лопасть и широкие серповидно загнутые книзу боковые лопасти. Подобная форма березы бородавчатой возведена В. Н. Васильевым (1969) в ранг вида и названа березой короткочешуйчатой (B. brachylepis V. Vassil.). Еще ранее Б. Линдквист (Lindquist, 1947) приводил ее как форму одной из разновидностей березы бородавчатой (var. lapponica Lindq.), встречающейся в Швеции. На Урале ее частота увеличивается по мере приближения к северному и южному пределам.

В данной группе популяций распространена крупночешуйчатая вариация (встречаемость до 26%), а в ее северной части — очень редкая удлиненночешуйчатая вариация (до 8%). Здесь также имеется береза мелкочешуйчатая, но преобладает «типичная» для вида форма.

В Тавдино-Туринской южнотаежной группе популяций (23), как и в соответствующей ей предуральской группе, преобладает узкоусеченноклиновидная форма листьев (более 50%), хотя встречаемость округлолистной формы (39%) тоже велика. Здесь, в отличие от всех остальных групп популяций, распространена только мелкочешуйчатая форма, преимущественно с коротким основанием. По листьям и генеративным органам это в основном B. pendula var. krylovii, но очень часто у деревьев данной вариации кора сильно трещиноватая, иногда имеется корка.

Территориально разобщенные субгруппы низкогорной Средне- и Южноуральской группы популяций (20) различаются по преобладающим формам листьев. В северной части преобладают вариации листьев с усеченноклиновидным основанием, а в южной в равном количестве представлены вариации листьев с узко- и ширококлиновидным основанием. В отличие от смежных на равнине степных популяций здесь отсутствует мелколистная форма. В обеих субгруппах распространены вариации семянок и плодовых чешуй сходных по форме, но размеры их на юге значительно больше. По совокупности признаков для данной группы характерны формы, сходные с так называемыми березами мелкочешуйчатой, короткочешуйчатой и с «типичной» березой бородавчатой (преобладающая вариация), а также с березой плосколистовидной. Последняя имеет широкояйцевидные с обрубленным основанием листья и возведена В. Н. Васильевым (1969) в ранг вида (B. platyphylloides V. Vassil.).

Популяции из лесостепной зоны разных частей Урала дифференцированы по признакам листьев и семянок и сходны (зауральская и горноуральская) по признакам плодовых чешуй (Махнев, 1975а).

Средне-Тобольская лесостепная (зауральская) группа популяций (24) почти в равной степени представлена формами листьев с округлым и усеченным основанием и в меньшем количестве сердцевидным. Судя по размерам и форме семянок и плодовых чешуй, в лесостепной зоне Зауралья имеются: вариация, соответствующая березе Крылова, но явно преобладает вариация «типичная» для березы бородавчатой. Кроме того, здесь довольно редко встречаются вариации плодовых чешуй с длинным основанием и длинными боковыми лопастями, нижние края которых расположены почти горизонтально, соответствующие березе плосколистовидной.

На широте степной зоны зауральская (25) и горноуральская (21) группы популяций очень близки по признакам листьев и семянок и сравнительно слабо отличаются от предуральской группы (17), но по признакам плодовых чешуй все группы четко различаются (Махнев, 1975а). По термо-

фильности семян соответствующих различий не наблюдается. Для степных популяций характерна максимальная частота вариации с высокой относительной энергией прорастания семян (Махнев, 1978).

В степном Зауралье, как и в южной Камско-Уфимской-Белебеевской группе популяций, в основном, распространены формы с усеченными листьями, но встречаются и другие формы, в том числе с сердцевидными листьями, а также мелколистная и так называемая плосколистовидная, соответствующая B. platyphylloides. По размерам и форме семянок и плодовых чешуй преобладает вариация, «типичная» для березы бородавчатой. Распространена также мелкочешуйчатая вариация, характерная для березы плосколистовидной. Частота крупночешуйчатой вариации здесь достигает наибольшей величины.

Группы сухостепных популяций Тургайской впадины по форме листьев выделяются значительным смещением наиболее широкой части пластинки листа ближе к основанию и сильным полиморфизмом. Совместно с формами, характерными для таежной и лесостепной зон, здесь распространены мелколистные вариации с формой пластинки от узкоклиновидной до плоскообрубленной у основания. Данные вариации, довольно широко распространены в степных районах Казахстана и описаны как вид B. oycoviensiformis V. Vassil. (Пугачев, 1972). Здесь около 1/4 особей березы бородавчатой представляют форму, у которой плодовые чешуи имеют короткое основание и широкие, серповиднозагнутые книзу боковые лопасти, а листья широкотреугольные с округлым основанием, что свойственно так называемой березе короткочешуйной.

ГРУППЫ ПОПУЛЯЦИЙ КАРЛИКОВОЙ БЕРЕЗЫ

В каждой популяции встречаются почти все известные вариации данного вида, но частота их значительно варьирует. Различаются две вариации по размерам листьев. Одна из них с листьями обычной (средней) величины, другая,— описанная И. А. Перфильевым (1929) под названием B. nana f. minima Perf., с очень мелкими листьями. Плодовые чешуи помимо степени расхождения боковых лопастей варьируют по их форме от «пальцеобразных», постепенно суживающихся к концу, до расширяющихся «булавообразных», прямоскошенных или округлых. Менее всего варьируют форма и величина крыльев семянок.

Предуральские (печорские) тундрово-северотаежная (26) и (южно-) Тиманская среднетаежная (27) группы популяций являются своеобразными реликтами последнего оледенения (Дылис, 1939). Они слабо дифференцированы по составу и частоте преобладающих вариаций листьев и представлены, в основном, округлолистной, широкоокруглой (овальноокруглой), описанной И. А. Перфильевым под названием B. nana subrenifolia и веерoвидной (B. nana f. vulgaris Perf.) вариациями (встречаемость в среднем — 35,6; 31,6 и 16,6% соответственно).

По форме орешков карликовая береза наиболее полиморфна на южном пределе распространения. Здесь встречаются все известные нам вариации, но наиболее распространена, как и в большинстве других популяций в Предуралье, широкоэллиптическая (табл. 42).

В связи с четкой дифференциацией географического ряда карликовой

березы в Предуралье на две группы популяций, для каждой из них характерны своеобразные вариации плодовых чешуй. В Печорской тундрово-северотаежной группе, как правило, преобладает вариация с широко расходящимися боковыми лопастями — широкочешуйчатая. В Печорско-Южно-Тиманской группе, напротив, преобладает вариация узкочешуйчатая. Здесь также обычна вариация с промежуточными или короткими по размеру средними лопастями, названная «коротколопастной», а в северной группе чаще преобладает «длиннолопастная» вариация. Во всех популяциях Предуралья, за исключением Сейдинской из лесотундры, распространена крупночешуйчатая вариация. Низкотемпературная обработка семян карликовой березы также не дает дифференцирующего эффекта, так как одинаково положительно сказывается на их всхожести особенно при пониженных температурах, независимо от происхождения. Аналогичные данные приводятся О. Юнттилой (Junttila, 1970).

В Зауралье одна из двух групп популяций карликовой березы (32) является предгорной (Ляпинский Урал) и одновременно имеет черты горных и равнинных популяций. Так, в ней преобладает (встречаемость — 44%) вееровидная форма листьев. По формам орешков популяции из двух групп Зауралья довольно близки и у них, в отличие от Предуралья, преобладает эллиптическая вариация. Зауральские группы различаются между собой по встречаемости форм плодовых чешуй: в Обской группе преобладает крупночешуйчатая, а в предгорной группе — узкочешуйчатая.

Для популяций карликовой березы из Горного Урала характерны вариации листьев и генеративных органов, встречающиеся на равнине. Однако специфичные горные условия оказывают существенное влияние на распределение форм, которое здесь весьма неравномерно. В частности, на Приполярном Урале (Полярно- и Приполярноуральская группа популяций, (28) на горе Манараге преобладает вееровидная, а на расположенной несколько южнее горе Неройке — контрастная ей округлая вариация листьев (встречаемость — 73,2 и 60% соответственно).

Характерной чертой Североуральской группы (29) является абсолютное преобладание крупночешуйчатой вариации и вариации с широкорасходящимися боковыми лопастями. Кроме того, в данной группе, в отличие от других, значительно распространена длиннолопастная вариация. По форме орешков, как и в других равнинных и горноуральских группах, преобладает широкоэллиптическая вариация, хотя в некоторых популяциях распространены широкояйцевидная и эллиптическая вариации (табл. 42).

Популяции карликовой березы довольно слабо дифференцированы по диапазонам температур прорастания и оптимальных температурных режимов прорастания семян. Однако средняя температура прорастания семян в популяциях северных групп Горного Урала выше, чем в популяциях к югу расположенных групп. Еще более значительное отличие Полярно- и Приполярноуральской группы популяций от Северо- и Среднеуральских групп наблюдается по относительной энергии прорастания, которая у семян из самой северной группы заметно ниже (Махнев, 1978).

Североуральская высокогорная и Среднеуральская низкогорная (30) группы популяций карликовой березы близки по составу и встречаемости форм генеративных органов. Они представлены преимущественно мелкочешуйчатой формой со слабо расходящимися боковыми лопастями. Средне-

Таблица 42

Встречаемость (%) форм генеративных органов в популяциях широтного ряда березы карликовой на Урале

Зона, подзона, область	Форма плодовых чешуй						
	Крупночешуйчатая	Мелкочешуйчатая	Широкоугольная	Узкоугольная	Короткопластная	Промежуточная	Длиннопластная
Предуралье							
Тундровая	64,0	36,0	92,0	8,0	20,0	28,0	52,0
Тундрово-лесотундровая	83,3	16,7	95,8	4,2	16,7	37,5	45,8
Лесотундровая	48,6	51,4	60,0	40,0	40,0	20,0	40,0
Предлесотундровая	83,3	16,7	45,8	54,2	41,7	41,6	16,7
Северотаежная	92,0	8,0	52,0	48,0	44,0	24,0	32,0
Среднетаежная, север	72,0	28,0	32,0	68,0	52,0	28,0	20,0
Среднетаежная, юг	62,5	37,5	18,8	81,2	75,0	25,0	—
Зауралье							
Лесотундровая	80,0	20,0	56,7	43,3	56,7	23,3	20,0
Предлесотундровая	52,0	48,0	32,0	68,0	80,0	20,0	—
Северотаежная	73,9	26,1	52,1	47,8	87,0	13,0	—
Горный Урал							
Полярноуральская	95,5	4,5	63,6	36,4	45,5	22,7	31,8
Приполярноуральская							
гора Манарага	88,0	12,0	52,0	48,0	48,0	32,0	20,0
гора Неройка	88,0	12,0	92,0	8,0	60,0	12,0	28,0
Североуральская							
гора Денежкин Камень	11,5	88,5	15,4	84,6	57,7	42,3	—
гора Конжаковский Камень	36,0	64,0	28,0	72,0	84,0	8,0	8,0
Среднеуральская	12,0	88,0	36,0	64,0	100,0	—	—

уральская группа отличается от Североуральской группы преобладанием вариации с широкими орешками (табл. 42) и округлыми листьями (частота которых в первой — 80%). В Североуральской группе более всего распространена веероподобная форма листьев (частота — 46,2%).

В связи с отмеченными особенностями морфоструктуры, термических свойств и покоя семян и комплекса природно-климатических условий произрастания Полярно- и Приполярноуральская группа популяций, а также, вероятно, популяции с крайнего северного предела распространения на равнине соответствуют так называемой березе тундровой. Наличие общих элементов структуры с другими группами популяций при отсутствии хиатуса и обособленного ареала свидетельствуют о том, что таксономический ранг этой березы не превышает подвидового (B. nana subsp. tundrarum (Perf.)). Остальные равнинные и горные группы популяций следует отнести к другому (основному) подвиду (B. nana subsp. nana (L.)).

Таблица 42 (окончание)

Зона, подзона, область	Форма орешков					
	Яйцевидная	Широкояйцевидная	Обратнояйцевидная	Эллиптическая	Широкоэллиптическая	Округлая
Предуралье						
Тундровая	4,0	4,0	—	52,0	36,0	4,0
Тундрово-лесотундровая	25,0	—	4,2	20,8	37,5	12,5
Лесотундровая	11,4	11,4	—	20,0	45,8	11,4
Предлесотундровая	8,3	—	—	25,0	66,7	—
Северотаежная	—	—	24,0	16,0	48,0	12,0
Среднетаежная, север	—	—	24,0	16,0	44,0	16,0
Среднетаежная, юг	18,8	6,3	12,5	12,5	43,7	6,2
Зауралье						
Лесотундровая	Нет данных					
Предлесотундровая						
Северотаежная						
Горный Урал						
Полярноуральская	—	—	—	36,4	45,4	18,2
Приполярноуральская						
гора Манарага	16,0	8,0	—	32,0	32,0	12,0
гора Неройка	12,0	32,0	—	4,0	36,0	16,0
Североуральская						
гора Денежкин Камень	12,0	24,0	—	16,0	36,0	12,0
гора Конжаковский Камень	12,0	24,0	—	16,0	36,0	12,0
Среднеуральская	—	—	24,0	20,0	40,0	16,0

ГРУППЫ ПОПУЛЯЦИЙ БЕРЕЗЫ СУКАЧЕВА

Данная береза редко доминирует в фитоценозах, а чаще встречается группами или иногда единично. Проблематичность ее популяционной структуры также заключается в том, что она скорее всего имеет гибридное происхождение и преимущественно вегетативное размножение. В связи с последним уместно отметить, что некоторые исследователи (Нагрег, 1978) не признают вегетативного воспроизведения, считая его выражением явлений роста.

Ареал березы Сукачева на Урале ограничен преимущественно лесотундрой и частично заходит в тундру и северотаежную подзону. Поэтому в каждой из трех частей Урала данная береза представлена только одной-двумя группами популяций.

Таблица 43

Характеристика полиморфизма популяций березы Сукачева (встречаемость форм, %)

Форма	Предуралье	Горный Урал	Зауралье	
	Лесотундровая зона	Приполярно-уральская провинция	Лесотундровая зона	Предлесотундровая подзона
Листья				
Округлолистная	—	4,0	—	8,0
Сердцевидная	4,2	20,0	4,0	32,0
Округло-ромбовидная	50,0	28,0	36,0	16,0
Широкояйцевидная	4,2	20,0	36,0	12,0
Округло-широкояйцевидная	25,0	24,0	16,0	12,0
Овально-округлая	8,3	4,0	8,0	16,0
Веерoвидная	8,3	—	—	4,0
Орешки				
Веретеновидная	20,7	—	8,0	4,4
Яйцевидная	24,2	29,6	24,0	13,0
Широкояйцевидная	—	3,8	—	4,4
Эллиптическая	44,8	25,9	56,0	39,1
Широкоэллиптическая	10,3	37,0	12,0	30,4
Округлая	—	3,7	—	8,7
Плодовые чешуи				
Крупночешуйчатая	96,6	96,3	100	91,3
Мелкочешуйчатая	3,4	3,7	—	8,7
Широкоугольная	58,6	77,8	76,0	34,8
Узкоугольная	41,4	22,2	24,0	65,2
Коротколопастная	69,0	74,1	68,0	73,9
Промежуточная	31,0	22,2	24,0	21,7
Длиннолопастная	—	3,7	8,0	4,4

В Предуралье у березы Сукачева преобладает округло-ромбовидная вариация листьев (B. sukatschewii f. rhombifolia Perf.). Здесь также широко распространена округло-широкояйцевидная вариация (табл. 43).

Из перечня данных вариаций видно, что листья березы Сукачева имеют, как правило, форму промежуточную между листьями карликовой и пушистой берез. Зубцы по краю листа также варьируют от равномернопильчатых до неравногородчатых.

Орешки у березы Сукачева, в отличие от листьев, особых форм по сравнению с другими видами не имеют. Предуральская (Печорская тундрово-северотаежная) группа популяций (33) в общем характеризуется наличием вариаций, более соответствующих березе пушистой, чем березе карликовой.

Вариации плодовых чешуй у березы Сукачева по названию совпадают с карликовой березой, но имеют некоторые структурные особенности, сближающие их с березой пушистой. Плодовые чешуи у березы Сукачева массивные и широкие, а основание короткое, боковые лопасти часто отходят почти горизонтально и прямо обрублены или закруглены на концах. Поэтому в Предуралье мелкочешуйчатая вариация почти отсутствует. Здесь обычно преобладают особи с широкорасходящимися боковыми лопастями.

Зауральские Ляпино-Нижнеобские популяции довольно разнообразны по своей структуре и, вероятно, образуют две самостоятельные группы.

В северной лесотундровой группе (35) помимо листьев округло-ромбовидной формы широко представлена вариация с широкояйцевидными листьями, характерными для березы пушистой. Однако размеры листьев данной формы, как и других форм березы Сукачева, сравнительно небольшие. Края листьев часто неравномернозубчатые.

В Ляпинской предгорной группе (36) полиморфизм листьев березы Сукачева исключительно велик. Помимо указанных для Предуралья форм, здесь выделяется округлолистная, свойственная карликовой березе и почти все формы более или менее репрезентативны, но преобладает сердцевиднолистная, отличающаяся от соответствующих форм березы пушистой большей округлостью. Характерной особенностью листьев из популяций Ляпинской группы является мелкая, почти равномерная зубчатость по их краю.

По форме орешков полиморфизм в Ляпинской группе больше, чем в Нижне-Обской группе, в которой, в основном, представлены только две вытянутые формы орешков — эллиптическая и яйцевидная, более свойственные белым березам. В предгорьях орешки представлены вариациями от вытянутой веретеновидной до округлой, а преобладают эллиптическая и широкоэллиптическая.

Значительны различия между двумя зауральскими группами популяций по встречаемости и, частично, составу форм плодовых чешуй. Так, для лесотундры характерна только крупночешуйчатая вариация преимущественно с сильно расходящимися боковыми лопастями, а в предлесотундре встречается мелкочешуйчатая вариация и преобладают особи, у которых чешуи со слабо расходящимися боковыми лопастями.

В отличие от предуральских популяций, в зауральских популяциях распространена вариация с длинной средней лопастью.

Горноуральская группа популяций березы Сукачева имеет некоторые особенности по сравнению с равнинными популяциями. В частности, она отличается значительной протяженностью в меридиональном направлении — от Полярного до Северного Урала, но на северном и южных пределах распространения встречается очень редко в виде отдельных особей, что свидетельствует о дигрессии ее популяций в этих частях ареала. Более или менее крупные группировки березы Сукачева наблюдаются только на Приполярном Урале, что было отмечено еще В. Б. Сочавой (1929а).

По составу и распространенности вариаций листьев и плодовых чешуй горноуральская группа популяций березы Сукачева довольно близка к зауральской группе, но в первой еще встречается крупнолистная округло-широкояйцевидная вариация с крупными притупленными зубцами, поразительно напоминающая по форме листья березы карликовой. Эта вариация имеется также в Предуралье. В Горном Урале отсутствует веретеновидная форма орешков, но значительно распространена вариация с относительно широкими орешками.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФИЛОГЕНИИ БЕРЕЗ

Анализ ископаемых материалов дал ответ на ряд вопросов филогении берез, но фрагментарность, ограниченность, плохая сохранность этих материалов и трудоемкость методов палеоботаники еще не позволяют установить происхождение и филогенетические связи отдельных таксонов. Пока еще не ясны динамика популяционной структуры видов в истори-

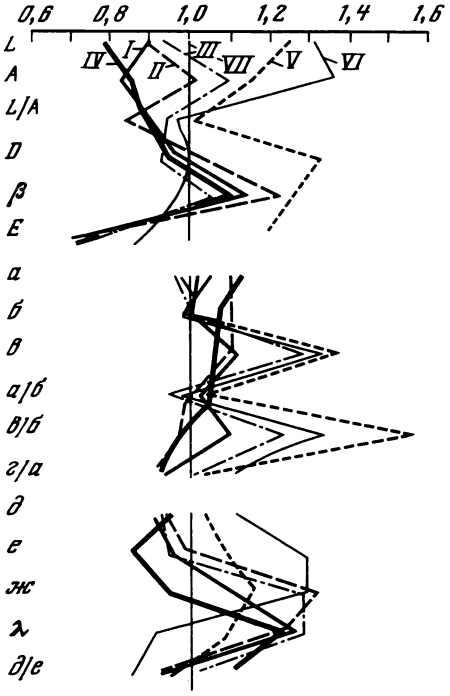


Рис. 18. Сравнение признаков листьев и генеративных органов у B. pubescens и близких к ней, но географически удаленных, таксонов:

I — Б. извилистая из лесотундры Предуралья; II — Б. Кузмищева с Полярного Урала; III — Б. пушистая из лесотундры Зауралья; IV — Б. извилистая из горной тундры Северного Урала; V — Б. Литвинова из субальпийского пояса Кавказа; VI — Б. кривая из низкогорья Южного Урала; VII — Б. пушистая из горной лесотундры Северо-Восточного Алтая

ческом аспекте и другие вопросы, которые в настоящее время остро дискутируются (Орлова, 1978; Васильев, 1980). Дискуссия показывает, что прогресс в решении этих вопросов без соответствующих экспериментальных работ и теоретического обоснования невозможен. Определенную перспективу в этом отношении, по нашему мнению, дают исследования закономерностей внутривидовой изменчивости с помощью комплексного метода морфофизиологических маркеров, позволившие выделить группы стабильных и лабильных признаков.

Среди изученных нами берез наиболее сложна и неясна популяционная структура у березы пушистой, а вопросы происхождения отдельных таксонов (подвидов) этой березы основательно запутаны.

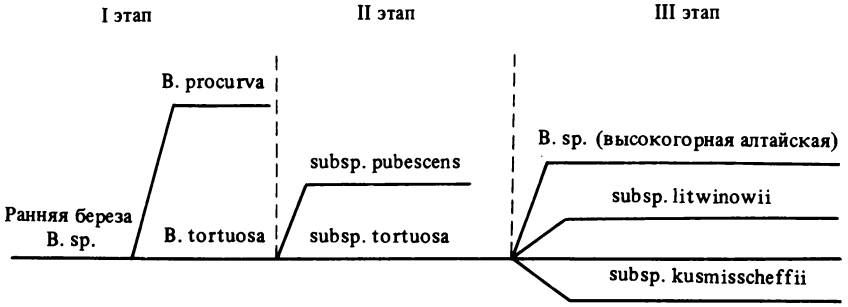
Используя для сравнительного графического анализа березы из высокогорий, в том числе B. litwinowii из субальпийского пояса Кавказа (Dolukhanov, 1978), а также с северного и южного пределов распространения на Урале, видим, что по относительно лабильным, но таксономически важным признакам листьев наибольшее сходство обнаруживают образцы березы извилистой из верхних поясов Уральских гор и высоких широт Предуралья, представляющие две близкие группы популяций (рис. 18, I, IV). По листьям значительное сходство также обнаруживают березы Кузмищева с Полярного Урала (II) и береза пушистая из лесотундры Зауралья (III). Обе эти группы берез (I, IV и II, III) в свою очередь сходны по признакам, характеризующим форму листьев. Две других березы — Литвинова (V) и кривая (VI),— и береза из высокогорий Северо-Восточного Алтая (VII) по признакам листьев представляют совершенно обособленные группы.

По промежуточным в отношении стабильности признакам семянок высокогорная алтайская береза составляет единую группу с северными и высокогорными уральскими березами — извилистой и Кузмищева (VII, I, II, IV), демонстрируя тем самым наличие близких филогенетических связей с последними. Вторая группа включает березу пушистую с севера

Зауралья, березу кривую из низкогорий Южного Урала и березу Литвинова с Кавказа (III, VI, IV).

По стабильным признакам плодовых чешуй степень дифференциации сравниваемых популяций наименьшая. Довольно обособленную группу представляет только популяция березы кривой; все остальные березы составляют одну большую группу, в которой намечается расчленение на две-три подгруппы. Одна из этих подгрупп включает березу извилистую, а наибольшее сходство с алтайской березой обнаруживает береза Литвинова.

Исходя из гипотезы о неравноценности эволюционной продвинутости разных признаков, с учетом данных сравнительного графического анализа и термических тестов, взаимоотношения группы таксонов, связанных с березой пушистой, очевидно, можно представить в виде следующей схемы.



Ранняя береза, вероятно, близкая с ископаемой типа B. bashkirica, еще в плиоцене дала начало двум более или менее самостоятельным группам, из которых одна была близка к современной березе извилистой, а другая к типично горной березе кривой. На следующем этапе, скорее всего в начале плейстоцена, от березы извилистой, очевидно, распространенной в то время весьма широко, обособилась береза пушистая (subsp. pubescens). Судя по широте ареала и характеру полиморфизма последнего подвида, образование его могло быть политопным. На этапе, относящемся к концу плейстоцена — началу голоцена, выделились наиболее молодые подвиды — subsp. litwinowii на Кавказе и subsp. kusmisscheffii в горах на севере Урала. Очевидно, к этому же времени относится начало обособления высокогорной алтайской березы (Betula sp.).

Филогенетические связи березы Кузмищева наименее ясны. По мнению Н. В. Васильева (1980), она, возможно, является викарной северной формой березы Литвинова, так как имеет сходные с последней листья и генеративные органы. Наши данные частично подтверждают этот аргумент. Однако представляется более логичным и обоснованным считать, что береза Кузмищева имеет наибольшее родство с березой извилистой, хотя по признакам семянок, листьев и термическим свойствам семян она очень близка северной группе популяций березы пушистой.

То, что именно береза извилистая, а не береза пушистая является анцестральной, а следовательно и основной формой группы таксонов, приведенных на схеме, впервые отметил Э. Регель (Regel, 1861). Об этом свидетельствует архаичность и примитивность некоторых признаков березы извилистой, их сходство с соответствующими признаками ископаемых

видов, распространенных на Урале в миоцене и относящихся к секциям Albae и Nanae. К числу архаичных признаков явно относятся признаки плодовых чешуй, боковые лопасти которых у березы извилистой довольно прямые и вверхнаправленные, что, по мнению В. Н. Васильева (1969), свидетельствует об их примитивности. Соответствующие элементы широко распространены также у других берез (киргизской, Литвинова и Кузмищева) с южного, северного и верхнего пределов распространения.

На этапах усиленного формообразования, которые скорее всего приходились на межледниковые периоды, береза извилистая была распространена гораздо шире, чем в настоящее время. Об этом можно судить по наличию своеобразного «захождения» популяций березы извилистой в таежную группу популяций по признакам плодовых чешуй, указывающему на тенденцию сокращения ее ареала при одновременном расширении ареала собственно березы пушистой. Данная тенденция показывает, что береза извилистая все более утрачивает свои позиции.

Формально, приведенная схема филогении полиморфного вида свидетельствует о необходимости пересмотра вопросов номенклатуры, но с точки зрения популяционной экологии более важно то, что различные подвиды данного вида обособились в процессе микроэволюции, приспособляясь к новым, меняющимся условиям среды. Как показано выше, характер приспособления полностью соответствует экологическому и географическому градиентам основных природно-климатических факторов. Поэтому происхождение березы извилистой и березы Кузмищева не имеет ничего общего с гибридным (Васильев, 1980).

Имеются ли достаточные основания для того, чтобы повысить таксономический ранг указанных географических рас (подвидов) берез до видового? По-видимому, нет. И дело не только в формальных соображениях, касающихся отсутствия хиатуса или репродуктивного барьера, а скорее всего в том, что у них отсутствует качественно новый тип приспособления, отличный от основного подвида. Об этом, например, свидетельствует отсутствие специальных приспособлений, аналогичных карликовой березе, для плодоношения у северных и высокогорных популяций белых берез.

У березы бородавчатой — вида филогенетически более молодого, чем береза пушистая,— степень дифференциации групп популяций в ранге подвидов в пределах изученного региона меньше. Только группа популяций березы Крылова достаточно обособлена от остальных по морфофизиологическим показателям, но она не может рассматриваться в качестве подвида, поскольку не имеет ареала, не перекрывающегося с основным подвидом, филогенетическая связь ее с березами бородавчатой и пушистой очевидна, учитывая промежуточный (гибридный) характер многих морфологических признаков и специфику термических тестов семян.

У березы карликовой дифференциация на уровне подвидов выражена также слабо. Очевидно, уже в голоцене обособилась группа арктических и высокогорных популяций, которая по комплексу показателей представляет подвид (B. nana subsp. tundrarum (Perf.)).

Среди изученных видов особое положение занимает береза Сукачева, которая обнаруживает филогенетические связи с видами разных секций — березой пушистой (извилистой) и березой карликовой. Это, скорее всего, является следствием ее гибридного происхождения, причем процесс гибридизации, по-видимому, имеет место и в настоящее время, так как в противном случае эта береза давно бы исчезла из-за слабой половой репродукции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение закономерностей внутривидовой изменчивости и формирования популяционной структуры у видов берез, относящихся к разным секциям, с помощью комплексного метода морфофизиологических маркеров позволяет сформулировать гипотезу, раскрывающую сущность популяций древесных растений, основные факторы, определяющие их структуру у видов разных систематических групп и пути их приспособления к меняющимся условиям среды, в том числе экстремальным. Суть гипотезы и ее практические следствия заключаются в следующем.

В связи с неподвижным образом жизни, долговечностью, способностью семян и пыльцы переноситься на сравнительно большие расстояния и другими биологическими свойствами популяционная структура у видов древесных растений формируется, как известно, на хорологической, естественно-исторической основе. У берез при этом существенную роль играют некоторые специфические особенности, связанные с их полиплоидией, разнообразием биоморф и сложностью взаимоотношений.

Наличие своеобразных, определенным образом скоррелированных форм, типов и категорий изменчивости указывает на сложность популяционной структуры видов. Она, как правило, представлена элементами разного ранга, упорядоченными в виде иерархического ряда, более или менее точно отражающего природно-климатическую (ландшафтную) ситуацию ареала в соответствии с идеей о тесной связи и взаимообусловленности двух систем интеграции — популяционно-видовой и биогеоценотической.

Низшими по рангу «элементарными» хорологическими единицами структуры вида являются микро- или ценопопуляции, которые приурочены к определенным экотопам и фитоценозам и обнаруживают адаптации типа модификационных изменений главным образом по признакам, относящимся к группе лабильных. Широта спектра ценопопуляций в зонах оптимального роста больше у тетраплоидных, чем у диплоидных видов. Ценопопуляции — короткоживущие и в этом смысле нестабильные структуры, что связано с периодическими лесовосстановительными сменами и другими динамическими или катастрофическими процессами, происходящими в лесных сообществах. Самовоспроизведение ценопопуляций, особенно в экстремальных условиях, не всегда обеспечено.

Следующая, более высокая по рангу, единица — популяция, точнее местная популяция,— принципиально иное, чем ценопопуляция, образование. Это — функционально и территориально единая, относительно стабильная в пространственно-временном аспекте совокупность ценопопуляций с общим специфичным генофондом, занимающая центральное положение в структуре вида. Объем и границы популяций определяются комплексом естественно-исторических факторов и эколого-биологических свойств видов. У видов

эвритопных в зонах сплошного ареала на равнине границы популяций, как правило, выражены нечетко. В условиях высокогорий на вертикальном профиле, они, напротив, хорошо различимы. Максимальный объем популяций характерен для видов «агрессивных», филогенетически молодых, образующих, как например береза бородавчатая, преимущественно короткопроизводные или длительно-производные, а не коренные типы леса. Минимальным объемом отличаются стенотопные виды с узкой экологической нишей. Объем популяций уменьшается по мере приближения к северному, южному и верхнему пределам распространения. Приспособление на уровне популяции сопровождается трансформацией жизненно важных свойств и признаков, например особенностей репродукции, определяющих экологическую стратегию, что в конечном итоге придает специфичность генофонду каждой популяции. Для популяций характерен полиморфизм — наличие многочисленных вариаций (форм и разновидностей). Как правило, одни и те же вариации распространены в нескольких популяциях, т. е. являются безареальными. Состав и частота вариаций служат объективным показателем принадлежности местных популяций к той или иной группе популяций.

Группа популяций — элемент высшего ранга во внутривидовой иерархии. Она включает близкие по феноструктуре и типу приспособления местные популяции и, представляя конкретную форму существования вида, в то же время не является структурой функционально единой, поскольку связи между отдельными популяциями в ее пределах ослаблены. Поэтому в принципе случайная утрата какой-либо популяции не должна критически отразиться на специфике генофонда и устойчивости всей группы. Примечательно, что у части групп популяций эквивалентных подвидам, например берез извилистой и Кузмищева, обнаруживаются такие приспособления (способность к вегетативному размножению, большой вес и низкая «летучесть» плодов, своеобразие покоя и термических свойств прорастающих семян и т. д.), для которых характерны отдельные черты, присущие видовой специализации. Группа популяций крупная единица, занимающая, как правило, территорию природного района, включающего несколько провинций.

В трех широтных рядах в пределах Большого Урала в соответствии с природно-климатической обстановкой его отдельных частей (Предуралье, Горный Урал и Зауралье) и эколого-биологическими особенностями разных видов выделяется следующее число групп популяций: у березы пушистой — 12, в том числе одна из низкогорий Южного Урала с явными признаками березы кривой; березы бородавчатой — 12; березы карликовой — 7 и березы Сукачева — 4. Общее число групп популяций у двух видов белых берез в пределах всего ареала с учетом наличия 3—5 групп популяций в широтном ряду теоретически должно быть в 3,0—3,5 раза больше, чем в пределах Уральского региона, т. е. около 35—50 групп популяций у каждого вида.

Все основные свойства популяций находят отражение в закономерностях внутривидовой изменчивости. Так, наблюдаемая в разных частях ареала вида выровненность уровня внутрипопуляционной изменчивости признаков свидетельствует о стабильности популяций. Снижение доли дисперсии, вносимой отдельными формами изменчивости (эндогенная, индивидуальная, экологическая и географическая) по мере укрупнения масштаба элементов структуры вида (особь, ценопопуляция, местная популяция и группа популяций), которые они представляют, свидетельствует о существовании соподчиненности единиц разного ранга и о несоответствии функций выполняемых ими.

Наличие зон стабилизации и трансформации признаков объективно указывает на существование дискретных хорологических единиц вида, имеющих более или менее четко выраженные границы.

В плане дифференциации популяций роль различных признаков неравноценна, поскольку по степени своей приспособительной значимости они подразделяются на несколько так называемых функциональных групп, которые располагаются в следующем восходящем ряду: плодовые чешуи, семянки, листья, кора, биологические свойства семян и габитуальные признаки — относительно стабильные в начале ряда и лабильные в конце его. Принципиальное отличие лабильных и стабильных признаков заключается в том, что первые изменяются в экологическом или географическом ряду клинально или прерывисто, но синхронно природному градиенту, а их межпопуляционная изменчивость выше индивидуальной. Напротив, у стабильных признаков соответствующая корреляция отсутствует, а межпопуляционная изменчивость ниже индивидуальной. К числу стабильных прежде всего относятся «видо- и формоспецифичные» признаки, имеющие значение как фены или генетические маркеры при идентификации популяционной структуры видов. Ряд ограничений в этом отношении возникает ввиду наличия эндогенной и, в большей степени, временнóй изменчивости.

В связи с тем, что стабильные признаки носят определенные черты архаичности, и естественно, отражают популяционную структуру видов, имевшую место в прошлом, они могут быть использованы при реконструкции популяционных или видовых ареалов и установлении филогенетических связей таксонов. Поэтому при определении популяционной структуры относительно молодых видов целесообразно в первую очередь ориентироваться на признаки-маркеры, не относящиеся к собственно группе стабильных, например на таксономически важные признаки листьев и семянок.

Структура популяций и видов усложняется по мере усиления естественной гибридизации и спорадически встречающихся мутаций, всякого рода аномалий, триплоидов и уклонений, имеющих патогенную природу, выходящих за норму «обычного» полиморфизма. По ряду тестов можно предположить, что среди разнообразных источников дополнительной изменчивости наиболее велика роль гибридизации, однако ее достоверная идентификация затруднительна. Мутации легко различимы и представляют интерес для исследований, охраны в качестве уникальных объектов и, вероятно, генетического мониторинга популяций в связи с состоянием окружающей среды.

Естественная гибридизация симпатрических видов белых берез, судя по наличию популяций «промежуточного» типа березы Крылова, скорее всего распространена локально, например, в некоторых, преимущественно южных районах Западной Сибири и, частично в среднетаежной подзоне Предуралья. Вместе с тем, она обычна в высоких широтах и верхних поясах гор, где контактируют виды секций Albae и Nanae. Отсутствие гибридизации между видами данных секций в других частях ареала означает, что для ее осуществления необходимо, чтобы условия существования одного из видов были экстремальными, препятствующими его половой репродукции, а другого вида — оптимальными. В таком случае гибридизация представляется своеобразным приспособлением, обеспечивающим выживание древовидных форм в экстремальных условиях.

Приспособление популяций к меняющимся условиям среды осуществляется на разных качественно отличающихся уровнях — от адаптаций

в форме модификаций на уровне ценопопуляций и до начала видовой специализации на уровне групп популяций (подвидов), становясь все более глубоким, затрагивающим жизненно важные свойства и структуры на видовом уровне. Отсутствие специализированных приспособлений, например к цветению и перекрестному опылению, в экстремальных условиях (на верхнем и северном пределах распространения) у популяций белых берез является существенным препятствием для успешного самовоспроизведения их в связи с низким качеством семян. Поэтому, в отличие от карликовых берез, популяции белых берез в экстремальных условиях нестабильны, имеют низкую плотность и неспособны к экспансии.

Гипотеза о качественном отличии приспособлений на внутривидовом и видовом уровнях, а также положение о наличии лабильных и стабильных признаков представляют важную предпосылку для обоснования дополнительных критериев при решении сложных вопросов таксономии и систематики. Данные критерии, в частности, позволяют сделать заключение о неправомерности выделения некоторых географических рас березы пушистой, например берез Кузмищева, Литвинова и извилистой, в качестве самостоятельных видов, поскольку у этих так называемых дериватов березы пушистой не обнаруживаются принципиально отличные от нее, качественно новые приспособления к меняющимся условиям среды, в том числе экстремальным.

Судя по наличию близких вариаций у географически удаленных рас, видообразование в роде Betula в принципе может быть политопным (Сочава, 1929б).

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е. Морфолого-географический метод в систематике растений и его индуктивная основа // Тез. докл. VI делегатск. съезда Всес. ботан. об-ва. Л.: Наука, 1978. С. 296—297.

Алисов Б. П. Климатические области и районы СССР. М.: ОГИЗ; Географгиз, 1947. 211 с.

Багаев С. Н. Селекция узорчатой и капокорешковой березы в условиях Костромской области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Свердловск. 1965. 21 с.

Баранов В. И. Заметки о березах из лесостепи Западной Сибири // Изв. Зап.-Сиб. отд. РГО. Омск, 1924—1925. Т. 6, вып. 1. С. 47—55.

Барашкова Е. П., Гаевский В. Л., Дьяченко Л. Н. и др. Радиационный режим территории СССР. Л.: Гидрометеоиздат. 1961. 528 с.

Батманов В. А. Календарь природы Свердловска и его окрестностей. Свердловск: Кн. изд-во, 1952. 92 с.

Берг Л. С. Основы климатологии. Л.: Гос. учеб.-пед. изд-во. 1938. 455 с.

Берг Л. С. Труды по теории эволюции (1922—1930). Л.: Наука, 1977. 387 с.

Берг Р. Л. Экологическая интерпретация коррелляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. Биология. 1959. № 9. С. 142—152.

Березин Э. Л. Видовой состав популяций ели в лесах Тянь-Шаня и Джунгарского Ала-Тау // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 4. С. 491—498.

Бобров Е. Г. Об особенности флоры эрратической области: (Один из путей формообразования) // Сов. ботаника. 1944. № 2. С. 3—20.

Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 3. С. 313—327.

Бобров Е. Г. Об интрогрессивной гибридизации и ее значении в эволюции растений // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 8. С. 1065—1070.

Богатырев К. П., Ногина Н. А. Почвы горного Урала // О почвах Урала, Западной и Центральной Сибири. М.: Изд-во АН СССР. 1962. С. 5—48.

Богданов П. Л., Стуков В. И. Партенокарпия и апомиксис у берез // Апомиксис и селекция. М.: Наука, 1970. С. 242—246.

Большаков В. Н. О соотношении клинальной изменчивости и структуры вида // Зоол. журн. 1968. Т. 57, вып. 6. С. 807—815.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избр. произв.: В 2 т. 1967. Т. 1. С. 7—61.

Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 26, вып. 3. С. 109—134.

Васильев В. Н. Березы Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных. УФАН СССР. 1969. Вып. 69. С. 59—140.

Васильев В. Н. Критические заметки о Betula tortuosa // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 6. С. 848—855.

Васильев И. В. К систематике и географии берез // Ботанические материалы Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л. 1961. Т. 21. С. 93—103.

Вересин М. М. Значение и использование лесотипологических форм древесных пород в лесной селекции // Науч. зап. ВЛТИ. 1960. Т. 18. С. 5—20.

Вилли К., Детье В. Биология: Биол. процессы и законы //Пер. с англ. Н. М. Баевской и др. М. Мир, 1975. 822 с.

Гаркун В. И. Изучение урожайности и качества семян березовых древостоев Брянского учебно-опытного лесхоза в 1935—1939 гг. // Тр. Брян. лесн. ин-та. 1940. С. 283—309.

Гельтман В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии // Минск: Наука и техника. 1982. 326 с.

Геодакян В. А. Количество пыльцы как регулятор эволюционной пластичности перекрестноопыляющихся растений // Тез. докл. XIV МГК. М., 1978. Ч. 2. С. 49.

Глотов Н. В. Популяция как естественноисторическая структура // Генетика и эволюция природных популяций

растений. Махачкала: Даг. фил. АН СССР, 1975. Вып. 1. С. 17—25.

Глотов Н. В., Семериков Л. Ф., Верещагин А. В. Естественноисторическое и популяционное исследование скального дуба (Quercus petraea Liebl). на Северо-Западном Кавказе // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36, № 4. С. 537—554.

Глуздаков С. И. К вопросу о влиянии вечной мерзлоты на состав и распределение растительности в Восточном Саяне // Вестн. МГУ. Сер. биологии, почвоведения, геологии, географии. 1957. № 4 С. 233—238.

Говоруха Г. И. Закономерности внутривидовой изменчивости термостойкости Betula verrucosa Ehrh. и Betula pubescens Ehrh. на Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1971. 28 с.

Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловск: Кн. изд-во, 1937. 536 с.

Говорухин В. С. Высотная поясность растительности Урала // Вопросы физической географии Урала. М., 1960. С. 11—32.

Городков Б. Н. Есть ли родство между растительностью степей и тундр? // Сов. ботаника. 1939. № 6/7. С. 41—66.

Горчаковский П. Л. Таежные и лесостепные березняки Приобья // Тр. по лес. хоз-ву. Свердловск, 1949. Вып. 1. С. 62—100.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 283 с.

Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация климатических условий на верхнем пределе леса // Экология. 1973. № 1. С. 50—65.

Гроздова Н. Б. Формовое разнообразие березы бородавчатой и пушистой в центральной полосе Европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1961. 23 с.

Гуман В. В. Исследование плодоношения березовых насаждений Капшинской дачи Паше-Капецкого учеб.-опыт. лесничества // Зап. Лесн. опыт. ст. Ленингр. с.-х. ин-та. Л., 1928. Вып. 3. С. 1—99.

Данченко А. М. Внутривидовая изменчивость берез бородавчатой и пушистой в Северном Казахстане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1972. 24 с.

Данченко А. М., Бударгин В. А. О природе чернокорых особей березы повислой // Лесоведение. 1976. № 4. С. 88—91.

Данченко А. М., Маркварт В. Р., Шульга Л. В. Влияние географического происхождения семян берез бородавчатой и пушистой на их всхожесть при различных температурных режимах // Экология. 1977. № 1. С. 94—97.

Денисов А. К., Денисов С. А., Кудряшев Е. К. Анемохория берез пушистой и бородавчатой // Изв. вузов: Лесн. журн. 1973. № 3. С. 6—9.

Денисов С. А. Образование придаточных корней березами бородавчатой и пушистой // Экология. 1978. № 6. С. 81—82.

Денисова Л. В. К морфогенезу извилистой березы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63, вып. 5. С. 71—76.

Дибиров М. Д. Структура изменчивости некоторых морфологических признаков березы Радде (Betula raddeana Trautv.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 22 с.

Добринов И., Бончев Н., Минчева Д. Полиморфизмът на березата (Betula verrucosa Ehrh.) у нас ноговото практическо использване // Горско стопанство, 1971. Вып. 27. С. 27—32. На болг. яз.

Доппельмайр Г. К экологии пушистой березы (Betula pubescens Ehrh.) // Лесн. журн. 1909. Вып. 6. С. 724—731.

Дубинин Н. П. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции // Журн. эксперим. биол. 1931. Т. 7. № 5/6. С. 463—479.

Дылис Н. В. Редколесные березняки и безлесные ерниковые заросли Печорской тайги как отголоски ландшафта ледникового времени // Ботан. журн. 1939. Т. 24, № 4. С. 314—338.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.

Заверуха Б. В. Береза темная с Кременецких гор // Природа. 1960. № 2. С. 106—107.

Иванова Е. Н. Некоторые закономерности строения почвенного покрова в тундре и лесотундре побережья Обской губы // О почвах Урала, Западной и Центральной Сибири. М.: Изд-во АН СССР. 1962. С. 49—116.

Иванова Н. А., Крашенинников И. М. К истории развития растительных ландшафтов Западной Сибири // Землеведение. 1934. Т. 36, вып. 1. С. 1—38.

Игнатенко И. В., Друзин А. В. Зональное положение и общие закономерности распространения почв // Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1970. Ч. 1. С. 17—24.

Игошина К. Н. Опыт ботанико-географического районирования Урала на основе зональных флористических

групп // Ботан. журн. 1961, Т. 46, № 2. С. 183—200.

Ирошников А. И., Мамаев А. С., Правдин Л. Ф., Щербакова М. А. Методы изучения внутривидовой изменчивости древесных пород. М.: ЦНИИЛГиС, 1973. 132 с.

Ильюшенко А. Ф. Изменение листовой поверхности березовых древостоев в зависимости от возраста // Лесоведение. 1968. № 6. С. 65—67.

Кайгородова М. С. Экология цветения и опыления Betula nana L. на Полярном Урале // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 10. С. 1466—1470.

Каледа В. М. Жизнеспособность и размеры пыльцы березы повислой в условиях Западной Сибири // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1979. № 15/3. С. 75—78.

Козубов Г. М. Биология плодоношения хвойных на севере. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние. 1974. 134 с.

Козьмин А. В. О биологии каповой березы / Лесн. хоз-во. 1962. № 4. С. 24—27.

Козьмин А. В. Обоеполые соцветия у Betula pendula Roth в естественных условиях // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1248—1256.

Колесников Б. П. Леса Свердловской области // Леса СССР. М.: Наука, 1969. Т. 4. С. 64—124.

Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области: Практ. руководство. Свердловск: УНЦ АН СССР. Ин-т экологии растений и животных. 1973. 176 с.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений: Страница из истории биологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 246 с.

Конина Л. В. Динамика содержания липидов и их жирнокислотного состава в почках основных видов березы Европейского Севера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1978. 23 с.

Коржинский С. И. Флора Востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношениях // Изв. Том. ун-та. 1892. Т. 1. 227 с.

Коровин В. В. Образование капов у березы пушистой как форма экологической адаптации // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975. С. 170—173.

Коропачинский И. Ю. Об интрогрессивной гибридизации между Betula pendula Roth и B. microphylla Bge. в Тувинской АССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1966. Вып. 2. С. 95—100.

Коропачинский И. Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1975. 290 с.

Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. 3. М.; Л.: Наука, 1964. С. 63—131.

Корчагина И. А. О природе цветка березовых // Тр. МОИП. Отд. биол. 1974. Вып. 51. С. 50—74.

Крашенинников И. М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Сов. ботаника. 1939. № 6/7. С. 67—99.

Кренке Н. П. Феногенетическая изменчивость. М.: Биол. ин-т им. Тимирязева. 1933—1935. Т. 1. 755 с.

Крокер В., Бартон Л. Физиология семян / Пер. с англ. Н. В. Цингер; Под ред. и с предисл. А. В. Попцова. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1955. 299 с.

Крупенников И. А. Эколого-биохимические особенности киргизской березы как результат ее приспособленности к высокому содержанию солей в почве // Докл. АН СССР. 1945. Т. 47, № 1. С. 69—70.

Крылов Г. В. О новом виде березы из Томской области // Ботан. журн. 1954. Т. 39, № 2. С. 250—255.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири: История изучения, типы лесов, районирование, пути использования и улучшения. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 255 с.

Крючков В. В. О факторах, определяющих верхний предел березы и ели в Хибинских горах // Вестн. МГУ. Сер. биологии, почвоведения, геологии, географии. 1957. № 3. С. 215—224.

Куваев В. В. К флоре Приполярного Урала и сопредельных низменностей // Тр. Ин-та экологии растений и животных. УФАН СССР. 1969. Вып. 69. С. 158—200.

Кувшинова И. В. Климат // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 82—117.

Кулагин Ю. З. Эколого-физиологический анализ засухоустойчивости березы различных типов леса Южного Урала // Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 458—461.

Кулагин Ю. З. О видоспецифичности экологического ареала лесных деревьев // Экология. 1979. № 3. С. 23—28.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР. 1960. 450 с.

Курдиани С. З. Из биологии плодоношения лесных пород: О партенокарпии и партеноспермии // Сел. хоз-во

и лесоводство. 1914. Т. 224, № 1. С. 23—26.

Ланге В. Я. Биометрические исследования некоторых таксономических признаков березы пушистой, произрастающей в Латвийской ССР и в южной части Центральной Сибири // Тр. Латв. с.-х. акад. 1967. Вып. 18. С. 255—264.

Лащинский Н. И. Об интересном экземпляре березы // Тр. Центр. Сиб. ботан. сада. 1964. Вып. 7. С. 193—196.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции / Пер. с англ. В. Г. Митрофанова; Под ред. проф. А. В. Яблокова. М.: Мир, 1978. 351 с. Леса СССР. М.: Наука. 1966. Т. 1; 1969. Т. 4.

Лукьянец В. Б. Внутривидовая изменчивость дуба черешчатого в центральной лесостепи. Воронеж: Изд. Воронежск. ун-та, 1979. 215 с.

Любавская А. Я. Влияние самоопыления и перекрестного опыления на посевные качества семян березы // Лес и степь. 1952. № 7. С. 27—34.

Любавская А. Я. Особенности селекции и семеноводства карельской березы // Лесн. хоз-во. 1956. № 12. С. 35—42.

Магомедмирзаев М. М. Структура популяций на контакте ареалов близких видов и проблема интрогрессивной гибридизации растений: Сообщение 1. // Фенетика и генетика популяций. Махачкала: Даг. фил. АН СССР, 1978. С. 34—48.

Майр Э. Популяция, виды и эволюция / Пер. с англ. М. В. Мины; Под ред. и с предисл. В. Г. Гантнера. М.: Мир, 1974. 460 с.

Мамаев С. А. Закономерности внутривидовой изменчивости семейства Pinaceae на Урале: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1970а. 54 с.

Мамаев С. А. Уровни изменчивости анатомоморфологических признаков сосны и их колебания в различных природно-климатических зонах // Зап. Свердл. отд. ВБО. 1970б. Вып. 5. С. 59—67.

Мамаев С. А. Некоторые вопросы формирования популяционной структуры вида древесных растений // Экология. 1970в. № 1. С. 39—49.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений: (На примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 283 с.

Мамаев С. А., Махнев А. К. Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью комплексного метода морфофизиологических маркеров // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 140—150.

Маргайлик Г. И. Морфолого-физиологические особенности листьев березы бородавчатой в разных условиях местообитания // Ботаника: Исследования. Минск, 1964. Вып. 6. С. 250—252.

Маркварт В. Р. Эколого-биологическая характеристика березы бородавчатой и березы пушистой в Северном и Центральном Казахстане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1978. 22 с.

Махнев А. К. Формы березы в лесах Припышминского Зауралья и их таксационно-морфологическая характеристика // Тр. Ин-та экологии растений и животных. УНЦ АН СССР. 1965а. Вып. 47. С. 41—50.

Махнев А. К. Капокорешковая береза в Припышминских борах лесостепного Зауралья // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук, 1965б. Вып. 2, № 8. С. 72—75.

Махнев А. К. О взаимоотношении березы бородавчатой и пушистой и производительности их отдельных форм в связи с фенологическими особенностями // Изв. вузов: Лесн. журн. 1965в. № 3. С. 29—33.

Махнев А. К. Индивидуальная изменчивость березы Припышминских боров Зауралья: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Свердловск, 1965 г. 27 с.

Махнев А. К. О внутрипопуляционной и географической изменчивости и морфогенезе листьев Betula verrucosa Ehrh. и Betula pubescens Ehrh. на Среднем Урале // Тр. Ин-та экологии растений и животных. УНЦ АН СССР. 1969. Вып. 64. С. 39—67.

Махнев А. К. Закономерности географической изменчивости вегетативных органов березы // Там же. 1970. Вып. 75. С. 36—60.

Махнев А. К. Изменчивость генеративных органов березы в связи с эколого-географическими и генетическими факторами // Там же. 1971. Вып. 82. С. 30—79.

Махнев А. К. Закономерности изменчивости и особенности внутривидовой структуры у берез секции Albae на Урале в связи с широтной зональностью // Там же. 1975а. Вып. 95. С. 15—91.

Махнев А. К. Влияние происхождения пыльцы на качество семян в опытах по гибридизации берез // Там же. 1975б. Вып. 95. С. 106—113.

Махнев А. К. Внутривидовая изменчивость уральских берез по биологическим свойствам семян // Там же. 1978. Вып. 116. С. 11—62.

Махнев А. К. Внутривидовая изменчивость и структура популяций берез секции Nanae на Урале и Алтае // Исследование форм внутривидовой изменчиво-

сти растений. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. С. 3—24.

Махнев А. К., Коробченко О. В. Аномалии в строении репродуктивных органов Betula tortuosa в высокогорьях Приполярного Урала.— Ботан. журн. 1976. Т. 61. № 8. С. 1160—1166.

Махнев А. К., Мамаев С. А. Внутривидовая изменчивость и структура популяций березы в горах Южного Урала в связи с высотной поясностью // Экология. 1972. № 1. С. 24—36.

Махнев А. К., Мамаев С. А. Итоги исследований по проблемам создания защитных и декоративных насаждений в условиях медеплавильных заводов на Урале // Тр. Ин-та экологии растений и животных. УНЦ АН СССР. 1979. С. 3—47.

Махнев А. К., Махнева О. В. О закономерностях внутривидовой изменчивости березы по биологическим свойствам семян в горах Северного Урала // Экология. 1979. № 2. С. 22—32.

Махнев А. К., Пугачев П. Г. Популяционная изменчивость, структура и взаимосвязи березы киргизской с другими березами Тургайской впадины // Экология. 1974. № 6. С. 41—48.

Махнев А. К., Рождественский Ю. Ф. О внутривидовой изменчивости и систематике видов Betula Ляпинского Урала // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 8. С. 1107—1117.

Мегалинский П. Н. О некоторых лесоводственных свойствах берез в связи с характером коры // Тр. ЛТА. 1950. Вып. 68. С. 39—48.

Мейер А. К. Ботанический подробный словарь или травник. М., 1781—1783. Ч. 1—2. 650 с.

Молотков П. И., Патлай И. П., Давыдова Н. И. и др. Селекция лесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 224 с.

Морозов Г. П. Биологические особенности древесных пород с генетико-эволюционной точки зрения // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 27—44.

Мюнтцинг А. Генетика: Общая и прикладная / Пер. с англ.; Под ред. и с предисл. проф. В. Н. Столетова. М.: Мир, 1967. 610 с.

Навашин С. Г. Причины невсхожести семян березы и ольхи // Избр. тр. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1. С. 114—118.

Некрасов В. И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М.: Наука, 1973. 279 с.

Некрасов В. И., Вартазарова Л. С., Бородина Н. А. Появление обоеполого соцветия у березы японской в условиях интродукции // Ботан. журн. 1963. Т. 48, № 3. С. 436—440.

Некрасова Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск: СО АН СССР, 1960. 131 с.

Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф. Особенность анатомического строения листа некоторых видов рода Betula L. // Докл. АН БССР. 1979. Т. 23, № 8. С. 68—69.

Овчаров К. Е., Кизилова Е. Г. Разнокачественность и продуктивность растений. М.: Колос, 1966. 160 с.

Орлова В. В. Климат СССР: Западная Сибирь. Л.: Гидрометеоиздат, 1964. Вып. 4. 360 с.

Орлова Н. И. О статуте двух видов берез // Вестн. ЛГУ: Биология. 1978. Вып. 1, № 3. С. 56—62.

Паллас П. С. Описание растений Российского государства с их изображениями. СПб., 1786. Ч. I. С. 152—162.

Перфильев И. А. Betulaceae одного из торфяников окрестностей Вологды // Журн. рус. ботан. о-ва. 1929. Т. 14, № 4. С. 369—415.

Петров С. А. Исследование внутрипопуляционной изменчивости признаков древесных растений в связи с вопросами лесной селекции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1975. 54 с.

Пичугина Н. П. Изменчивость генеративных органов первого поколения некоторых межвидовых гибридов берез: Исследования Березинского заповедника. Минск, 1972. Вып. 2. С. 64—70.

Плотников В. В., Семериков Л. Ф. Популяционно-экологические аспекты тератологии древесных растений // Докл. АН СССР. 1976. Т. 227, № 2. С. 472—474.

Погодина Г. С., Розов Н. Н. Почвы // Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. С. 167—210.

Подгорный Ю. К. Закономерность движения генетической информации высших растений в горных условиях // Генетика и селекция растений: Тез. докл. III съезда ВОГИЗ. Л., 1977. Вып. 1—2. С. 408—409.

Позолотина В. Н. Индивидуальная изменчивость радиочувствительности семян двух видов березы // Экология. 1980. № 4. С. 52—56.

Полозова Т. Г. Семенное возобновление Betula nana L. в лесотундре Большеземельской тундры // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 9. С. 1370—1375.

Попов В. К. Запас лиственной массы в культурах березы бородавчатой и связь ее с приростом древесины // Тр.

ВЛТИ. Воронеж, 1969. Т. 32, вып. 3. С. 75—80.

Попов М. Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе // Тр. по прикл. ботанике, генетике, и селекции. 1927. Т. 17. Вып. 8. С. 221—290.

Попов М. Г. Эндемизм во флоре побережья Байкала и его происхождение // Сб. работ, посвящ. акад. В. Н. Сукачеву, к 75-летию со дня рождения. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 442—462.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная: Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 191 с.

Правдин Л. Ф. Внутривидовая систематика и ее значение для селекции // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 1. С. 73—76.

Правдин Л. Ф. Значение генетики в развитии учения о лесе // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 7—27.

Пугачев П. Г. Новые данные о флоре Кустанайской и Тургайской областей // Ботан. журн. 1972. Т. 57. № 5. С. 508—512.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, № 1. С. 141—149.

Райт Д. Введение в лесную генетику / Пер. с англ. А. Ю. Клячко, Л. Я. Полозовой, Л. П. Воеводиной. М.: Лесн. пром-сть. 1978. 470 с.

Регель Э. Русская дендрология. 2-е изд., перераб. и доп. СПб., 1899. Вып. 2. С. 74—88.

Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Выш. шк. 1974. 446 с.

Ромедер Э., Шенбах Г. Генетика и селекция лесных пород. / Пер. с нем. С. М. Зепалова, Х. Я. Бронзовой; Под ред. и с предисл. акад. А. С. Яблокова. М.: Сельхозгиз, 1962. 268 с.

Русанович И. И. Внутривидовая изменчивость и систематика белых берез Европейской части СССР в связи с интродукцией: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 22 с.

Серебровский А. С. Генетический анализ. М.: Наука, 1970. 341 с.

Серебряков И. Н. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк. 1962. 378 с.

Синнот Э. Морфогенез растений. / Пер. с англ. Г. Л. Клячко-Гуревич и Н. Л. Клячко; Под ред. и с предисл. проф. И. Г. Серебрякова. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. 603 с.

Синская Е. Н. Динамика вида. М.; Л.: ОГИЗ; Сельхозгиз, 1948. 526 с.

Синская Е. Н. Современное состояние вопроса о популяциях высших растений // Тр. ВИР. Л., 1961. Вып. 1: Проблема популяций у высших растений. С. 3—53.

Скворцов А. К. Внутривидовые единицы в ботанической систематике // Тр. Ин-та экологии растений и животных. УНЦ АН СССР. 1974. Вып. 90. С. 46—50.

Смирнов В. С. Изменчивость биологических явлений и коэффициент вариации // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32, № 2. С. 152—162.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.

Снедекор Дж. У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. / Пер. с англ. В. Н. Перегудова. М.: Сельхозгиз, 1961. 503 с.

Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск: Кар.госиздат, 1950. 116 с.

Сочава В. Б. О новой березе // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М., 1929а. С. 389—394.

Сочава В. Б. О происхождении ареала некоторых растений уральской флоры // Журн. Рус. ботан. о-ва, 1929б. Т. 14, № 5. С. 279—296.

Сукачев В. Н. О Betula pubescens Ehrh. и близких к ней видах Сибири // Изв. Акад. наук. 1914. Сер. 6. № 3. С. 219—236.

Тараканов К. Н. Экологические этапы развития и типы приспособления некоторых видов растений // Тр. Лаб. эволюц. экологии растений. М.; Л., 1950. Т. 2. Растение и среда. С. 48—57.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 215 с.

Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. Биология. 1959. № 9. С. 137—141.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.

Толстопятенко А. И. Обоеполые соцветия у видов Betula // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 12. С. 1834—1844.

Тольский А. П. Лесное семеноведение. М.: Новая деревня, 1923. 96 с.

Ушаков В. П. О лабильных и стабильных признаках вида // Вестн. ЛГУ. Биология, 1957. Вып. 4. № 21. С. 153—154.

Федоров Ал. А. Аномалии в строении соцветий Alnus Kamtschatica (Call.)

Ком. и их возможное толкование // Сов. ботаника. 1947. Т. 15, № 2. С. 61—74.

Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. 5-е изд. М.: Наука, 1978. 240 с.

Фирсова В. П. Особенности почвообразования в северо-таежной подзоне Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных. УФАН СССР. 1970. Вып. 76. С. 3—17.

Фролова Г. Д. Вопросы биологии цветения некоторых берез // Ботан. журн. 1956. Т. 41, № 6. С. 885—889.

Фролова Г. Д. Аномалия в строении соцветий Betula rezniczenkoana (Litw.) Schischk.// Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 9. С. 1311—1314.

Хохрин А. В. Внутривидовая диссимметрическая изменчивость древесных растений в связи с их экологией: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1977. 47 с.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Экологические аспекты древовидных жизненных форм // Тез. докл. VI делегатск. съезда Всес. ботан. об-ва. Л.: Наука, 1978. С. 133—134.

Цветаев А. А. Климатические особенности горного района Иремель // Вопросы физической географии Урала. М.: Изд. МОИП, 1960. С. 101—112.

Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 285 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние 1981. 509 с.

Четвериков С. К. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1926. Т. 2, № 1. С. 3—54.

Чикишев А. Г. Природное районирование. Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. С. 305—349.

Чубанов К. Д. О формах березы бородавчатой и пушистой в Березинском госзаповеднике // Ботаника: Исследования. 1968. Вып. 10. С. 107—120.

Шварц С. С. Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 10. С. 1456—1469.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука: 1980. 277 с.

Шемберг М. А. Систематика, география и изменчивость каменной березы (Betula ermanii Cham.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1981. 21 с.

Шкляев А. С., Балков В. А. Климат Пермской области. Пермь: Кн. изд-во, 1963. 191 с.

Юркевич И. Д., Гельтман В. С. О березовых лесах Полесья // Сборник научных работ по лесному хозяйству. Ин-т леса АН БССР. Минск, 1956. Вып. 7. С. 55—79.

Юркевич И. Д., Гельтман В. С. Сезонное развитие березы бородавчатой и березы пушистой в лесах БССР // Географический сборник. 1963. Вып. 16. С. 41—79.

Юшков П. И. Радиочувствительность семян у деревьев березы, подвергающихся длительному воздействию сернистого газа // Субтроп. культуры. 1979. № 3. С. 23—24.

Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М: Наука, 1980. 134 с.

Ahrens H. Varianzanalyse. B., 1967. Bd. 49. 197 S.

Anderson E. Introgressive hybridization. N. Y.: Wiley, 1949. 109 p.

Aschersson P., Graebner F. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Leipzig, 1910. Bd. 4. S. 386—412.

Baskin J. M., Baskin C. C. Germination ecology and adaptation to habitat in Leavenworthia spp. (Cruciferae) // Amer. Midland Natur. 1971. Vol. 85, N 1. P. 22—35.

Bialobrzeska M., Truchanowiczowna J. The variability of shape of fruits and scales of the Ecropean birches (Betula L.) and their determination in fossil materials // Monogr. bot. 1960. Vol. 9. P. 1—120.

Boińska U., Nienartowicz A. Zmienność liści drzew i krzewów w zespolach leśnych rezerwatu Las Piwnicki K. Torunia // Proc. Sekc. dendr. PTB. 1979. Wol. 32. S. 73—84.

Braastad H. Produksjonstabeller for bjørk // Medd. Norske skogforsøksv. 1967. Bd. 22, N 84. S. 265—365.

Cabiaux C., Devillez F. Étude de l'influence des facteurs du bouleau pubescent // Bull. Soc. roy bot. Belg. 1977. Vol. 110, N 1/2. P. 96—112.

Clausen K. E. Introgressive hybridization between two Minnesota birches // Silvae genet. 1962. Vol. 11, N 5/6. P. 142—150.

Clausen J., Keck D. D., Hiesey W. M. Experimental studies on the nature of species // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1940. N 520. P. 1—452.

Dancik B. P., Barnes B. V. Leaf variability in Yellow birch (B. alleghaniensis) in relation to environment // Canad. J. Forest Res. 1975. Vol. 5, N 2. P. 149—159.

Davidson J. F. The polygonal graph for simultaneous portrayal of several

variables // Population analysis. Madrono, 1947. P. 105—110.

Dellingshausen M. V., Stern K. Über einige besondere Blutenformen der Birke // Silvae genet. 1958. Vol. 7, N 6. P. 181—188.

Dennert E. Die Intraindividuelle fluktuierende Variabilität // Bot. Abh. 1926. H. 9. S. 149.

Dobzhansky Th. Mendelian populations and their evolution // Amer. Natur. 1950. Vol. 84. P. 814—819.

Dolukhanov A. G. The timberline and the subalpine belt in the Caucasus Mountains, USSR // Arct. and Alp. Res. 1978. Vol. 10, N 2. P. 409—422.

Ehrlich P. R., Raven P. H. Differentiation of populations // Science. 1969. Vol. 65, N 3899. P. 1228—1232.

Eifler I. Untersuchungen zur individuellen Bedingtheit des Kreuzingserfolges zwischen *Betula pendula* und *Betula pubescens* // Silvae genet. 1960. Vol. 9, N 6. P. 159—161.

Eifler I. Untersuchungen zum Bestäubungsvorgang und der Samenentwicklung bei Birkenartkreuzungen // Zucher. 1964. Bd. 34, H. 8. S. 305—312.

Elkington T. T. Introgressive hybridization between *Betula nana* L. and *B. pubescens* Ehrh. in North-West Iceland // New Phytol. 1968. Vol. 67, N 1. P. 109—118.

Ford E. B. Polymorphism and taxonomy // The new systematics. Oxford, 1940. P. 493—514.

Gardiner A. S. A biometric study of leaf variation in some British birch populations // Forestry. 1972. Vol. 45, N 1. P. 37—47.

Gardiner A. S., Jeffers J. N. R. Analysis of the collective species *Betula alba* L. on the basis of leaf measurements // Silvae genet. 1962. Vol. 11, N 5/6. P.156—160.

Gregor J. Ecotypes differentiation // New Phytol. 1946. Vol. 45, N 2. P. 254—270.

Gunnarsson J. G. Monografi över skandinaviens Betulae. Malmo: Eget forl., 1925. 136 s.

Gustafsson A. Mutations viability and population structure // Acta agr. scand. 1954. Vol. 4. P. 602—631.

Hanelt P. Ökologische und systematische Aspekte der Lebensdauer von Samen // Biol. Rdsch. 1977. Bd. 15, N 2. S. 81—91.

Harper J. L. Population biology of plants. L. etc.: Acad. press, 1977. 892 p.

Harper J. L. The demography of plants with clonal growth // Biorheology. 1978. Vol. 15, N 2. P. 27—45.

Huxley J. Clines on auxiliary taxonomic principle // Nature. 1938. Vol. 142, N 3587. P. 219—220.

Hylander N. On cut-leaved and small-leaved forms of Scandinavian birches // Sven. bot. tidskr. 1957. Bd. 51, H. 2. S. 417—436.

Jentys-Szaferowa J. Analysis of the collective species *Betula alba* L. on the basis of leaf measurements. Part 1: Aim and method of the work on the example of *Betula verrucosa* Ehrh // Bull. Intern. Acad. Pol. Sci. Lett. B. 1949. P. 175—214.

Jentys-Szaferowa J. Morfologia, systematyka i zmiennosc // Brzozy. *Betula L.* W-wa; Poznan, 1979. S. 25—64.

Johnsson H. Triploidy in *Betula alba* L. // Bot. notis. 1944. Bd. 38. S. 85—96.

Johnsson H. Genetic characteristics of *Betula verrucosa* Ehrh. and *B. pubescens* Ehrh.// Ann. Forest. Anal. šumar. 1974. Bd. 6/4. S. 88—127.

Joseph H. C. Germination and vitality of birch seeds // Bot. Gaz. 1929. Vol. 77. P. 127—151.

Junttila O. Effects of stratification gibberellic acid and germination temperature on the germination of the *Betula nana* // Physiol. plant. 1970. Vol. 23, fasc. 3. P. 425—433.

Kullman L. Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the Southern Swedish Scandes 1915—1975 // Acta phytogeogr. suec. 1979. N 65. P. 121.

Lange V. Biometriski petijumi par dažam taksonomiskajam pazimem pukainajam berzam (*Betula pubescens* Ehrh.) Latvijas PSR un Centralnaja Sibirija // Latv. lauk. akad. raksti. 1967. Sēj. 18. Lpp. 255—264.

Lindquist B. Studien über die Stammrindentipen der Gattung *Betula* L. // Acta horti berg. 1946. Vol. 14, N 4. P. 91—132.

Lindquist B. On the variation in Scandinavian *Betula verrucosa* Ehrh. with some notes on the *Betula series Verrucosae* Sukacz. // Sven. bot. Tidskr. 1947. Bd. 41, H. 1. S. 45—80.

Lindquist B. The improvement of birch // Quart. J. Forest. 1951. Vol. 45, N 3. P. 156—160.

Løken A. Unormale raklformer hos vanlig bjørk (*Betula pubescens* Ehrh.) // Tidskr. skogbruck. 1954. Bd. 62, N 12/13.

Lotsy J. P. Evolution by means of hybridization. Hague, 1916. 166 p.

Löve A. A new triploid *Betula verrucosa* // Sven. bot. Tidskr. 1944. Bd. 38, N 4. S. 381—393.

Löve A., Löve D. Cuto-taxonomical studies on boreal plants. III: Some new chromosome numbers of Scandinavian

plants // Ark. Bot. A. 1944. Bd. 31, N 12. S. 1—22.

Maini J. S., Wang B. S. Twin seedlings and abnormal germination in the Yellow birch, Betula alleghaniensis Britton // Canad. Field-Natur. 1967. Vol. 81, N 2. P. 128—134.

Morgenthaler H. Beiträge zur Kenntnis des Formenkreises der Sammelart *Betula alba* L. mit variationsstatischer Analyse der Phaenotypen. Diss. Zürich. 1915. 133 S.

Mowszowicz J. Dlaczego nie ma dotychczas jednolitego systemu filogenetycznego roślin okrytonasiennych? // Kosmos (PRL). 1979. Wol. 28, N 6. S. 691—700.

Natho G. Stand und Problematik der *Betula*-Taxonomie in Mitteleuropa // Biol. Zentr.-Bl. 1964. Bd. 83, H. 2. S. 189—195.

Nord F. Androgyne *Betula verrucosa* Ehrh // Svensk bot. tidskr. 1916. N 10. S. 272.

Quinn J. A. Plant ecotypes: Ecological or evolutionary units? // Bull. Torrey Bot. Club. 1978. Vol. 105, N 1. P. 58—64.

Redmond D. R., Robinson R. C. Viability and germination in Yellow birch // Forest. Chron. 1954. Vol. 30, N 1. P. 79—87.

Regel E. Monographia Betulacearum. Mocquae, 1861. 129 p.

Riede W. Beitrage zum Geschlechts- und Anpassungsproblem // Flora. 1925. N 18/19. S 421—452.

Rzeźnik Z. Studia nad rozsiewaniem sie i wartościa nasion brzozy brodawkowatej i sosny zwyczajnej // Pr. Komis. nauk rol. i leś. PTPN. 1968. Wol. 25. S. 11.

Saarnijoki S. Androgyne Blütenkätzchen bei der Moorbirke, *Betula odorata* Bechst // An. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. 1941. Vol. 16. P. 1—6.

Saarnijoki S. Die Schlitzblättrigkeit der Erlen und die Birken im Lichte von Rückschlägen und einigen Kreuzungen // Communs. Inst. Forest. Fenn. 1946. Vol. 34, N 2. P. 1—68.

Sarvas R. On the flowering of birch and the quality of seed crop // Ibid. 1952. Vol. 40, N 7. P. 1—35.

Schneider C. K. Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Jena, 1906. 810 S.

Schönborn A. Gibt es Bodenrassen bei Waldbäumen? // Allg. Forstzeitschrift. 1967. Bd. 222, N 18. S. 294—296.

Schröck O., Scholz E. Einiges über Furnierbiken, insbesondere Flammbirken und deren Erkennen im Bestande // Wald. 1953. Jg. 6, H. 3. S. 180—183.

Skvortsov A. K. Die Baumbirken an der südöstlichen Grenze ihrer europäischen Verbreitung (im Gebiet Wolgograd) // 100 Jahre Arboretum (1879—1979). B., 1980. S. 151—158.

Smarda J. Zivot rastlin v horach // Zb. pr. Tatransk. nar. parku. 1975 (1976). Sv. 17. S. 21—43.

Stern K. Versuche über die Selbststerilitätbei der Sandbirke // Silvae genet. 1963. Vol. 12, N 3. P. 80—82.

Svoboda A. M. Krakovska biometrika škola pro studium promenlivosti rostlin // Folia dendrol. (ČSSR). 1979. N 6. P. 135—140.

Tubbs C. H. Influence of temperature and early spring conditions on sugar maple and Yellow birch germination in Upper Michigan // St. Poul. Minn. Lake States forest. exp. sta. res. note. 1965. 2 p.

Tucovič A., Jovanovič M. Visegodišnja opažanja grade cvasti ginandričnog stabla Maldave breze // Inst. Forest. and Wood. Ind. Beograd Zbornik radova. 1976. Vol. 13/14. P. 5—13.

Turesson G. The species and the variety as ecological units // J. Hered. 1922. Vol. 3. P. 100—113.

Václav E. Vliv uměleho opylováni břizyna kvalitu osiva // Sb. Čs. akad. véd. 1956. Roč. 29. S. 531—554.

Václav E. Vjužiti tecknikych forem drevin na přikladu břizj // Lesn. pr. zaři. 1963. Roč. 42, N 9. S. 402—405.

Walters S. M. Betula // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 57—58.

Wetzel G. Chromosomenstudien bei den Fagales // Ber. Dt. bot. Ges. 1928. Bd. 46, N 3. S. 212—214.

White F. The taxonomic and ecological basis of chorology // Mitt. Bot. Staatssamml. München. 1971. N 10. S. 91—112.

Wieckowska J. Wpływ kwiatostanu zeńskiego na kształt liści brzozy brodawkowatej // Acta Soc. bot. pol. 1965. Vol. 34, N 2. P. 273—286.

Winjum J. K., Johnson N. E. Differences in cone numbers, lengths and catcounts in the crowns of young opengrown Douglas-fir // J Forest. 1964. Vol. 62, N 6. P. 389—391.

Woodworth R. H. Cytological studies in the Betulaceae.1 // Bot. Gas. 1929. Vol. 87. P. 331—363.

Wright J. W. Genetics of forest tree improvement // FAO Forest. and Forest Prod. Stud. 1962. N 16. 399 p.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

Глава первая

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ 5

Глава вторая

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ БЕРЕЗ 13

Глава третья

ФАКТОРЫ, ОСЛОЖНЯЮЩИЕ ПОНИМАНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ БЕРЕЗ 57

Глава четвертая

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДОВ BETULA В СВЯЗИ С ЕСТЕСТВЕННОИСТОРИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ 68

Глава пятая

ХАРАКТЕРИСТИКА ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ УРАЛЬСКИХ БЕРЕЗ В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ ТАКСОНОМИИ И ФИЛОГЕНИИ . . 97

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 116

ЛИТЕРАТУРА 120