С. А. Мамаев

Формы внутривидовой изменчивости древесных растений

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

С. А. Мамаев

Формы внутривидовой изменчивости древесных растений

(НА ПРИМЕРЕ СЕМЕЙСТВА PINACEAE НА УРАЛЕ)

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА
1973

УДК 581.15

Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале).

В книге изложены результаты исследований внутривидовой изменчивости древесных растений — представителей семейства Pinaceae, произрастающих на Урале. Выделены и описаны основные формы изменчивости, охарактеризованы общие закономерности внутривидовой изменчивости, приведен материал по внутривидовой систематике хвойных.

Книга предназначена для научных работников — ботаников, систематиков, селекционеров и лесоводов, а также специалистов в области лесного хозяйства и студентов-биологов

Табл. 105, илл. 39, библ. 322 назв.

Ответственный редактор

П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ

4-5

АК + МК — 1972

Введение

При изучении организмов, относящихся к любой систематической группе, исследователь всегда сталкивается с высокой степенью разнообразия особей, составляющих биологический вид. Это свойство получило свое отражение в представлении о внутривидовой изменчивости организмов. Оно было известно давно, однако правильное объяснение получило лишь в XX столетии. У большинства древесных растений внутривидовая изменчивость проявляется особенно заметно, что вызвано целым рядом характерных черт данной группы — особенностями филогении, долговечностью особей, характером опыления и переноса семян и другими биологическими свойствами. В лесу трудно найти два дерева, совершенно одинаковых по своим признакам. Данное обстоятельство позволило немецким дендрологам с полным основанием говорить о том, что «каждая ель имеет свое лицо». Дендрологи и лесные селекционеры, наблюдавшие повседневно проявления внутривидовой изменчивости древесных растений, провели бесчисленное множество специальных исследований, показавших высокую степень варьирования морфологических признаков различных пород. Гораздо меньше исследований было проделано в отношении познания дифференциации физиологических и биохимических признаков вида. Следует отметить, что фактический материал, касающийся внутривидовой изменчивости лесных древесных растений, гораздо богаче, чем для дикорастущих травянистых. Это обусловлено почти 150-летней целенаправленной работой, которую вели лесоводы по изучению так называемых «географических рас» древесных пород. Кроме того, в текущем столетии детальному исследованию подвергалась и индивидуальная изменчивость, т. е. изменчивость в пределах популяции.

Исследования по внутривидовой изменчивости являются составной частью работ по внутривидовой систематике (или биосистематике) — новой научной дисциплине, сформировавшейся в первой трети текущего столетия. Эта наука сейчас интенсивно развивается (Тахтаджян, 1970). Однако внутривидовая систематика древесных растений, несмотря на огромный фактический материал и целый ряд весьма интересных гипотез, еще не полу-

чила достаточного размаха и пока находится на пути становления и выработки основных принципов. Она в значительной степени питается материалами, полученными лесной селекцией, тогда как, по сути дела, должно наблюдаться обратное соотношение, ибо внутривидовая систематика наряду с генетикой является теоретической основой лесной селекции и ее успехи будут определять дальнейшее развитие лесной селекции.

Важнейшей задачей внутривидовой систематики древесных растений является разработка правильных представлений **о формах изменчивости.** Эта сложная проблема пока не нашла своего исследователя и слабо освещена в специальной литературе. Настоящая работа и посвящена рассмотрению различных проявлений изменчивости у древесных растений. В качестве объекта исследования использованы виды семейства Pinaceae — в основном сосна обыкновенная (Pinus silvestris L.), сосна кедровая сибирская [Pinus sibirica (Rupr.) Mayr], ель сибирская (Picea obovata Ldb.), пихта сибирская (Abies sibirica Ldb.) и некоторые другие, которые широко распространены в умеренной полосе Евразии и играют выдающуюся роль в лесном хозяйстве и лесной промышленности этого района.

Основной материал, лежащий в основе данной книги, собран в 1959—1969 гг. в лесах Урала и Приуралья, на территории ограниченной в меридиональном направлении 54 и 66° в. д., а в широтном — 52 и 68° с. ш. В получении и обработке материала участвовали сотрудники Лаборатории экспериментальной экологии и акклиматизации растений и Ботанического сада Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР. Всем им автор приносит свою искреннюю благодарность.

Глава I

Классификация проявлений внутривидовой изменчивости у растений и ее возникновение

Первые классификации форм изменчивости у растений основывались обычно на учете типа варьирующего признака. Так. А. Т. Болотов в своей работе «Изображение и описание разных пород яблок и груш, родящихся в Дворяниновских, а отчасти и других садах», написанной в 1797—1801 гг., приводит довольно детальную, хотя и примитивную классификацию изменяющихся признаков у яблони и указывает степень их вариабельности. Он, в частности, считает сильно изменяющимися такие признаки, как величина плода, длина плодоножки, среднеизменчивыми — окраску и форму плодов, наиболее постоянными — форму верхнего и нижнего углубления плода, структуру кожицы, строения семенных камер, форму семян, способность к продолжительному хранению плодов. Болотов описывает также изменчивость деревьев по расположению сучьев, листьям, твердости и окраске мякоти плода и т. д.

Однако работа А. Т. Болотова осталась неизвестной большинству ботаников-систематиков.

В научной литературе второй половины XVIII и первой половины XIX в. в отношении изменчивости внутри вида господствовала точка зрения, которую выразил Линней, считавший образование уклонений от типичной видовой формы временным и обратимым явлением. Он приводит в своих трудах многочисленные примеры изменений размеров растения, окраски и вкуса плодов, образования махровости цветков, курчавости листьев и т. д. По мнению Линнея, эти уклонения особой ценности для науки не представляют.

Более глубоко к проблеме классификации изменчивости подошел М. Адансон (Adanson, 1763). Он выделил следующие типы изменчивости:

а) мутации (появление разрезнолистных вариаций у Mercurialis annua, пелорических цветков у Linaria vulgaris и т. д.);

б) изменения в результате гибридизации (приводит пример скрещивания тюльпанов);

в) изменения, вызванные действием факторов внешней среды (солнца и тени, засухи и влажности).

Все эти изменения, как считает Адансон, порождают в итоге возникновение массы разновидностей, особенно у декоративных растений, но не вызывают преобразования видов.

Наиболее распространенной классификацией форм проявления изменчивости в додарвинский период следует считать схему варьирования морфологических признаков у растений. Она приведена, например, в известном учебнике Бишоффа (Bischoff, 1839). Согласно этой схеме, все отклонения от нормы следует отнести к «уродствам». Можно различать уродства корней, стеблей, листьев, цветков, плодов.

Бишофф очень детально описывает всевозможные вариации растений по морфологическим признакам. Кроме того, отмечено возникновение отличий по окраске, запаху и вкусу плодов, по срокам созревания, продолжительности жизни растений. Представление о внутривидовой изменчивости растений как о проявлении незакономерных отклонений от нормального хода морфогенеза удержалось и в последующем, вплоть до появления книги Дарвина «Происхождение видов», хотя уже Ламарк указывал на закономерную трансформацию роста, окраски органов, соотношения отдельных частей растений при переходе от одного географического района к другому. Дарвин положил начало правильному пониманию сущности внутривидовой изменчивости растений и раскрыл глубокий эволюционный смысл этого феномена. Он сформулировал положение об универсальности явления изменчивости, которое наблюдается у всех видов и для большинства признаков, хотя и в неодинаковой степени.

По Дарвину, внутривидовая изменчивость — неотъемлемая особенность живой материи, благодаря которой проявляется способность к саморазвитию. Особое внимание Дарвин уделил индивидуальной изменчивости, он дал ее определение, привел бесчисленные примеры вариаций (в том числе и древесных растений) и указал на громадную роль индивидуальных различий организмов в процессе эволюции живых существ. Наибольшую роль в развитии учения о формах изменчивости сыграло положение Дарвина о существовании определенной и неопределенной изменчивости, а также о длящейся и компенсационной изменчивости. Особенно широко в научной практике применялось понятие об определенной и неопределенной изменчивости.

В то же время систематики растений использовали чаще всего классификацию внутривидовой изменчивости, которая мало отличалась от старой, изложенной еще Бишоффом схемы, предусматривающей деление по типу варьирующего признака.

Для примера приведем схему А. Декандоля (De Candolle, 1883). Он делит все вариации культурных растений на четыре группы: а) вариации подземных органов; б) стеблей и листьев; в) цветков и цветочных почек; г) плодов и семян. На основе классификаций, опиравшихся на характер варьирования морфо-

логических признаков, составлялись систематические сводки и описания. Так, в работе Гордона (Gordon, 1880) можно найти описание 17 вариаций ели обыкновенной, выделенных в зависимости от строения кроны, интенсивности роста, размера листьев и пр. Для пихты европейской этот автор дает шесть разновидностей, различающихся по форме ветвления, размерам и форме ствола, окраске хвои. Гартвиг (Hartwig, 1892) у сосны обыкновенной описывает пять вариаций, различающихся по окраске хвои, форме ветвления и характеру роста. Список таких работ можно продолжить. Несовершенство классификации форм изменчивости ярко отражается на таксономических схемах. За основу выделения таксонов обычно брались морфологические признаки. При этом систематики эклектически соединяли два различных типа проявления внутривидовой изменчивости — варьирование, связанное с географическим распространением и трансформацией вида, и не связанный с ним тип безареальной изменчивости, обусловленной влиянием генетических особенностей организмов или действием экологических факторов. В результате выделение таксонов одного ранга нередко производилось на основе разных принципов: по характеру морфологического уклонения или по специфическим чертам ареала. Получалась парадоксальная картина, когда ареальная форма по таксономической значимости оказывалась равной редко встречающейся садовой вариации. Такой метод описания структуры вида сохранился и позднее. Хеги (Hegi, 1908), расчленяя вид Pinus silvestris, установил пять разновидностей. Из них одна (Pinus silvestris var. fastigiata Carr.) выделяется по типу кроны деревьев (узко-пирамидальная форма). Остальные четыре описаны в связи с их различной географической приуроченностью (Pinus silvestris var. monticola Schröter, var. genuina Heer., var hamata Steven, var. Engadinensis Heer.). Сильва-Тарука (Silva-Tarouca, 1913) описал у того же вида семь разновидностей, три из которых являются четко ареальными, а шесть — декоративными безареальными формами.

Наиболее детальную классификацию внутривидовой изменчивости по характеру варьирующего признака дал Э. Цедербауэр (Zederbauer, 1907). Он сделал это для хвойных пород, произрастающих в Центральной Европе. Им были выделены следующие категории.

А. Изменчивость ствола и сучьев (мутации).

Формы: пирамидальные, свисающие, карликовые, змеевидные, неветвистые, с распростертыми нитевидными, завивающимися ветвями, стелющиеся.

Б. Изменчивость листьев (мутации).

Формы: сизолистные, серебристолистные, золотистолистные, пестролистные, ювенильные.

В. Изменчивость репродуктивных органов (в основном флюктуирующая).

Формы: красно- и зеленошишечные, различающиеся по форме чешуй (у видов Picea), по величине шишек, листьев, по форме апофиза, размерам семян, окраске семян, величине крылаток (последние пять групп только у видов Pinus).

Цедербауэр дает сводку вариаций, представленных у хвойных пород. Он отмечает, что роды одного семейства обычно имеют одинаковые вариации, а между семействами наблюдаются существенные различия. Чем ближе в генетическом плане виды друг к другу, тем больший параллелизм проявляется в их изменчивости. Другими словами, Цедербауэр установил проявление закона параллельной изменчивости, или закона гомологических рядов, как его назвал Н. И. Вавилов.

В тот же период появилась еще одна, в настоящее время мало известная схема форм изменчивости, предложенная Кляйном (Klein, 1908). Этот исследователь выделил для пихты и ели следующие категории.

А. Лузусы (Spielarten), возникающие в результате мутаций в семенах или почках: *a* — свисающие, *b* — траурные, *c* — змеевидные, *d* — без боковых ветвей, *e* — колонновидные, *f* — «ведьмины метлы» и шаровидные, *g* — карликовые, *h, i, k* — отличающиеся строением коры. Кроме того, возможно образование мутаций, затрагивающих форму, величину и окраску хвои, строение шишек и т. д.

Б. Ростовые формы, возникающие в результате заболевания деревьев (бородавчатая ель, «зобовидная» ель).

В. Экологические формы (канделябровидные, садовые, ходульные, сросшиеся, ветровые, изогнутые, ползучие, угнетенные, поврежденные, пастбищные и др.).

Кляйн отмечает малую ценность мутаций для лесного хозяйства. Они обычно гибнут в борьбе с более приспособленными собратьями.

Классификация изменчивости по типу варьирующего признака сохранилась и до настоящего времени. Во многих дендрологических сводках используется деление вариаций по характеру изменчивости морфологических признаков — особенностей роста, формы кроны, ветвления побегов, длины и формы хвои, формы плодов и шишек, величины их и т. д. На этой основе выделяются лузусы, аберрации, экады (Сукачев, 1938). Однако в настоящее время в таксономии обычно широко применяют географический подход, основанный на всестороннем изучении географической изменчивости. Эта форма изменчивости исследовалась еще в XIX в. Но более глубокое понимание географической трансформации вида пришло уже в текущем столетии, после классических работ А. Кернера, Веттштейна, В. Л. Комарова и др. Особенно большую роль в дендросистематике сыграли исследования лесоводов Германии, России, Австрии и других стран, осуществивших грандиозные географические опыты, позволившие обосновать учение о так называемых географических

расах древесных пород. К этим работам мы еще вернемся ниже. Отметим лишь, что создание концепции географических рас вызвало появление новых таксономических схем, где все построения основываются на учете географической изменчивости растений. Таковы, например, схемы внутривидовой структуры, предложенные К. Рубнером (Rubner, 1959), П. Свободой (Svoboda, 1953) и др.

Одновременно с классификациями дендрологов Цедербауэра и Кляйна появилась схема генетика Лотси (Lotsy, 1906), который выделил следующие категории изменчивости: 1) систематический полиморфизм; 2) полиморфизм, вызванный гибридизацией; 3) непрерывная изменчивость; 4) прерывистая изменчивость. Позднее В. В. Станчинский (1927) предложил следующие подразделения.

1. Циклическая изменчивость: а) развитие, возрастные и сезонные изменения; б) половой диморфизм и полиморфизм.

2. Дифференциальная или поступательная изменчивость: а) индивидуальная — наследственная и ненаследственная; б) групповая — наследственная и ненаследственная.

Ю. А. Филипченко (1934) выделял две категории изменчивости: индивидуальную и групповую. Первую он подразделил, кроме того, на локальную (или географическую) и темпоральную (отражающую влияние погодных условий сезона). Наиболее пристальное внимание Филипченко обратил на изменчивость так называемых количественных признаков, исследованию которых он посвятил много очень интересных работ (Филипченко, 1926, 1927, 1929, 1934). Но, кроме того, существуют, как известно, и качественные признаки. Одним из первых на этот факт обратил внимание еще Бэтсон (Bateson, 1894), выделивший меристические и конституционные вариации. Под первыми он подразумевал различия индивидов по числу и порядку многомерных органов (количество лепестков, число пальцев и т. д.), а под вторыми — изменение самой конституции особи или отдельных признаков (окраска тела и т. д.).

Проявления изменчивости в мире животных классифицировали многие исследователи. Так, в 1936 г. Робсон и Ричардс (Robson, Richards, 1936) опубликовали свою классификацию, в которой изменчивость делится на структурную, функциональную и по активности особей. Кроме того, ими выделена индивидуальная, групповая и видовая формы. В 1957 г. появилась классификация П. В. Терентьева. Он предлагает выделить топографическую (географическую) изменчивость, морфическую (связана с экологическими условиями и определенными стадиями развития) и неопределенную (подчиняется нормальной кривой изменчивости). Е. И. Лукин (1962), обративший особое внимание на экологическую изменчивость вида, приводит следующие категории «изменений»: 1) сезонные, 2) хорологические, 3) онтогенетические, 4) биоценотические и 5) коррелятивные.

С. С. Шварц (1963) выделяет, как он отмечает, лишь важнейшие формы изменчивости: индивидуальную, биотопическую, возрастную, сезонную (хронографическую), географическую.

Э. Майр (1947) в своей работе «Систематика и происхождение видов», с точки зрения зоолога, высказывает ряд ценных положений о категориях изменчивости. Он считает, что наиболее важно изучение индивидуальной изменчивости, т. е. изменчивости в пределах популяции, и групповой, под которой следует понимать изменчивость различных популяций в пределах вида. Наиболее обычной формой групповой изменчивости, пишет далее Майр является географическая. В общем можно считать взгляды Майра в этом отношении близкими к мнению Филипченко о формах изменчивости. Майр, однако, не останавливается на выделении только групповой и индивидуальной изменчивости а детализирует последнюю на следующие категории.

Ненаследственная (фенотипическая) именчивость:

а) индивидуальная изменчивость во времени. Сюда относятся: возрастная и сезонная изменчивость одного индивидуума, сезонные поколения;

б) биотопические формы.

Наследственная (генотипическая) изменчивость:

а) половые различия и чередующиеся генетически различные поколения;

б) индивидуальная генетическая изменчивость.

Классификация Майра по некоторым пунктам встречает возражения, особенно с точки зрения ботаника.

Недавно появилась очень интересная публикация А В. Яблокова (1966). Автор считает целесообразным сгруппировать все явления изменчивости в три большие категории, которые должны рассматриваться отдельно.

А Типы изменчивости (структурная, функциональная, биохимическая, этологическая изменчивость, или изменчивость поведения).

Б. Проявления изменчивости (временная, весовая, линейная, объемная, меристическая, колориметрическая, поверхности, угловая и полиморфическая изменчивость).

В. Формы изменчивости (возрастная, половая, хронографическая, биотопическая, в том числе географическая и травматическая изменчивость).

А. А. Парамонов (1967) явления изменчивости объединил в четыре группы: а) мутации, б) морфозы, в) модификации и г) комбинативная изменчивость.

Большое внимание изучению изменчивости растений в пределах вида уделила Е. Н. Синская. Она дает в одной из своих последних работ (Синская, 1963) перечень основных форм изменчивости. При этом Синская не приводит какой-либо иерархии этих форм, а лишь указывает на наличие следующих главных категорий изменчивости: флюктуации, обратимые колебания

приспособительного характера, клональная изменчивость, возрастная изменчивость, изменчивость вследствие нарушения гомеостазиса растительного организма, групповая изменчивость, гибридизационная и интрогрессивная изменчивость, рядовая, скрытая и явная изменчивость. Каждая из этих довольно разнообразных категорий автором детально анализируется. В других своих работах Синская (1938, 1948) рассматривает географическую и экологическую изменчивость.

Как правильно отмечает С. С. Шварц (1963), проявления внутривидовой изменчивости чрезвычайно многообразны и сложны и «любая попытка их классификации будет в какой-то степени односторонней и формальной». Классифицирование феномена изменчивости можно проводить с различных позиций.

Прежде всего можно разделить изменчивость на модификационную и генетическую. Значение такого подразделения не нуждается в каком-либо объяснении. Но расчленение изменчивости на наследственную и ненаследственную представляет большую сложность, особенно при работе с многолетними растениями. Необходим тщательный генетический анализ всего имеющегося материала. Но дело не только в этом. Главное в том, что данное подразделение не исчерпывает всего многообразия явления. Оно не учитывает специфики существования живых организмов в виде крупных демографических единиц и лишает исследователя возможности анализировать проблему изменчивости в популяционно-видовом плане, ограничиваясь организменным уровнем. Кроме того, нельзя забывать о параллелизме модификационной и наследственной изменчивости (Кирпичников, 1935; Лукин, 1936; Шмальгаузен, 1940 и др). Деления на две формы изменчивости явно недостаточно, такая схема обедняет представление о внутривидовой изменчивости и не позволяет раскрыть структуру вида. По существу, это подразделение может применяться лишь для объяснения причин, вызывающих изменчивость того или иного признака.

Можно классифицировать изменчивость по категориям признаков, у которых она проявляется. Так, в частности, и делают Ромедер и Шёнбах в своей известной книге (1962). Авторы выделяют следующие категории.

а. Изменчивость морфологических признаков.

б. Изменчивость физиологических свойств (сюда относятся: продолжительность вегетационного периода, скорость роста, интенсивность ассимиляции, особенности плодоношения и т. д.).

в. Изменчивость качественных признаков (содержание различных веществ в органах растения).

г. Изменчивость устойчивости к неблагоприятным климатическим условиям, вредителям и болезням.

Эта схема имеет определенную практическую ценность, ибо позволяет глубже оценить место и характер проявления изменчивости. Она довольно широко используется лесными селекцио-

нерами и генетиками. Однако ограничение исследователя лишь рамками классификации изменчивости по варьирующим признакам в высшей степени не целесообразно. При этом теряется основной стержень изучения внутривидовой изменчивости — познание закономерности образования структуры вида.

Многие дендрологи и селекционеры (В. Н. Сукачев, А. В. Альбенский, А. С. Яблоков и др.) используют подразделение изменчивости на географическую, экологическую (сюда же относится и лесотипологическая) и индивидуальную. Существо этих категорий не нуждается в дополнительном разъяснении. А. С. Яблоков в 1962 г., кроме того, выделил изменчивость отдельных лесонасаждений в пределах одного типа леса, возникающую в связи с различиями в истории возникновения и развития этих участков. Все селекционеры, имеющие дело с лесными породами, большое внимание уделяют и возрастной изменчивости, хотя и не вычленяют ее в самостоятельную группу, поскольку считают ее явлением другого порядка, чем остальные формы изменчивости.

Л. Ф. Правдин (1964) в своей монографии о сосне обыкновенной пользуется как представлением о географической (климатической) и экологической (почвенной) формах изменчивости, так и подразделением на две категории в зависимости от типа признаков: морфолого-анатомических, с одной стороны, и эколого-физиологических, с другой.

Рубнер (Rubner, 1959), Свобода (Svoboda, 1953) и другие применяют, по существу, понятие об эколого-географической изменчивости, одновременно рассматривая и морофологическую вариабельность древесных растений.

Н. В. Дылис (1961) при описании изменчивости лиственницы придерживается следующей классификации.

1. Изменчивость строения зрелых шишек.
2. Изменчивость строения вегетативных органов.
3. Изменчивость эколого-биологических свойств.

К изменчивости строения автор относит и окраску шишек и побегов. Е. А. Пугач (1964а) всю изменчивость древесных пород считает «индивидуальной», включая сюда три категории: географическую, экологическую и морфологическую.

Нельзя не заметить, что абсолютное большинство дендрологов и многие селекционеры не придают значения определению понятий и систематизации категорий изменчивости.

В литературе трудно найти общепринятые значения даже самого понятия «внутривидовая изменчивость». Так, зоолог А. В. Яблоков (1966) использует определение изменчивости Дж. Симпсона (1948): «наличие различий между особями в пределах скрещивающейся популяции». Это определение недостаточно полно характеризует данный феномен. Мы понимаем под внутривидовой изменчивостью проявление разнокачественности однотипных признаков или свойств у различных индивидуумов

одного вида, фиксируемое в один и тот же отрезок времени. На этой основе наблюдается проявление неоднородности разных особей и происходит дифференциация вида на более мелкие подразделения. Понятие «изменчивость» следует отличать от «изменения». «Изменчивость» организмов — итог реализации наследственной основы, «изменение» — сам процесс трансформации таксонов во времени.

На наш взгляд, основная цель в классификации феномена изменчивости заключается в выявлении закономерности структурообразовательных процессов. Поскольку эти процессы идут на уровне вида и популяции, то и классификация изменчивости должна определяться популяционно-хорологическими аспектами. На этой основе мы выделяем так называемые **формы изменчивости**. Вместе с тем необходимо явление изменчивости разделить и по группам изменяющихся признаков. В связи с этим следует вычленить **категории изменчивости** (Мамаев, 1967).

Таким образом, мы выделили следующие формы изменчивости.

I. Индивидуальная изменчивость.

II. Половая изменчивость.

III. Хронографическая изменчивость (изменчивость во времени): *а*) возрастная, *б*) сезонная.

IV. Экологическая изменчивость.

V. Географическая изменчивость.

VI. Гибридогенная изменчивость.

Учитывая разнородность признаков и свойств организмов, выделены три основные категории изменчивости, которые в свою очередь делятся на более мелкие подразделения.

1. Изменчивость структурных признаков (касается формы, размеров или количества органов, тканей, клеток). Для древесных растений можно дать следующие подгруппы.

а. Изменчивость размеров органов растений.

б. Изменчивость формы органов.

в. Изменчивость количества органов.

г. Изменчивость строения коры.

д. Изменчивость анатомических признаков.

2. Изменчивость функциональных признаков (касается физиолого-биохимических свойств).

а. Изменчивость интенсивности физиологических и биохимических процессов.

б. Изменчивость ростовых процессов.

в. Изменчивость степени устойчивости растений (жаро-, холодо-, соле-, газоустойчивость и т. д.).

г. Изменчивость фототропической реакции.

д. Изменчивость фенологических признаков.

3. Изменчивость качественных (химических) признаков (варьирование в содержании различных элементов и веществ в тканях растения).

а. Изменчивость в содержании органических веществ.

б. Изменчивость в содержании химических элементов.

Этот список, по-видимому, можно дополнить упоминанием еще о некоторых признаках и свойствах. В пределах каждой формы изменчивости возможно изменение признаков всех трех категорий.

Разделение признаков в указанных группах в известной мере является условным. Трудно разграничить, например, в ряде случаев анатомические и морфологические признаки. На самом деле, к какой категории следует отнести, допустим, изменчивость размеров корней? Если речь идет о мелких всасывающих корешках, то здесь исследователь как будто имеет дело с анатомической изменчивостью. Если же он изучает мощные скелетные корни дуба, то в этом случае можно говорить о морфологической изменчивости. Та же картина и в отношении очень многих других признаков. Исследователь нередко судит о категории признака лишь по инструменту, которым он пользуется при работе.

Еще сложнее обстоит дело с разделением некоторых фукциональных признаков. Активность ферментов, например, можно отнести и к физиологическим и биохимическим признакам. Изменчивость ростовых процессов, выражающуюся в соотношении размеров растущих органов, одни исследователи относят к категории морфологических изменений, а другие — к числу физиологических. На наш взгляд, более правильно в этом случае морфологическими признаками считать те структурные особенности, которые характерны для окончательно сформировавшегося органа. В период же роста многие размерные показатели следует отнести к категории функциональных признаков.

Изменчивость в содержании тех или иных органических веществ в клетке и химических элементов, находящихся в клеточном соке и протоплазме, мы вычленили в особую категорию изменчивости качественных (химических) признаков. Нередко признаки такого рода объединяют вместе с биохимическими. Однако более точно их сущность выражает термин «химическая изменчивость», предложенный В. И. Ниловым (1934), Н. Н. Ивановым (1935) и др., который отражает наблюдающиеся в природе различия между особями (или их группами) по содержанию белков, жиров, алкалоидов и т. д. Мы даем для этой категории признаков другой термин (наряду с уже предложенным) — «качественные» признаки, поскольку к этой группе относятся и показатели, характеризующие окраску листьев, цветков и плодов растений. Их обычно относят к морфологическим признакам, забывая, что их проявление целиком зависит от содержания пигментов (хлорофилла, антоцианов, каротиноидов, ксантофилла).

Для полной характеристики изменчивости растений нами введено новое понятие — «эндогенная изменчивость». Как изве-

стно, древесные растения отличаются очень большим количеством одноименных органов, образующихся в определенный год,— листьев, цветков, плодов, семян, побегов, корней. С увеличением абсолютного возраста особи увеличивается обычно и количество этих органов. Набор таких метамеров в пределах организма, как и всякая совокупность, обладает определенной неоднородностью составляющих ее элементов. Возникает изменчивость в пределах особи. Это явление принципиально другого типа, чем изменчивость отдельных индивидуумов в популяции. Мы предложили назвать его эндогенной изменчивостью, или разнокачественностью (Мамаев, 1968). Проявление изменчивости в пределах организма изучено пока слабо. Наиболее крупной работой в этом направлении является книга Деннерта (Dennert, 1926). Деннерт, указывая на большое значение исследования изменчивости органов внутри одного растения для общего познания флюктуирующей изменчивости, отмечал необходимость разграничения понятий. Он предложил изменения, наблюдаемые в пределах организма, называть флюктуациями, а само явление — флюктуабильностью (Fluktuabilität) в противоположность терминам «флюктуирующие вариации» и «флюктуирующая изменчивость», которые следует оставить для популяционного уровня. Такое подразделение в общем, конечно, справедливо, однако оно вносит определенное терминологическое усложнение в само понятие изменчивости и, на наш взгляд, удобнее пользоваться термином «эндогенная изменчивость» для обозначения варьирования органов или свойств в пределах индивидуума.

Эндогенную изменчивость необходимо рассматривать и оценивать как явление хронологически ограниченное. При этом протяженность такого хронологически определенного отрезка неодинакова в зависимости от признака, по которому наблюдается разнокачественность. Если для размера семени или побега эндогенную изменчивость можно определять в течение длительного периода, то для многих физиолого-биохимических признаков она может существовать в определенном плане лишь короткое время, а затем ее проявление будет уже иным.

Выделение эндогенной изменчивости как специальной категории необходимо в связи с тем, что ее недооценка может повлечь за собой серьезные методические просчеты при изучении форм и типов внутривидовой изменчивости. Имеется очень много случаев, когда исследователь-дендролог, забывая об изменчивости признаков в пределах организма, собирал материал, не дающий возможности сколь-либо объективно судить о закономерностях внутривидовой изменчивости.

Различные проявления изменчивости могут носить фенотипический и генотипический характер. В одном случае будут преобладать наследственно закрепленные вариации, в другом — фенотипические, модификационные, обусловленные воздействием

факторов внешней среды. Однако не всегда оказывается возможным расчленение изменчивости древесных растений на эти два типа.

Со времен Дарвина было известно, что изменения могут носить характер или мелких уклонений от типичной формы или довольно крупных вариаций. Позднее генетики и ботаники стали выделять так называемую прерывистую и непрерывную изменчивость. Первая форма представляет собой проявление крупных мутаций, а вторая — образование мелких отклонений от «нормального» типа строения организма, производящих в итоге впечатление наличия непрерывного ряда измененных индивидуумов. Как отмечает Мюнтцинг (1967), в этом случае также имеет место генотипическая дискретность, однако в связи со спецификой проявления полимерного типа наследования внешний эффект выражается в непрерывной изменчивости, причем различия между особями еще более сглаживаются под действием среды. В связи с этим генотипическую изменчивость, обусловленную полимерными генами, трудно отличить от изменчивости, вызванной исключительно влиянием внешней среды. Такой способ наследования, а, значит, и непрерывная форма изменчивости типична для количественных признаков, но не для альтернативных (Лобашев, 1967). Поэтому изменчивость количественного признака в отличие от альтернативного оценивается амплитудой его варьирования. Мы, как правило, имели дело с количественными признаками, хотя в целом ряде случаев изучались и альтернативные признаки.

Предложенная нами классификация форм и категорий изменчивости древесных растений выглядит следующим образом:

Тип изменчивости	Форма изменчивости	Категории изменчивости
Внутривидовая	Половая	Структурная
	Индивидуальная	Функциональная
	Хронографическая	Качественная
	Экологическая	
	Географическая	
	Гибридогенная	
Внутри организма	Эндогенная	

В пределах любой формы изменчивости возможно варьирование всех основных групп признаков и свойств растений — морфологических, анатомических, биохимических, физиологических и т. д. И, наоборот, признак, относящийся к любой из этих групп, может варьировать в различном плане: индивидуальном, экологическом, географическом и т. д. Это, конечно, отнюдь не означает, что любой признак может претерпевать аналогичные изменения в индивидуальном географическом или другом аспекте. Он может показывать большую вариабельность в одном случае и полное ее отсутствие — в другом.

Кратко коснемся каждой из выделенных форм изменчивости с целью уточнения совокупности явлений, к ней относящихся.

Половая изменчивость проявляется в виде существования в популяции разнообразных половых форм. У двудомных видов такие формы выделяются очень легко по присутствию на деревьях генеративных органов того или иного пола. Однако настоящих двудомных растений среди лесных пород очень немного. Большинство из них, в том числе виды хвойных, относятся к однодомным раздельнополым организмам. Существование у них сексуальных форм выражается лишь в том, что у отдельных особей образуются женские или мужские «цветки».

Индивидуальная изменчивость понимается в основном как проявление генотипической дифференциации особей в пределах популяции. Природа биологического вида характеризуется неисчерпаемыми возможностями изменчивости генофонда. Под влиянием непрерывной панмиксии, спонтанного мутационного процесса и постоянных неопределенных флюктуаций экологической обстановки в любой популяции, при одинаковом возрасте составляющих ее особей можно встретить тысячи разнообразных мелких и крупных вариаций и уклонений от нормального типа. Хотя индивидуальная изменчивость имеет в основе генетические причины, тем не менее обязательным ее компонентом являются разного рода временные модификации, которые зачастую очень трудно отличить от генотипических вариаций.

Хронографическая (временна́я) изменчивость включает изменчивость возрастную и сезонную. Возрастная изменчивость связана с прохождением каждым индивидуумом определенных возрастных этапов от его зарождения до смерти. По мере старения организм испытывает ряд трансформаций, затрагивающих все его признаки и свойства. У многолетних растений на возрастную изменчивость накладывается сезонная, связанная с годичными циклами, обусловливающими ежегодную цикличность — повторение определенных фаз развития.

Экологическая изменчивость отражает воздействие на растение определенной констелляции экологических факторов. Сущность этой формы изменчивости не нуждается в дополнительном объяснении. Яркие примеры экологических вариаций у древесных пород — дуб на солонцах, сосна на болоте, кедр или вяз на каменистых обнажениях и т. д.

Географическая (эколого-географическая) изменчивость — результат хорологической дифференциации вида. Популяции обычно сменяют друг друга в широтном или меридиональном направлении. Дендрологи установили проявление этой формы изменчивости в виде упомянутых выше географических рас.

Гибридогенная изменчивость имеет место, главным образом, в районах интрогрессивной гибридизации. При этом в популяциях одного вида наблюдается более или менее значительная примесь генетических элементов другого вида. Эта форма изменчивости проявляется далеко не всегда, лишь при наличии специфических условий.

Глава II

Район, методика и цели исследований

Оценка литературного материала показывает, что наиболее обширный материал о формах изменчивости собран дендрологами и селекционерами Западной и Центральной Европы (Чехословакия, ФРГ, ГДР, Польша и др.), а также и отечественными исследователями, работавшими в европейской части СССР. В последние годы развернулись работы в данном направлении и на территории США, Канады и Японии. Изменчивость хвойных пород, произрастающих в восточных районах нашей страны, изучена гораздо слабее. Исследования, результаты которых изложены в данной книге, проводились на Урале и прилегающих районах, что дает возможность заполнить существующий пробел в географии работ по изучению форм изменчивости. Данная территория весьма велика и очень разнообразна по своим природно-климатическим и другим условиям. В ее пределах проявляются самые различные типы изменчивости, что благоприятствовало развитию исследований в интересующем нас направлении и позволило сделать некоторые обобщения.

Территория, на которой велись работы, охватывает следующие геоморфологические районы: 1) осевую зону Урала со среднегорным рельефом; 2—3) западный и восточный склоны Урала с увалистым рельефом; 4) выровненный пенеплен Зауралья и Зилаирского плато; 5) поверхность выравнивания Предуралья; 6) восточную часть Печорской низменности; 7) возвышенности восточной окраины Русской равнины и 8) западные окраины Западно-Сибирской равнины (Борисевич, 1968).

Большая площадь рассматриваемой территории, ее значительная протяженность с севера на юг, а также разнообразный рельеф определяют различия в климатических особенностях отдельных районов Урала и Предуралья.

Согласно климатическому районированию (Алисов, 1956) здесь располагается Атлантико-континентальная лесная область (занимает западную половину территории) с подобластями северо- и юго-восточной, Континентальная лесная западно-сибирская (восточная часть территории) и восточная подобласть Атлантико-арктической (занимает Крайний Север).

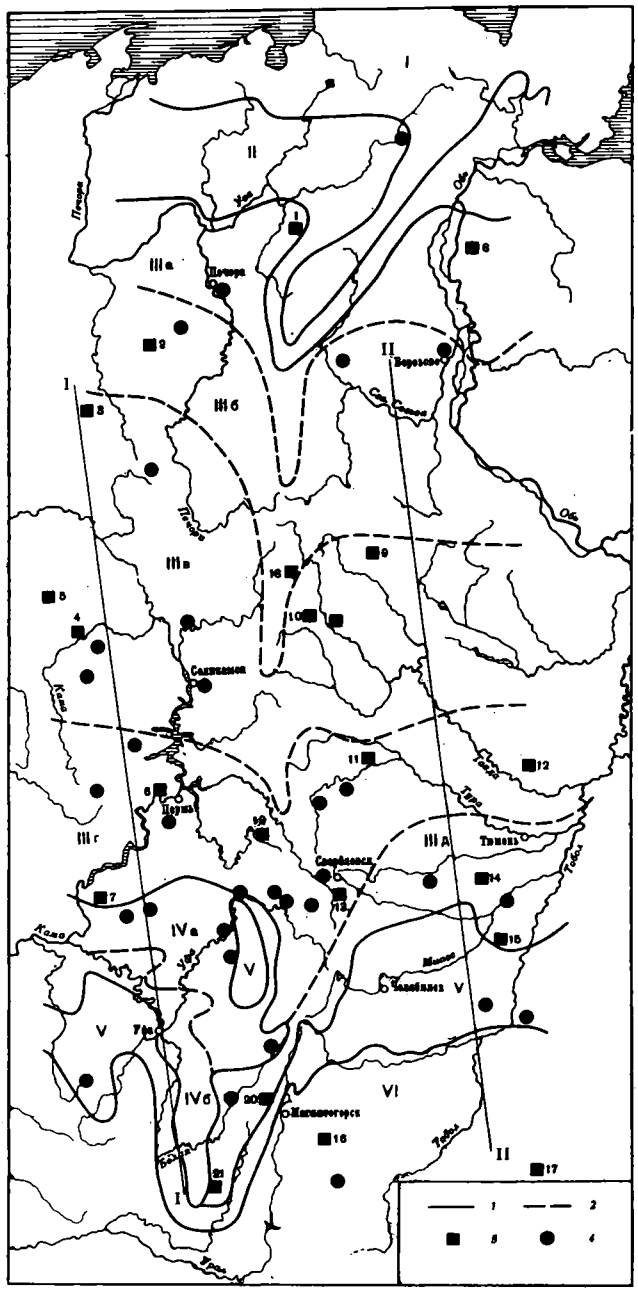
Уральские горы являются препятствием на пути движения воздушных масс с запада на восток и сдерживают распростра-

нение океанического климата в глубь Евразиатского материка. В связи с этим Предуралье отличается от Зауралья пониженным уровнем континентальности. Здесь, как правило, меньше число часов солнечного сияния (на 100—200 час.), выше облачность, меньше количество суммарной солнечной радиации (на 5—10 *ккал/см*^{2} в год, по Барашковой, Гаевскому и Дьяченко, 1961), больше осадков (на 17—26%, по Хргиан, 1961). В итоге восточная часть территории отличается более жарким засушливым летом и более холодной зимой по сравнению с западной. Кроме того, влияние Уральских гор проявляется не только в общем ослаблении продвижения атлантических воздушных масс на восток, но и в изменении типов циркуляции атмосферы, деформации воздушных потоков, что дает в итоге значительное нарушение общего направления изолиний различных климатических элементов. Создается также высокая степень межгодовой изменчивости климата Урала (Кувшинова, Фельдман, 1960).

Особенно заметна трансформация климата на территории горной части Урала. Здесь обычно выше количество осадков, больше относительная влажность, ниже средние температуры. При этом важную роль играет абсолютная высота гор. В низкогорьях Среднего Урала отличия горной части от равнинной выражены гораздо слабее. В этом районе меньше сказывается и преобразующее циркуляционный режим воздействие горных массивов. В целом же в горной части Урала наблюдается характерное отклонение некоторых изолиний в виде длинного языка, спускающегося к югу. В пределах отдельных горных образований ярко выражена высотная поясность и дифференциация пород в зависимости от ориентации склона.

Меридиональное расположение Урала обусловливает менее заметное влияние его на перемещение воздушных масс с юга и севера. Поэтому в направлении север — юг изменения теплового режима и режима влажности, в общем, более закономерны и постепенны. Изменения идут относительно параллельно по меридиану. Нельзя не отметить, что тип изменения климатических показателей имеет особое значение для внутривидовой дифференциации растений. Учитывая его характер, можно ожидать более постепенную клинальную трансформацию признаков и свойств вида в направлении север — юг и более резкую — в направлении запад — восток. В пределах горных областей возможно нарушение клинального характера варьирования признаков и существование у растений своеобразных морфо-физиологических уклонений.

Климат Урала и Приуралья сильно изменяется по мере продвижения в меридиональном направлении. Если на севере, в лесотундре, где уже произрастают хвойные деревья, господствует очень холодная зима, а лето прохладное (по Кайгородову, 1955), то в южных условиях в степи и лесостепи, где также встречаются виды хвойных, преобладает умеренно холод-


I
II
IIIа
IIIб
IIIв
IIIг
IIIд
IVа
IVб
V
VI
Печора
Уса
Обь
Сев. Сосьва
Кама
Тура
Тобол
Миасс
Уфа
Белая
Урал
Соликамск
Пермь
Тюмень
Свердловск
Челябинск
Магнитогорск
1
2
3
4

ная зима при теплом лете. Среднегодовая температура изменяется от —3,5 до +3°.

Разнообразие природных условий на Урале и в Приуралье выражается в формировании нескольких ботанико-географических зон, сменяющих друг друга в меридиональном направлении. На равнинах выражены следующие зоны: тундровая, лесотундровая, таежная (бореально-лесная), широколиственная (неморальная), лесостепная и степная. Хотя Уральские горы и нарушают общую картину зонального распределения природных комплексов, резких границ между растительностью равнин и прилегающих низкогорий не наблюдается. Поэтому ботанико-географические зоны продолжены на горную часть и объединены с соответствующими аналогами, характерными для более или менее четко выраженной высотной поясности, имеющей место на Урале. В результате все ботанико-географические зоны горного Урала смещены к югу (рис. 1).

В пределах таежной зоны выделены, в соответствии с принятым в геоботанических работах подразделением, пять подзон: предлесотундровых редкостойных лесов, северной, средней и южной тайги и переходная к лесостепи подзона сосновых и березовых лесов (Горчаковский, 1968).

Представители изученного нами семейства сосновых произрастают уже в зоне лесотундры. Здесь встречаются лиственницы Сукачева и сибирская (последняя к востоку от Уральских гор) и ель сибирская, образующие разреженные древостои очень низкой продуктивности (Va—Vб бонитета). Небольшие участки леса занимают речные долины (например, вдоль р. Усы, в Предуралье, и р. Собь — в горной части), иногда водоразделы и защищенные от ветров пространства в горах.

На севере таежной зоны, в подзоне предлесотундровых редкостойных лесов, леса занимают более значительные площади, образуя иногда довольно крупные массивы, главным образом из ели сибирской в Предуралье и лиственницы в Зауралье. К этим основным лесообразующим породам примешиваются сосна обыкновенная и кедр сибирский. Кедр встречается только на востоке этой подзоны, а сосна произрастает также и на западе. К югу от р. Инты она образует довольно значительные массивы. Хвойные массивы располагаются в чрезвычайно суровых условиях Приполярного Урала и прилегающей территории.

Рис. 1. Ботанико-географическое районирование Урала и прилегающей территории (по П. Л. Горчаковскому)

1 — границы ботанико-географических зон; *2* — границы подзон; *3* — постоянные опытные участки; *4* — временные опытные участки. Зоны: *I* — тундровая; *II* — лесотундровая; *III* — таежная (подзона: *а* — предлесотундровые редкостойные леса, *б* — северная тайга, *в* — средняя тайга, *г* — южная тайга, *д* — сосново-березовые леса); *IV* — широколиственные леса (подзона: *а* — смещанные широколиственно-хвойные леса, *б* — широколиственные леса); *V* — лесостепная; *VI* — степная

Леса обычно заболоченные низкой продуктивности (V и ниже класса бонитета), редкостойные (полнота 0,2—0,4).

Южнее располагается подзона северной тайги. Почти вся ее территория покрыта лесами, обычно сильно заболоченными. Значительные пространства (особенно в Зауралье) заняты болотами. Основной лесообразующей породой на Русской равнине является ель сибирская, сменяемая сосной обыкновенной на песчаных речных террасах и на сфагновых болотах. На Западно-Сибирской равнине широко распространены сосновые леса. Встречаются здесь также и леса из ели и кедра. В горах Урала произрастают леса из ели, пихты и кедра и реже сосны (Горчаковский, 1966; Игошина, 1966). Продуктивность насаждений северной тайги весьма разнообразна. Чаще она характеризуется IV—V классами бонитета, сомкнутость довольно невысокая (0,3—0,5).

В подзоне средней тайги условия уже более благоприятны для произрастания хвойных пород. Однако зима в полосе средней тайги отличается продолжительностью и сильными морозами, особенно в восточной части района. Вегетационный период весьма короткий. Поэтому насаждения не достигают высокой продуктивности. Кроме того, большую отрицательную роль играет сильное заболачивание территории, особенно в прилегающей части Западной Сибири. Господствующее положение из хвойных пород в лесах западных склонов Урала и Предуралья занимает ель сибирская, к которой примешивается пихта сибирская (Колесников, Шиманюк, 1969). На более легких по механическому составу почвах, а также на болотах произрастают сосновые леса. Крупные массивы сосны расположены, например, в районах верховьев Ижмы, Печоры, Камы. Вместе с сосной (а иногда и в чистом виде) нередко встречается лиственница Сукачева. В горных районах Среднего Урала преобладают елово-пихтовые леса, к востоку уступающие место соснякам. В Зауралье во многих местах произрастает кедр сибирский, который в лесах Предуралья можно встретить довольно редко (Поварницын, 1944; Непомилуева, 1967). В Зауралье представлены также и лесные формации с елью сибирской, пихтой сибирской и лиственницей сибирской в качестве основных или сопутствующих пород.

Природные условия определяют формирование в подзоне средней тайги насаждений IV, реже III, а на заболоченных участках и V классов бонитета.

Подзона южной тайги характеризуется хорошими условиями для жизнедеятельности хвойных растений. Территория ее южной части покрыта елово-пихтовыми (на западе) и сосновыми (на востоке) лесами. Среди ельников и пихтачей Предуралья на Камской террасе, вдоль рек Сылвы и Чусовой расположены сосновые боры. И, наоборот, среди сосновых боров Зауралья иногда встречаются еловые и пихтовые леса. В Зауралье про-

израстает также кедр (его доля значительно снижена по сравнению со средней тайгой) и лиственница сибирская. Горы покрыты елово-пихтовой тайгой, а по восточным склонам — сосновыми лесами.

Продуктивность насаждений довольно высокая — II—III класса бонитета, однако в низменной части Зауралья она зачастую снижается до IV класса в связи с сильным заболачиванием территории.

В юго-восточной части таежной зоны распространен своеобразный природный комплекс переходного типа — подзона сосново-березовых лесов. Она несет определенное влияние близкой Казахстанской степи. Климат отличается теплым сухим летом и довольно суровой зимой. Заболачивание территории выражено очень слабо. В силу благоприятных условий местопроизрастания древостои из преобладающих здесь сосны обыкновенной и березы бородавчатой (реже пушистой) характеризуются наилучшими показателями — I—II классами бонитета. На горных склонах Урала встречается лиственница, граница ареала которой спускается на юг примерно до 52° с. ш. (Бобров, 1929). Вдоль северо-западной границы возможно произрастание ели и пихты (Колесников, 1961).

В юго-западной части Урала располагается зона широколиственных лесов с двумя подзонами: смешанных широколиственно-хвойных лесов и широколиственных лесов. Климат здесь сравнительно мягкий, лето продолжительное, теплое, влажное; зима более мягкая, многоснежная. В западных предгорьях Урала, а также в горах Южного Урала широко распространена ель, которая поднимается до верхней границы леса. Здесь встречается также и сосна обыкновенная. Виды ели изучены слабо, но некоторые исследователи считают, что здесь ель европейская переходит в сибирскую (Сукачев, 1928). Леса на равнине характеризуются в среднем II классом бонитета, а в горах — III—IV.

Лесостепь на Урале располагается по южной окраине как таежной, так и широколиственно-лесной зон. Для нее характерен засушливый климат, с жарким (особенно в восточной части) летом. Зима — холодная в Зауралье и более теплая — на западе. Из хвойных пород встречается, в основном, сосна обыкновенная и изредка лиственница. Характерной особенностью лесостепи является чередование лесных массивов с распаханными степными участками.

Наиболее крупные массивы сосновых боров встречаются в лесостепи Челябинской и Курганской областей. Они достаточно хорошо описаны в литературе (Соловьев, 1960; Колесников, 1961). Их можно разделить на две формации: сосновые боры на каменистом субстрате и боры на песках. Продуктивность сосновых лесов весьма разнообразна: от I до III—IV классов, чаще II—III.

Степи Урала и прилегающей территории также не лишены хвойной древесной растительности. Здесь встречаются островные сосновые боры. Из наиболее крупных участков следует назвать Брединский, Джабык-Карагайский, Бузулукский и другие массивы. В восточной (Зауральской) половине степи, к которой приурочены многочисленные сосновые массивы, климат континентальный с суровой малоснежной зимой и жарким летом. Часто наблюдаются суховеи. Продуктивность лесов снижается в среднем до III класса бонитетов.

Оценивая значение природных факторов для жизни хвойных растений, следует отметить их большую неоднородность на изученной территории. Все виды семейства Pinaceae произрастают в весьма разнообразных почвенных и климатических условиях. Это, безусловно, не может не сказываться на характере важнейших их признаков и свойств вида. При этом особое значение имеет неравноценность разных видов уральских хвойных в отношении диапазона охватываемых экотопов. Сосна обыкновенная, как следует из вышеизложенного, является на Урале чрезвычайно пластичной породой, с большой экологической амплитудой. Она произрастает во всех подзонах тайги (от предлесотундровых редкостойных до сосново-березовых лесов), в широколиственных лесах лесостепи и степи, всюду занимая обширные территории. Она встречается как в Предуралье, так и в Зауралье, на равнинах и в горах. Однако ее отличительной особенностью является относительно слабое продвижение в горы, она почти нигде не выходит на верхнюю границу леса. Нет ее и у северной границы лесов, в лесотундре. К почвенным условиям сосна не требовательна и ее насаждения охватывают чрезвычайно широкий перечень почвенных разностей. Она растет на слабосформированных каменистых почвах, на тяжелых, средних и легких суглинках, на песках, супесях и торфах, предпочитая, однако, легкие почвы. Сосна произрастает на подзолистых, дерново-подзолистых, горно-лесных, серых и темно-серых лесных, глеевых, болотно-торфяных и других почвах. В отношении увлажнения почвы она также чрезвычайно лабильна, вынося как сухие дюнные пески или горные склоны, так и заболоченные участки, где больше не может расти ни одна другая древесная порода.

Ель сибирская распространена на Урале почти так же широко, как и сосна. На север она заходит дальше, произрастая уже в лесотундре и образуя северную границу леса. На юг она спускается к зоне широколиственных лесов, охватывая обширные пространства тайги. Особенно распространена ель в районах Предуралья, а также в горах, всюду, где имеется достаточная влажность почвы и атмосферы. Ель менее характерна для Зауралья и восточных склонов Урала в связи с малым количеством осадков и недостаточным увлажнением почвы и воздуха. В горах она всюду — на Приполярном, Северном, Среднем

и Южном Урале — образует верхнюю границу леса. Местами ель даже заходит в тундру. В лесостепи, степи и сосново-березовых лесах этот вид отсутствует. Ель довольно требовательна к плодородию и особенно увлажнению почвы. Она не выносит сухих почв и сильной заболоченности: произрастает на подзолистых и дерново-подзолистых и горно-лесных почвах тяжелого и среднего механического состава.

Пихта сибирская похожа по экологической амплитуде на ель сибирскую, однако она менее холодостойка. По этой причине она отсутствует на северной границе леса, несколько отступая к югу, а в лесах подгольцового пояса Урала гораздо реже, чем ель выступает в качестве доминанта (Горчаковский, 1966). Как примесь к ели пихта произрастает на всей территории таежной зоны и в широколиственных лесах. Она также, как и ель, не выносит сухости почвы и не растет на болотах. Чувствительна к повышенному плодородию.

Кедр сибирский более стенотопный вид по сравнению с предыдущими. Его ареал на Урале ограничивается Приполярным, Северным и Средним Уралом и Приуральем. На юг он спускается в основном до 58° с. ш., хотя отдельные его островки встречаются до широты 56°55′ и даже южнее. В Предуралье кедр встречается гораздо реже, чем в Зауралье. Произрастает он и в горах Урала, иногда образуя верхнюю границу леса вместе с елью, пихтой и лиственницей. На северную границу леса кедр не выходит. К почвенно-гидрологическим условиям относительно требователен. Он обычно встречается на серых глееватых почвах, подзолистых или горно-подзолистых, а также слабо сформированных щебенистых.

Лиственницы Сукачева и сибирская — виды, весьма близкие по своим экологическим особенностям. На Урале, в горной и предгорной части, и на равнинах Предуралья в основном растет лиственница Сукачева или формы, переходные к сибирской. На Полярном и Приполярном Урале встречается типичная сибирская лиственница (Горчаковский, 1968). Лиственничники распространены на равнине от лесотундровой (и даже тундровой) зоны до южной окраины лесостепи, а в горах — от нижних до верхних пределов леса. Это говорит о большой холодостойкости и значительной экологической амплитуде вида. Однако чистые лиственничники встречаются относительно редко в связи с малой конкурентноспособностью этой породы. Лиственница требовательна к почве, лучше растет на основных горных породах, не переносит песков и заболоченности.

Характерной чертой нашего исследования было одновременное детальное изучение всех форм внутривидовой изменчивости. Большинство наиболее ценных по своей точности работ до сих пор проводилось на ограниченных участках. Так, Прихойзер (Priehüusser, 1956) изучал индивидуальную изменчивость ели обыкновенной на относительно небольшой территории Баварско-

го леса, Корженивский (Korzeniewski, 1953) — на еще меньшей территории Черногорского леса. Такого же масштаба исследования большинства других западноевропейских, а также и советских исследователей. Это позволило им оценить характер индивидуальной изменчивости вида лишь на ограниченном участке, что не дает возможности судить об общих закономерностях варьирования. С другой стороны, такие авторы крупных сводок по внутривидовой систематике, как В. Н. Сукачев (1928), Свобода (Svoboda, 1953, 1955), Н. В. Дылис (1961) и многие другие, не имели возможности глубоко оценить индивидуальную изменчивость при широком географическом диапазоне исследований. Это определило возникновение целого ряда спорных положений в области оценки форм изменчивости древесных растений. Во избежание этого, мы одновременно проводили детальное изучение проявлений всех форм внутривидовой изменчивости на основе специально разработанной методики.

Сбор материала для изучения закономерностей внутривидовой изменчивости нами проводился на специальных опытных участках, как правило, в старых (VI—VII класса возраста) насаждениях, заложенных в различных пунктах Урала. При этом опытные участки разделялись на две группы: основные и дополнительные (см рис. 1). Наиболее детально изучались первые, с них собирались образцы хвои, шишек и семян, проводился детальный обмер и описание деревьев. На дополнительных участках собиралась часть образцов, обмера деревьев обычно не делалось. Основные опытные участки расположены в Предуралье, Зауралье и в горной части Урала и охватывают все ботанико-географические зоны и подзоны, за исключением широколиственной и лесостепной, где заложены только дополнительные опытные участки. Климатические особенности каждого участка отражают специфику природного района, в котором они располагаются. С севера на юг, соответственно с изложенной выше характеристикой района исследований, изменялись все показатели климата. Хорошо заметно также изменение метеорологических элементов при продвижении с запада на восток и при подъеме в горы.

Опытные участки отражают природно-климатические особенности той или иной подзоны и в ботанико-лесоводственном отношении (табл. 1). При закладке их выбирались более или менее типичные для данного района экотопы. За основу брались наиболее распространенные типы леса из группы зеленомошников в южной и средней тайге и сосново-березовых лесах, более увлажненные — багульниковые, долгомошники, сфагновые — в северной тайге; травяные боры — в лесостепной и степной зоне. При описании типов леса мы руководствовались, главным образом, работами уральских геоботаников и лесотипологов — П. И. Чудникова, Б. П. Колесникова, Н. А. Коновалова, П. Л. Горчаковского, Ф. А. Соловьева, Р. С. Зубаревой и др.

Таблица 1

Краткая лесоводственная характеристика основных опытных участков

Участок	Тип леса	Рельеф	Класс бонитета	Состав древостоя	Класс возраста	$H_{ср}$, м / $Д_{ср}$, см
Предуралье						
Интинский (Коми АССР)	Ельник сфагновый	Всхолмленный	V б	7Е3С	V	6/12
Сосногорский (Коми АССР)	а) Сосняк черничниковый	Слабо всхолмленный	IV	9С1Е	V	16/20
	б) Сосняк багульниковый	Ровный	V	10С	IX	16/26
Ухтинский (Коми АССР)	Сосняк багульниковый	»	V а	10С	VII	12/18
Гайнский (Пермская обл.)	а) Сосняк вересковый	Всхолмленный	III	9С1Б	VI	22/31
	б) Сосняк черничниковый	»	III	8С2Е	VIII	21/32
Пермский (пригородный)	Сосняк брусничник	Слабо всхолмленный	III	10С	II	6/8
Чайковский (Пермская обл.)	Сосняк брусничник	Всхолмленный	II/III	10С	VI	23/32
Зауралье						
Ямальский (Тюменская обл.)	Кедровик зеленомошниковый	Ровный	V а	7К3Е+Лц	VII	11/18
Кондинский (Тюменская обл.)	а) Сосняк багульниково-зеленомошниковый	»	IV	9С1Лц	VI—VII	19/28
	б) Сосняк сфагновый	Понижение	V б	10С+Е	VII—VIII	8/10
	в) Сосняк лишайниково-брусничниковый	Всхолмленный	IV	10С	VII	19/29
Ивдельский (Свердловская обл.)	а) Сосняк бруснично-черничниковый	Ровный	III	8С2Лц	VII	25/36
	б) Сосняк сфагново-багульниковый	То же	V	10С	VII	14/22
Верхотурский (Свердловская обл.)	Сосняк зеленомошниковый	»	II	9С1Б+Л	VII	26/32
Тавдинский (Свердловская обл.)	Ельник черничниковый	»	II	6П3Е1Б	VI—VII	25/30

Таблица 1 (окончание)

Участок	Тип леса	Рельеф	Класс бонитета	Состав древостоя	Класс возраста	$H_{ср}$, м / $Д_{ср}$, см
Свердловский (пригородный)	а) Сосняк разнотравный	Всхолмленный	III	10С	II	6/8
	б) Сосняк сфагновый	Понижение	Vб	10С	VI—VIII	5/18
Талицкий (Свердловская обл.)	а) Сосняк черничниковый	Ровный	II	10С+Б	VI—VIII	28/40
	б) Сосняк бруснично-черничниковый	Слабо волнистый	I	10С	VI	30/36
	в) Сосняк ягодниково-зеленомошниковый	» »	II	8С2Б	VI	28/32
	г) Сосняк бруснично-черничниковый	Ровный	II	10С+Б	VI—VII	28/36
	д) Сосняк черничниковый	Слабо волнистый	II	10С+Б	VII	29/36
Курганский (пригородный)	Сосняк травяно-зеленомошниковый	Ровный	II	10С, ед. Б	VI	27/35
Анненский (Челябинская обл.)	Сосняк мелкозлаковый	»	III	10С	VI	23/32
Семиозерный (Кустанайская обл.)	Сосняк злаково-разнотравный	Слабо всхолмленный	III	10С+Б	V—VI	24/34
Горный Урал						
Ивдельский (Свердловская обл.)	Кедровик зеленомошно-ягодниковый	Пологий склон	IV	5К3Е1П1Б	VIII—IX	20/26
Шалинский (Свердловская обл.)	Ельник разнотравно-зеленомошниковый	Склон 5—10°	III	5Е3П1Лц1Б	VI—VIII	22/28
Белорецкий (БАССР)	Сосняк травяно-зеленомошниковый	Склон горы 7—15°	III	10С	VI	25/43
Зилаирский (БАССР)	Сосняк вейниково-типчаковый	Возвышенное плато	III	10С+Б	VI	22/36

Другой особенностью нашей работы явилась попытка одновременной оценки признаков различных категорий — структурных, функциональных и качественных (химических). Трудно назвать исследование, в котором автор пытался бы всесторонне оценить ту или иную форму изменчивости с охватом разнообразных признаков. Обычно выбираются лишь показатели одной категории. Сташкевич (Staszkiewicz, 1961, 1963), например, исследовал только морфологические особенности шишек сосны. На их характеристике основаны все соображения автора о таксономии и филогении вида. Йентис-Шаферова (Jentys-Szaferowa, 1949—1952) избрала, наоборот, морфологию листьев берез, а Голубчик (Holubčik, 1966) — форму чешуй ели обыкновенной и т. д. Есть попытки оценить внутривидовую изменчивость по некоторым качественным признакам, например по содержанию сухого вещества в хвое сосны (Langlet, 1936), эфирных масел в живице сосны (Бардышев, 1958), содержанию сахаров в хвое (Воропанов, 1954) и т. д. Однако следует иметь в виду, что глубокое познание сущности изменчивости лежит на пути исследования всего комплекса признаков и свойств вида. В связи с этим мы изучили ряд показателей, причем одни из них (структурные признаки, особенно более доступные — размер ствола, шишек и т. д.) удалось оценить более глубоко, а другие (особенно функциональные и качественные) — менее детально.

На основных опытных участках проводилось описание растительности, почвы и таксационных показателей насаждений. Затем модельные деревья, обычно в количестве 100 экз., вырубались (кроме участков в степных борах) и детально описывались их морфологические особенности: общая длина ствола; его диаметр на высоте 1,3 *м*; длина до первого мертвого сучка и первой живой ветви; протяженность грубой темной корки; длина, ширина и форма кроны; распределение побегов по половым типам; окраска и строение коры; замерялся прирост верхушечного побега за возможно большее число лет (обычно за 30). Подсчитывался на пне возраст деревьев. Со всех деревьев отбирались образцы хвои с трех частей кроны (верхней, средней и нижней трети), с побегов разного возраста (для сосны обычно до 5—6 лет, для других видов — до 10—14 лет). Собирались все спелые женские шишки. В условиях лаборатории проводились измерения длины хвои и ее количества на побегах. Часть образцов хвои использовалась для анатомического анализа. Для этого готовились обычно временные препараты. У большинства образцов проводилось определение количества сырой золы методом сухого озоления. При изучении зольности бралось до 50—100 деревьев с каждого участка. Большое количество образцов было необходимо для получения статистически достоверных данных. Из части хвои делалось определение общего фосфора по Лоренцу, азота и кальция (Петербургский, 1961).

Специальному изучению подвергались пигменты пластид —

хлорофиллы *а* и *б*. Определение велось на более молодых деревьях (II класса возраста) на четырех опытных участках. Сезонная и индивидуальная изменчивость определялась на одном участке (в районе Свердловска), в других районах проведены разовые определения (в конце июля — начале августа). Во всех случаях изучалось содержание пигментов в свежей только что собранной хвое во избежание ошибок, связанных с распадением их при фиксации. Определение велось методом бумажной хроматографии, разработанным в Ботаническом институте АН СССР (Сапожников, Бронштейн, Красовская, 1955). Для анализа химического состава хвои использовались образцы с 10—15 деревьев с каждого участка.

Изучение анатомического строения хвои велось на 12—15 (иногда 5) модельных деревьях с участка. Обычно использовалась хвоя со средней части кроны. С каждого дерева, с ростовых, женских и мужских побегов (у ели — только с ростовых), отбиралось 15 пар хвоинок среднего для данного района размера. Препараты, как правило, просматривались без дополнительного окрашивания, поскольку все анатомические элементы у хвои хорошо идентифицируются. Игла разрезалась всегда на середине, получалась целая серия срезов, из которых отбирался наименьший по величине поперечника (этим способом предотвращалось использование косого, не строго перпендикулярного длине иглы, среза, замеры которого дают искусственно увеличенные показатели анатомических элементов). На поперечном срезе изучались: его ширина, высота; ширина и высота проводящего пучка; толщина кутикулы, эпидермиса, гиподермы, эндодермы; размеры смоляных каналов (в двух направлениях), количество каналов, клеток ксилемы, трансфузионной ткани, склеренхимных волокон, хлорофиллоносной паренхемы. Изучалась форма паренхимных клеток и клеток эндодермы, расположение смоляных каналов и некоторые другие особенности строения хвои. У спелых женских шишек определялась длина, абсолютно сухой вес (после высушивания при 105°), форма и размеры семенных чешуй (с зарисовкой их), окраска, количество полнозернистых и пустых семян (после высушивания при 55—60°). Полнозернистость семян определялась взрезыванием. Для удобства шишки сразу же распределялись на фракции по их длине (через 5 *мм*), и подсчеты семян проводились отдельно по фракциям. Это дало возможность изучить эндогенную изменчивость шишек в пределах дерева. Семена также взвешивались по отдельным фракциям, рассчитывался средний вес и количество для каждой фракции, а затем для целого дерева. Поскольку шишки с разных частей кроны собирались отдельно, получен материал, характеризующий особенности плодоношения с различных уровней кроны. У семян и крылаток сосны, ели и пихты определялись также окраска с детальным ее описанием и объединением потом в цветовые группы.

В шишках, семенах и крылатках всех хвойных пород проводилось изучение пигментов, обусловливающих образование окраски. При этом использовалась методика идентификации фенольных соединений, описанная Зейкелем (1968), Гейссманом (1960) и Шмидтом (1960).

Семена сосны обыкновенной и ели сибирской из большей части основных опытных участков проращивались при различных режимах температуры и при разной степени засоленности субстрата с целью изучения дифференциации вида по биологическим свойствам. Контролем служили варианты, где семена проращивались на водопроводной воде при температуре 16—20°. Проращивание во всех случаях велось на фильтровальной бумаге, в чашках Петри. Для опытов использовались обычно семена от 20—25 (иногда 10—50) деревьев с каждого участка.

Отдельную серию опытов составляли эксперименты по изучению дифференциации потомства отдельных популяций по быстроте роста. Здесь использовались как проростки (обычно однолетние растения на стадии образования семядолей), так и молодые растения, выращенные на специальном субстрате (речной песок с добавлением питательного раствора). Во втором случае применялся метод выращивания в вегетационных ящиках с поступлением воды снизу. Этот метод успешно применялся нами на протяжении многих лет (Мамаев, 1956). Сеянцы (или проростки) различного возраста по мере окончания опыта отмывались от песка (или просто вынимались из чашек Петри в случае выращивания на чистой воде), измерялись и взвешивались. Анализ растений проводился с разделением их на корневую, стеблевую части и хвою (семядоли у проростков). Закладывались также и полевые опыты на территории ботанического сада Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Проведены посевы сосны обыкновенной и пихты сибирской.

Большое внимание было уделено изучению морфологии пыльцы сосны обыкновенной. Она собиралась в период ее высыпания из микроспорангиев, затем на временных препаратах после фиксации в спирте и окрашивания в растворе ацетокармина (способ, близкий к методу Водхауза, Wodehouse, 1935) она зарисовывалась под микроскопом с помощью рисовального аппарата (увеличение ×600). На рисунках измерялись основные элементы пыльцевых зерен: общая длина тела (L), длина тела (A), высота тела (B), длина (C), высота (D) воздушного мешка. Все обозначения приняты, согласно имеющимся в литературе данным (Моносзон-Смолина, 1949, и др.), кроме того введено понятие о «парусности» пыльцы $C + D/A + B$.

Изучались особенности формирования мужских генеративных органов у сосны обыкновенной. Для этого были использованы, в основном, три участка в Зауралье. На них периодически отбирались образцы мужских почек и прослеживалась

постепенная смена этапов органогенеза от начала закладки мужской шишки до вылета зрелой пыльцы. При отборе образцов подбирались ветви одного порядка, расположенные на одной высоте и ориентированные в одну сторону света. Наблюдения велись на молодых (II класса возраста) деревьях. На этих же деревьях собиралась пыльца и бралась хвоя для определения пигментов. Все остальные признаки изучались обычно на взрослых деревьях (обычно VI класса возраста), у которых сформировался определенный устойчивый тип морфоструктуры. Известно, что в молодняках некоторые признаки (главным образом, размер шишек и семян) весьма изменчивы; стабильность их проявляется лишь в зрелом возрасте. Поэтому мы использовали, в основном, старые насаждения, у которых уже стабилизировались морфологические показатели.

Характеристику всех признаков и свойств дерева мы пытались, по возможности, выразить в виде чисел. Материал, полученный нами, довольно обширен. Он включает, прежде всего, 2100 срубленных на основных пробных площадях модельных деревьев, которые детально описаны и обмерены. Проведено описание, обмер, взвешивание и получение семян из 180 тыс. шишек сосны, 3000 ели, многих сотен шишек пихты, кедра и лиственницы. Кроме того, описаны размеры шишек и форма чешуй еще у 2100 деревьев ели.

Точно такие массовые методы применялись и при изучении других показателей.

Так, размеры хвои и охвоенности побегов получены при обмере хвои у 550 модельных деревьев сосны, 290 деревьев ели, 115 деревьев кедра и т. д. Это составляет многие десятки тысяч измерений отдельных элементов (игл). Особенности анатомического строения хвои изучались на 1270 препаратах сосны, 240 ели, 150 пихты. Проведено определение золы в хвое 350 деревьев сосны и 80 — ели, хлорофиллов в хвое 70 деревьев, кальция — в хвое 105 и шишках 110 деревьев, фосфора — у 70 деревьев сосны. Проращивалось около 750 образцов семян сосны обыкновенной и около 100 — ели сибирской. Примерно на $^2/_3$ из них проводилось морфометрическое изучение проростков. Кроме того, заложены вегетационные опыты, где растения, полученные из семян около 150 образцов, замерялись в более старшем возрасте.

Такой материал дал нам возможность во всех случаях применить для обработки методы вариационной статистики. Для каждого признака находилось среднее арифметическое ($M_{ср}$), ошибка среднего арифметического (m), квадратическое отклонение (σ), точность (P). При сравнении одноименных признаков использовался критерий Стьюдента — Фишера с вычислением $t = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$. Для оценки роста сеянцев в полевых опытах

применялся в ряде случаев дисперсионный анализ. Широко использовалось для оценки взаимосвязи признаков вычисление коэффициента корреляции (r) и (реже) корреляционного отношения (η). Как уже отмечалось, вычисление статистических показателей проводилось раздельно на трех уровнях изменчивости: эндогенном (в пределах организма), индивидуальном (в пределах насаждения) и географическом (в пределах всего района исследований).

В отличие от принятого в научной практике метода оценки степени варьирования признаков с помощью лимитов мы применили всюду расчет величины коэффициента вариации C. Это дает возможность получить более объективное представление об амплитуде изменчивости признаков (Мамаев, 1968, 1969).

В работе приведены лишь итоговые данные наших расчетов. Почти весь промежуточный материал в целях сокращения объема рукописи опущен, хотя он и был бы полезен для более полного представления о характере изменчивости тех или других признаков. Во многих случаях по той же причине не указаны значения статистических показателей — σ, C, t и т. д. Объяснительный текст также сильно сокращен, и многие положения изложены тезисно.

Изложение результатов исследований проводится путем описания каждой формы изменчивости. При этом преследовалась цель осветить следующие вопросы:

а) показать степень изученности той или иной формы изменчивости;

б) описать характерные особенности проявления той или иной формы у разных видов семейства Pinaceae;

в) показать причины возникновения изменчивости данного типа;

г) установить основные закономерности варьирования признаков разных категорий в пределах каждой формы изменчивости.

Глава III

Эндогенная изменчивость

Эндогенная изменчивость у древесных растений наблюдается по многим структурным признакам — по размерам и форме листьев, по размерам и форме цветков, плодов, семян и шишек, по размерам побегов, окраске органов, их опушенности, числу листьев, плодов, цветков на побеге, по размерам пыльцевых зерен, по анатомическому строению листьев и побегов. Из функциональных признаков неоднородны показатели фотосинтеза, дыхания, ферментной активности тканей листьев, интенсивность роста побегов, способность укоренения черенков и т. д. Изменчивость по качественным признакам наблюдалась в отношении содержания хлорофилла и антоцианов в листьях и побегах, количества воды в них, по содержанию аскорбиновой кислоты, зольных элементов и азота, углеводов, белков, алкалоидов, глюкозидов, ростовых веществ и т. д. Эндогенная изменчивость в корне отличается от изменчивости индивидуумов в популяции прежде всего тем, что носит, как правило, фенотипический характер (хотя в пределах организма нередко наблюдается и возникновение генотипических уклонений — почковых вариаций).

В основе эндогенной изменчивости организма лежат две причины. Это, во-первых, биологические особенности роста и развития данного вида, обусловливающие взаимокорреляцию органов в пределах индивидуума. Многие виды древесных растений отличаются характерной способностью образовывать мощную центральную ось роста, доминирующую в пределах организма. К ним, например, относятся почти все виды из семейства Pinaceae. Осевой побег у них имеет максимальные показатели для образующихся на нем органов — хвои, шишек, почек. У него интенсивнее происходит усвоение углекислоты и обменные процессы. По мере роста дерева главный участок роста перемещается выше. Верхушка дерева и его органы имеют господствующее положение в организме, получают бо́льшую часть минеральных веществ и воды, имеют лучший доступ света. В них выше содержание ауксинов. Нижележащие органы обычно гораздо слабее развиты. В течение жизни дерева происходит непрерывное перемещение ярусов роста и изменение положения и роли органов в кроне. У прочих древесно-кустарниковых пород

также наблюдается данное явление, но в менее выраженной форме, чем у хвойных. У пальм вообще растет только верхушечная меристема, а боковые почки не развиваются.

Во-вторых, огромное значение имеют особенности взаимодействия органов растения с внешней средой. В различных участках кроны или корневой системы дерева наблюдается сильное колебание показателей комплекса экологических факторов и контакт растения и среды происходит по-разному. Эндогенная изменчивость признаков внутри индивидуума имеет приспособительное значение, именно благодаря ей осуществляется принцип единства растения и среды в индивидуальном плане. Более мощный побег в кроне обычно развивается там, где имеется лучший доступ света. К этому пункту направляется более мощный ток воды и минеральных элементов, здесь энергичнее синтезируются биологически активные вещества, активнее идет транспирация, фотосинтез и дыхание, образуются цветки и плоды. По всем этим показателям данный побег будет отличаться от затененного побега. Последний, однако, может иметь листву с повышенным содержанием хлорофилла, а его клетки характерны некоторой удлиненностью. При дальнейшем усилении затенения побега размеры анатомических элементов уменьшаются, листья этиолируются. В общем, растение осуществляет принцип единства со средой путем саморегуляции ростовых и других процессов, за счет чего в нем и возникает эндогенная изменчивость органов, тканей, физиологических процессов и биохимических превращений. Организм не может не обладать этим свойством.

В последнее время в семеноведении растений выделяют три типа разнокачественности семян в пределах организма в зависимости от ее причин: экологическую, матрикальную и генетическую (Строна, 1966). Хотя явление разнокачественности семян и нельзя полностью отождествлять с эндогенной изменчивостью других органов растения, в то же время между ними имеется и много общего. В частности, первые две группы причин (экологические и матрикальные), как мы уже заметили, служат основой формирования разнокачественных органов: побегов, листьев, плодов и т. д. Однако в образовании семени важнейшую роль играют, кроме того, факторы, связанные с генетической неоднородностью организмов, определивших его формирование, тогда как для рассматриваемых нами признаков они имеют лишь спорадическое значение. Поэтому в дальнейшем при оценке эндогенной изменчивости генеративных признаков мы не затрагиваем вопроса разнокачественности семян по их основным признакам — наследственным свойствам, которые определяются генотипом не только материнского дерева, но и отцовского; а разнокачественность семян, следовательно, может рассматриваться, по существу, уже не как проявление изменчивости в пределах одного организма, а скорее как дифферен-

циация особей в популяции. Исключение представляют размеры семени и его окраска, которые у хвойных растений обусловлены наследственными свойствами материнского организма и различиями в условиях формирования семян в разных частях дерева.

Амплитуда эндогенной изменчивости, по существу, специально почти никем не изучалась. Ряд теоретических соображений по этому поводу можно найти, однако, в работах Деннерта (Dennert, 1926), Н. П. Кренке (1933—35) и ряде других. Некоторый фактический материал имеется в исследованиях лесных селекционеров, но он разрознен и касается лишь отдельных признаков. При этом указанным данным не придается самостоятельного значения.

Эндогенная изменчивость, вероятно, может проявляться у всех признаков индивидуума, которые характеризуют органы, образующиеся во множественном количестве. Выше уже говорилось о варьировании таких функциональных и качественных признаков, как интенсивность физиологических процессов, содержание в тканях различных органических веществ и т. д. Однако амплитуду изменчивости признаков данного типа трудно оценить с помощью объективных математических критериев, поскольку фактический материал ограничен. Это лучше сделать путем оценки изменчивости структурных признаков древесных растений.

Сначала коснемся вегетативных органов (табл. 2)

Таблица 2

Эндогенная изменчивость некоторых вегетативных органов взрослых деревьев в лесах Урала

Вид	Орган	Показатель	Лимиты коэффициента вариации	Число выборок
Сосна обыкновенная	Однолетние побеги	Длина	33,9—63,3	5
	Одновозрастная хвоя	Длина	11,1—17,7	9
	То же	Число смоляных каналов	11—13	3
	»	ширина	6,2—9,6	4
		высота	5,5—8,8	4
		Ширина проводящего цилиндра	8,0—12,6	2
Кедр сибирский	»	Длина	8,5—16,2	4
Ель сибирская	Однолетние побеги	»	40,9—41,1	2
	Одновозрастная хвоя	»	14,1—19,3	2
Пихта сибирская	Однолетние побеги	»	42,3	1
	Одновозрастная хвоя	»	20,1	1

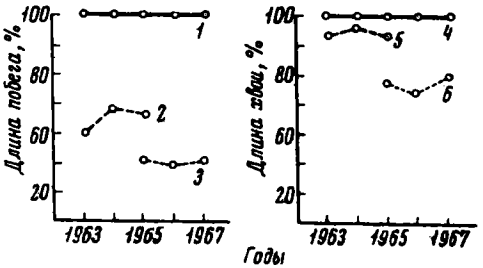


Рис. 2. Величина прироста побегов и длина хвои в разные годы в зависимости от положения ветвей в кроне. Деревья сосны обыкновенной из Челябинской обл.

Прирост: *1* — осевого побега; *2* — бокового побега на деревьях VI; *3* — на деревьях I класса возраста. Длина хвои: *4* — на осевом побеге; *5* — на боковом побеге деревьев VI; *6* — на боковом побеге I класса возраста

У всех видов наибольшей амплитудой изменчивости характеризуется величина прироста, образовавшегося в том или другом году. Длина хвои имеет гораздо меньший размах варьирования, что говорит о довольно высокой степени независимости этого признака от внешней среды и, что особенно интересно,— об относительной независимости от условий роста побега. При большом колебании размеров прироста хвоя изменяет свою величину гораздо слабее, хотя закономерную связь и известную синхронность в изменении этих двух показателей нельзя отрицать.

Величина анатомических элементов хвои показывает низкий уровень изменчивости — значение коэффициента вариации не превышает 12—13%.

Размеры вегетативных органов, как мы отмечали, зависят от коррелятивных соотношений между побегами в кроне и колебания значений факторов внешней среды в различных частях кроны. Проиллюстрируем это положение.

Снижение прироста боковых ветвей достигало у молодых деревьев около половины его длины у осевого побега, тогда как размеры хвои уменьшились в среднем примерно на $^1/_4$ (рис. 2). У молодых деревьев ярко проявляется доминирующая роль осевого побега и хвоя на боковых ветвях гораздо короче, чем на главных. Однако градиент снижения ее размера гораздо слабее выражен, чем у самих побегов. У старых деревьев различия в приросте осевых и боковых побегов менее заметны, они не превышают 30—40%. Хвоя же отличается еще меньше — на осевых побегах она длиннее, чем на боковых в среднем лишь на 4—7%. Следовательно, ростовые корреляции слабо сказываются на дифференциации размеров хвои в пределах организма.

На рассматриваемый показатель могут влиять также условия среды, изменяющиеся по уровням кроны. Приведем данные о средних размерах хвои сосны и кедра в разных частях кроны — на верхушке, в средней части и нижней (рис. 3). Как видно, различия эти очень невелики и, как правило, статистически недостоверны, хотя у кедра некоторое увеличение длины

хвои на верхних ветвях и наблюдается. Таким образом, положение побегов в ярусах кроны мало отражается на размерах хвои. Более важную роль играет их распределение в пределах ветви дерева по порядкам ветвления. Большое значение имеют также условия водоснабжения и минерального питания ветви, а в ее пределах — отдельных побегов. Кроме того, влияют самые разнообразные случайные факторы (механические повреждения побегов или хвои, нападение вредителей, заболевание, сильное затенение ветви и т. д.). Все это создает предпосылки для флюктуирования вегетативных признаков организма.

Обратимся к генеративным признакам. Имеется богатая литература о варьировании размера шишек различных видов хвойных в пределах кроны одного дерева. Однако она касается, главным образом, вопроса об изменении величины шишек в различных ярусах кроны. Материалов об общей амплитуде изменчивости генеративных органов на дереве гораздо меньше.

Проведенные нами наблюдения показывают (табл. 3), что эндогенная изменчивость генеративных признаков характеризуется довольно различной амплитудой колебания (рис. 4). Для линейных размеров она лежит обычно в пределах значения

Таблица 3

Эндогенная изменчивость некоторых генеративных признаков хвойных пород, произрастающих в лесах Урала

Вид	Орган	Показатель	Лимиты коэффициента вариации	Число выборок
Сосна обыкновенная	Спелые женские шишки	Длина	9,0—18,1	50
	То же	Вес	18,4—25,5	11
	Семена	»	23,6	1
	Крылатки	Длина	16,0—19,1	2
	Мужские колоски	»	13,6—18,3	8
	То же	Ширина	4,9—14,1	8
	Мужские стробилы	Длина	6,3—10,5	8
	Пыльцевые зерна	Общая длина	3,3—7,5	43
	То же	Высота тела	6,2—8,6	5
	»	Длина воздушных мешков	7,5—10,5	7
Кедр сибирский	Спелые женские шишки	Длина	12,3—17,8	6
	То же	Вес	22,7—26,7	4
Ель сибирская	»	Длина	7,7—14,4	7
	»	Вес	19,4—21,6	3
Пихта сибирская	»	Длина	6,6—13,5	4

Таблица 4

Средние размеры шишек сосны в разных частях кроны

Район	Число модельных деревьев	Показатель	Части кроны		
			верхняя $M_{ср} \pm m$	средняя $M_{ср} \pm m$	нижняя $M_{ср} \pm m$
Ивдельский	50	Вес, *г*	2,78±0,09	2,96±0,08	3,06±0,101
(Свердловская обл.)	50	Длина, *мм*	34,1±0,57	35,2±0,53	35,5±0,57
Талицкий	26	Вес, *г*	2,98±0,18	3,01±0,21	3,04±0,24
(Свердловская обл.)	26	Длина, *мм*	33,2±0,76	32,9±0,81	33,1±0,99
Белорецкий	43	„ „	37,6±0,52	38,2±0,45	38,7±0,52
БАССР)	43	Вес, *г*	4,59±0,15	4,65±0,13	4,59±0,13

$C = 8—15\%$. Такой показатель типичен для размера спелых женских шишек и мужских колосков. Длина крылаток варьирует на более высоком уровне (16—19%), а размеры стробилов и пыльцы отличаются низкой амплитудой изменчивости (3—10%). Один и тот же признак — длина шишек — у разных видов хвойных имеет весьма близкую амплитуду колебания, если оценивать ее по коэффициенту вариации (7—18%).

Коэффициент вариации весовых показателей во всех случаях примерно в два раза превышает амплитуду линейного показателя того же признака. Это объясняется тем, что при весовых характеристиках наблюдается как бы сложение амплитуды линейных измерений (длины и ширины). Превышение весовой амплитуды колебания признака над линейной было показано на зоологических объектах И. И. Шмальгаузеном (1935). В дальнейшем мы рассмотрим подробнее (на более репрезентативном материале) зависимость между колебаниями весовых и линейных измерений признака.

Наши данные о величине коэффициента вариации органов в пределах кроны дерева согласуются с материалами других авторов. Так, А. И. Ирошников (1963) для линейного размера шишек кедра сибирского приводит цифру $C = 7—17\%$, С. А. Петров (1962) для сосны обыкновенной 6—8%. По Ренваллю (Renvall, 1912), коэф-

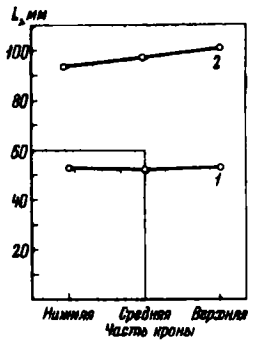


Рис. 3. Длина хвои сосны обыкновенной (*1*) и кедра сибирского (*2*) в разных частях кроны дерева. Свердловская обл.

фициент вариации длины шишек в кроне сосны колеблется от 7 до 14%, а по Мишукову (1966), от 7 до 18%. Для лиственницы сибирской Н. В. Дылис (1947) дает величину $C = 6—16\%$, а В.С. Онучин (1962) несколько более высокое значение коэффициента $C = 8{,}1—20{,}2\%$. К сожалению, для вегетативных органов нам не удалось найти в литературе каких-либо сведений о величине коэффициента вариации.

При суждении о причинах, вызывающих эндогенную изменчивость генеративных органов деревьев, целесообразно использовать имеющиеся у нас данные о размерах шишек на разных уровнях кроны (табл. 4).

Они показывают, что средние величины практически одинаковы во всех частях кроны (коэффициент достоверности различия почти во всех случаях меньше 2) и положение в кроне не сказывается на размерах (длине и весе) шишек. Лишь в насаждении, произрастающем на Северном Урале, намечается тенденция к увеличению веса шишек в нижней части кроны. Значение коэффициента достоверности повышается до 2,2. При анализе каждого дерева в отдельности можно наблюдать, что у основной массы индивидуумов обычно встречаются небольшие или несколько более заметные, но незакономерные флюктуации признака. В то же время у некоторых экземпляров можно заметить определенную дифференциацию величины шишек в зависимости от того, в какой части кроны они сформировались. Таких деревьев обычно имеется не более 20—30% от общего числа. Их анализ представляет значительный интерес для выяснения причин, вызывающих варьирование размера шишек в кроне.

Рассмотрим более детально морфологические особенности этих деревьев (табл. 5).

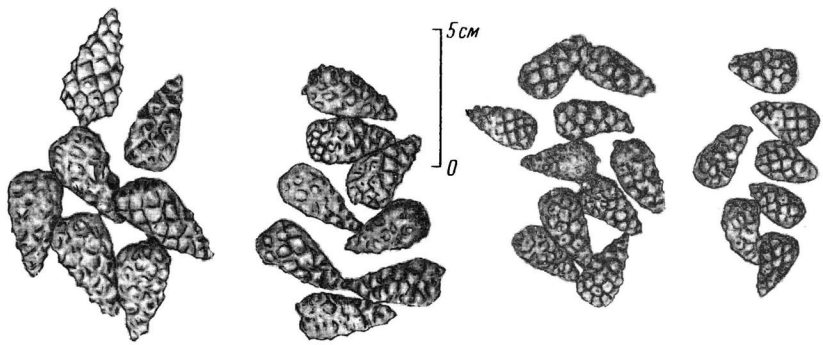


Рис. 4. Эндогенная изменчивость размера шишек сосны обыкновенной. Зилаирский район БАССР

Таблица 5

Морфологические показатели деревьев сосны, имеющих закономерное изменение размеров шишек по частям кроны
(от верхней к нижней)

Район	Увеличение шишек					Уменьшение шишек				
	Число модельных деревьев	Ствол		Крона		Число модельных деревьев	Ствол		Крона	
		Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Средняя длина (% от высоты ствола)	Диаметр, м		Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Средняя длина (% от высоты ствола)	Диаметр, м
Ивдельский (Свердловская обл.)	13	27,4	43,9	45,1	5,6	7	24,6	35,9	35,7	4,3
Талицкий (Свердловская обл.)	6	29,9	51,0	48,2	10,0	4	29,7	45,5	37,7	6,0
Белорецкий, БАССР	9	23,0	46,8	69,0	4,6	5	23,3	44,5	58,9	4,4

Деревьев с отчетливо выраженным закономерным увеличением или снижением размера шишек от верхушки кроны к ее нижним частям немного, что не позволяет провести статистическую обработку материала. Однако и без такой обработки заметны характерные особенности деревьев с разным типом эндогенной динамики размера шишек. Экземпляры, у которых наблюдается постепенное увеличение веса и длины шишек от верхней части кроны к нижней, отличаются в среднем большей толщиной ствола, раскидистой мощной кроной, занимающей более значительную часть ствола, чем у деревьев, относящихся к противоположной группе. По всем признакам это представители «господствующих» классов Крафта или особи «ускоренного развития». При более детальном анализе заметно, что такие деревья, как правило, имеют более толстые нижние сучья даже при их длине, не превышающей размеры ветвей других экземпляров. Это обстоятельство создает более благоприятные условия для питания развивающихся шишек. Мощные нижние ветви усиленно снабжают генеративные органы водой и минеральными веществами; конкурентные взаимоотношения между отдельными побегами кроны складываются таким образом, что нижние ветви попадает больше и ассимилятов.

Верхние ветви таких деревьев обычно слабее развиты и уступают первенство в конкурентной «борьбе» органов за пищу нижним ветвям.

Иное дело у экземпляров, имеющих более тяжелые и крупные шишки в верхней части кроны. Здесь более сильным раз-

витием отличаются ветви на вершине дерева, что и определяет выгодные условия для развивающихся женских шишек.

В случае равномерного развития ветвей наблюдается варьирование трофических условий формирования шишек и они имеют относительно одинаковый вес в верхней, средней и нижней частях кроны дерева.

Таким образом, варьирование размеров шишек в пределах организма подчиняется, прежде всего, общим законам роста и формирования кроны и связано с наличием ростовых взаимокорреляций внутри организма. Это утверждение не противоречит принципу зависимости размеров генеративных органов (как и всех других) от колебания факторов внешней среды, поскольку само развитие кроны дерева определяется в значительной степени внешними причинами. Однако связь между экологическими факторами и размером шишек опосредована через коррелятивную систему роста органов растения.

На размерах шишек отражаются и другие факторы. Из них следует назвать ориентацию кроны по странам света. Л. Ф. Правдин (1931) показал различия в качестве семян в зависимости от сектора кроны, где они формировались, у деревьев ели обыкновенной, а В. И. Носков (1954), Л. Н. Грибанов (1959), Дамиан и др. (Damian, Negrutiu, Beldeanu, 1964) у сосны обыкновенной. Имеет значение также действие ветра, механические и биотические повреждения, колебания температур в кроне дерева и соотношение между количеством шишек, образующихся в разные годы на той или иной ветви. Кроме того, строение кроны дерева сильно отклоняется от той идеальной схемы, которая была нами нарисована. Иногда мощные ветви образуются на середине кроны. В другом случае, наоборот, средняя часть состоит из тонких слабых ветвей, тогда как на верхушке и у основания находятся толстые крупные ветви. Все это сказывается на размере шишек, обусловливая существование самых разнообразных отклонений от нормы. Но общая тенденция, тем не менее, сохраняется. Величина шишек в пределах организма зависит, в первую очередь, от развития ветвей. Это подтверждают и исследования Ценча (Zentsch, 1961), установившего зависимость между весом шишек и толщиной побегов, к которым они прикреплены.

Данная закономерность, но в более слабой форме наблюдается частично и в отношении веса семян. Из общего количества 28 деревьев, отличающихся закономерным повышением веса шишек сверху вниз по кроне, такое же закономерное увеличение веса семян имели 10 деревьев. У остальных семена были одинаковыми во всех частях кроны. Из 16 экз., имевших снижение веса шишек, сохранили такую же закономерность в отношении веса семян только 2 дерева. Это говорит о том, что размер семян отличается повышенной стабильностью по сравнению с размером шишек. Особенно ясно это проявляется у осо-

бей, характеризующихся снижением размера шишек в нижней части кроны. Вес семян не показывает в этом случае синхронного падения. Природа «оберегает» растение от чрезмерного изменения размера столь важного органа, как семя. Если бы организм не обладал таким свойством стабилизации размера семени, то шишки из нижней части кроны деревьев со слаборазвитой кроной потеряли бы свое биологическое значение как репродуктивного органа, поскольку очень мелкие семена имеют плохую всхожесть.

В то же время увеличение размера семян, нередко наблюдающееся в нижней части кроны деревьев с мощной кроной (в нашем опыте 10 из 28 образцов), является, напротив, полезным биологическим свойством и встречается гораздо чаще, чем предыдущий случай (2 из 16 образцов).

Характерно, что семена в нижней части кроны обычно всегда немного крупнее, чем на вершине дерева (на 0,2—0,4 *мг*). Хотя статистическая достоверность этой разницы недостаточна (коэффициент *t* не превышает значения 1,3), факт увеличения веса семян в нижней части кроны не вызывает сомнения (табл. 6) Это еще раз свидетельствует о большой роли, которую играет степень развития ветви, на которой формируются женские шишки. Мы имели дело во всех случаях со старыми (старше 120 лет) насаждениями. В этом периоде рост в высоту сильно ослабевает, теряется функция доминирования верхушки и мощные боковые ветви, особенно нижние, начинают более успешно перехватывать воду, минеральные соли и ассимиляты у других частей кроны. На этих ветвях складываются несколько более благоприятные условия для питания шишек и семян.

Таблица 6

Вес (*мг*) семян в разных частях кроны. Показано среднее арифметическое (*M*) и его ошибка (*m*)

Район	Число модельных деревьев	Части кроны		
		верхняя	средняя	нижняя
Ивдельский (Свердловская обл.)	45	4,42±0,111	4,46±0,118	4,64±0,111
Талицкий (Свердловская обл.)	20	4,77±0,197	4,81±0,178	5,11±0,184
Белорецкий (БАССР)	44	4,98±0,141	5,11±0,123	5,20±0,161

В литературе имеются довольно противоречивые данные о размерах шишек и семян, формирующихся на разных уровнях кроны. Так, по исследованиям О. Г. Каппера (1926), у сосны наиболее крупные шишки и семена образуются в средней части кроны, по В. П. Князеву (1954) и Ценчу (Zentsch, 1961),—

в нижней, по Е. Д. Годневу (1960),— в верхней. Д. А. Стецкая (1957) и В. И. Носков (1954) считают, что тип изменения величины шишек сосны в кроне зависит от густоты стояния насаждений — в низкополнотном древостое более тяжелые шишки в нижней части, а в высокополнотном — на вершине. У ели обыкновенной по одним данным более длинные шишки находятся в верхнем секторе кроны (Правдин, 1931). По наблюдениям Голубчика (Holubčik, 1967), длина их не связана с положением в кроне. У лиственницы европейской и дугласии (Winjum, Johnsson, 1964) длина шишек и качество семян снижаются сверху вниз. Указанные противоречия объясняются тем, что авторы изучали деревья с кронами различного типа развития. При большом многообразии крон и при обычном числе моделей это может дать не совсем точное представление об изменениях величины шишек или семян.

Значение ростовых корреляций для эндогенной изменчивости генеративных органов легче установить на примере сосны обыкновенной, чем для других представителей семейства Pinaceae, у которых, как правило, урожай сосредоточен в верхней части кроны (кедр сибирский, ель, пихта). Однако общие закономерности зависимости размера плодовых образований от степени развития побегов, по-видимому, сохраняются и у этих видов.

Не следует забывать, что закономерное увеличение размеров генеративных органов по мере усиления развития ветвей проявляется только при оценке этого признака в пределах одного индивидуума. Если же брать разные деревья, то очень часто можно встретить случаи, когда у экземпляра с мощными ветвями шишки (и семена) более мелкие, чем у экземпляра со слаборазвитой кроной. На этом мы остановимся более подробно в главе, посвященной индивидуальной изменчивости.

Мы оценили эндогенную изменчивость признаков по ее величине. Но для более глубокого познания этого явления большое значение может представлять оценка типа распределения величин, характеризующих тот или иной признак. С этой стороны, весьма интересным и полезным оказался графический метод анализа вариационных рядов. Были использованы кривые распределения размеров (длины) шишек сосны у 25 модельных деревьев, произрастающих в светлохвойных лесах Южного Урала (Белорецкий район). С них были собраны все шишки, обмерена их длина и построены кривые распределения отдельно для каждого дерева. Форма кривой характеризовалась показателем асимметрии (или косости) A_s (Федоров, 1957). При этом предполагалось, что форма кривой должна быть близкой к нормальному распределению ($A_s = \sim 0$), но может показывать асимметрию, если на варьирующем признаке отражается воздействие каких-либо факторов, сдвигающих его частоту в ту или другую сторону от среднего значения. Этим методом поль-

зуются в генетике для изучения варьирования исследуемых признаков (Шварц, 1967).

Полученные данные (табл. 7) свидетельствуют, что действительно преобладают (приблизительно на $^2/_3$) индивидуумы, у которых распределение шишек по размерам характеризуется нормальной кривой.

Близким к нормальному считают распределение, когда кривая имеет показатель асимметрии $A_s = 0 \pm 0{,}25$. При $A_s > 0{,}25$ наблюдается явная положительная симметрия, при $A_s < -0{,}25$ — четко выраженная отрицательная. Таким образом, в нашем случае 16 кривых (№ 9—23) весьма близки к нормальному типу, две (№ 24—25) — характеризуются положительной асимметрией и семь (№ 1—7) — отрицательной. Как видно, среди асимметричных кривых преобладают кривые с отрицательным показателем косости. Следовательно, в изученном древостое кривые распределения размеров шишек в пределах кроны дерева в ряде случаев отличаются несколько удлиненной левой частью и более крутой и короткой правой половиной. Это говорит о том, что действующий в пределах организма «механизм» стабилизации размеров шишек более резко ограничивает верхний предел величины данных органов, чем нижний. Организму «не выгодно» чрезмерное увеличение размера генеративных органов, поскольку может происходить слишком большой расход ассимилятов на их формирование, что, в свою очередь, чревато опасностью нарушения некоторых жизненно важных функций растения.

Таблица 7

Показатель асимметрии (A_s) вариационных кривых длины шишек ($L_ш$) в пределах кроны отдельных деревьев сосны, произрастающих на Южном Урале (Белорецкий р-н, БАССР)

Номер модели	$L_ш$	A_s	Характер распределения	Номер модели	$L_ш$	A_s	Характер распределения
1	38,8	—0,639	Отрицательная асимметрия	14	32,2	—0,047	Нормальное распределение
2	37,7	—0,578	То же	15	38,0	—0,025	
3	41,2	—0,509	,,	16	39,0	—0,025	То же
4	40,5	—0,445	,,	17	38,5	—0,001	•
5	41,5	—0,410	•	18	30,0	+0,020	•
6	33,1	—0,371	•	19	39,0	+0,059	•
7	37,7	—0,343	•	20	37,1	+0,133	•
8	38,2	—0,201	Нормальное распределение	21	30,6	+0,140	•
9	32,2	—0,121	То же	22	39,0	+0,144	•
10	37,8	—0,091	,,	23	37,2	+0,154	•
11	38,4	—0,071	•	24	35,5	+0,255	Положительная асимметрия
12	30,0	—0,070	•	25	35,6	+0,285	
13	34,8	—0,065	•				

Изученное насаждение сосны расположено в горах Южного Урала, где размеры шишек несколько выше обычных — у модельных деревьев они достигают средних значений 30,0—41,2 *мм*. В других районах Урала шишки несколько мельче. Не исключено, что данное обстоятельство может повлиять на тип распределения показателей, характеризующих данный признак, и изменить характер кривых. В связи с этим был обследован участок, находящийся на довольно бедных песчаных почвах надпойменной террасы р. Камы в Пермской области, где шишки сосны гораздо мельче — короче на 5—10 *мм* и легче на 1—2 *г*. Однако какого-либо изменения описанной выше закономерности не наблюдалось (табл. 8). Из 25 моделей шесть имели кривые,

Таблица 8

Показатель асимметрии (A_s) вариационных кривых длины шишек ($L_ш$) в пределах кроны отдельных деревьев сосны, произрастающих в Предуралье (Чайковский р-н, Пермской обл.)

Номер модели	$L_ш$	A_s	Характер распределения	Номер модели	$L_ш$	A_s	Характер распределения
1	32,0	—0,729	Отрицательная асимметрия	14	28,6	+0,016	Нормальное распределение
2	28,4	—0,519	То же	15	27,4	+0,017	То же
3	33,9	—0,470	»	16	35,0	+0,025	»
4	32,4	—0,466	»	17	27,0	+0,032	»
5	28,6	—0,396	»	18	31,7	+0,043	»
6	37,0	—0,266	»	19	31,5	+0,057	»
7	37,5	—0,193	Нормальное распределение	20	34,4	+0,063	»
8	28,8	—0,189	То же	21	27,5	+0,097	»
9	32,8	—0,170	»	22	34,3	+0,097	»
10	34,7	—0,147	»	23	30,4	+0,119	»
11	35,2	—0,044	»	24	28,9	+0,178	»
12	34,2	—0,044	»	25	33,7	+0,218	»
13	29,0	—0,007	»				

характеризующиеся отрицательной асимметрией, а остальные показали нормальное распределение. Кривых с положительным значением коэффициента асимметрии не оказалось вообще. Таким образом, и в данном насаждении наблюдается тенденция к ограничению верхнего предела размера шишек. Однако верхний предел лежит ниже, чем в предыдущем участке, поскольку условия среды довольно сильно отличаются. Большое значение имеют, по-видимому, и генотипические особенности каждого древостоя. Кстати, своеобразие генотипического набора отражается и в том, что в пределах одного участка не наблюдается пропорциональной зависимости между типом распределения

признака и размером шишек. Для каждого генотипа характерен свой средний оптимальный размер шишек и он (генотип) специфически отзывается на воздействие экологических факторов.

Аналогичную картину мы наблюдали для характера распределения признака и в других насаждениях. Так, у 12 деревьев ели сибирской (Шалинский район Свердловской обл.) кривые распределения длины шишек характеризовались: 3 — отрицательной, 1 — положительной асимметрией, 8 — нормальной кривой.

Исходя из анализа всех этих данных можно полагать, что амплитуда эндогенной изменчивости регулируется в процессе взаимодействия индивидуума со средой, причем это регулирование идет в основном по пути ограничения верхних пределов абсолютных величин шишек. Нижние пределы стабилизируются менее четко.

Как уже отмечалось, исследованию и оценке эндогенной изменчивости до сих пор почти не уделялось внимания. Дендрологи и селекционеры обычно не вычленяли этого типа изменчивости, что, несомненно, должно в ряде случаев сказываться на получаемых ими результатах. По существу же исследование закономерностей внутривидовой изменчивости растений должно начинаться с изучения эндогенной изменчивости, с оценки ее амплитуды. При этом, в частности, будут получены данные о числе образцов, которые необходимо отбирать с каждого растения. И лишь на основе представления о величине эндогенной изменчивости того или иного признака следует переходить к оценке его варьирования в популяции.

Подводя итоги, можно сделать следующие краткие выводы:

Эндогенная изменчивость — свойство, присущее всем видам древесных растений и распространяющееся на все признаки, которые характеризуют «множественные» органы.

Величина амплитуды эндогенной изменчивости колеблется в широких пределах — от очень низкой до очень высокой. Она зависит, в первую очередь, от признака и в меньшей степени от систематической принадлежности растения. Амплитуда эндогенной изменчивости признакоспецифична, но не видоспецифична. Это довольно четко проявляется у видов семейства Pinaceae, но, по-видимому, данная закономерность распространяется и на другие древесные породы (Мамаев, 1968).

Причинами, вызывающими эндогенную изменчивость у растений, являются флюктуации микроклимата в кроне дерева или условий питания в сфере распространения корневой системы, коррелятивные отношения между органами в процессе роста, различные механические и биотические повреждения и т. д. Однако для структурных признаков наибольшее значение имеют отражающие цикл онтогенетического развития ростовые корреляции, через которые опосредовано также и действие внешней

среды. В связи с этим варьирование таких признаков, как размеры хвои, шишек, семян и т. д., зависит в определенной степени от колебания величины побегов в кроне, и, следовательно, от особенностей развития той или иной части кроны или ветви. Все органы дерева, кроме длины годичного побега, обнаруживают довольно высокую степень независимости от непосредственного действия факторов внешней среды.

Принцип гомеостаза функций и строения живых организмов распространяется и на закономерности эндогенной изменчивости. Он проявляется в данном случае в том, что растение обладает свойством саморегулирования амплитуды эндогенной изменчивости. При этом реализуется наиболее оптимальный тип взаимодействия организма с окружающей средой.

Глава IV

Половая изменчивость

Все разнообразие половых типов у древесных растений укладывается в четыре основных категории.

1. Однодольные обоеполые гермафродиты (мужские и женские органы находятся в одном цветке).

2. Однодомные раздельнополые растения (мужские и женские органы в разных цветках на одном растении).

3. Двудомные (мужские и женские цветки на разных особях).

4. Полигамные (имеются мужские, женские и гермафродитные цветки).

В пределах этих категорий выделяются различные сексуальные формы или типы (Kerner, 1891; Jampolsky, 1922; Correns, 1928; Розанова, 1935). Половая изменчивость в популяции наиболее резко проявляется у двудомных видов, население которых строго дифференцировано на «мужские» и «женские» особи. Однако она нередко наблюдается и у однодомных раздельнополых растений и у полигамных, в случае появления индивидуумов с заметным преобладанием цветков одного пола.

Половой диморфизм двудомных видов относительно хорошо изучен у таких растений, как конопля, хмель, кукуруза, огурцы, щавель (Hartmann, 1956; Минина, 1962). Есть данные и в отношении древесных видов — тополей, ив, эвкоммии, бархата, облепихи, ясеней, кленов, маслины, тунга, айланта и др.

Деревья разного пола у двудомных видов различаются многими морфологическими и другими особенностями. Еще Гейер (Heyer, 1884) приводил данные о том, что мужские экземпляры айланта и клена красного имеют бо́льшую высоту, чем женские. Позднее накоплены дополнительные данные о морфологических и физиологических особенностях половых форм (Джапаридзе, 1963, 1965).

В отношении однодомных видов, у которых половой диморфизм наблюдается в связи с преобладанием на различных экземплярах цветков одного пола, также было проведено немало исследований. Большинство их авторов пытались установить различия, существующие между индивидуумами разного пола. Однако решение этой задачи оказалось очень сложным делом.

Изучение таких однодомных видов древесных растений, как дуб, береза, вяз и другие, пока не дало определенных результатов.

Распределение деревьев сосны обыкновенной по половым типам

Древесные породы из семейства Pinaceae также относятся к однодомным раздельнополым видам. Разделение полов у них происходит обычно в пределах организма, хотя в ряде случаев наблюдается существование и однополых индивидуумов. Изучение половой дифференциации хвойных деревьев сильно затрудняется характером распределения шишек в кроне (женские шишки обычно размещены на вершине), мелкими размерами и в связи с этим слабой доступностью для наблюдения мужских шишек, а также поздним наступлением периода репродукции. Исключение представляет сосна обыкновенная, которая отличается целым рядом особенностей, позволяющих более легко наблюдать образование женских и мужских генеративных органов с молодого возраста до отмирания дерева. Поэтому мы использовали (как и другие исследователи) для изучения половой изменчивости хвойных, главным образом, данные о половой специфике этого вида.

Соображения о существовании у сосны некоторой половой дифференциации можно встретить еще в работах Зябловского (1804), П. Дивова (1809), Гартигов (Hartig a. Hartig, 1834), фон Моля (Von Mohl, 1845). Затем проблему пола у сосны исследовали С. З. Курдиани (1912), Сильвен (Silven, 1908), Ренваль (Renvall, 1912), О. Г. Каппер (1926), Мюллер (Müller, 1937) и др. Позднее появились обстоятельные работы Л. Ф. Правдина (1950), А. П. Юновидова (1950), Т. П. Некрасовой (1954, 1960), Мельхиора (Melchior, 1960; Melchior, Heitmüller, 1961). Многие из авторов этих исследований приходят к заключению о том, что пол у сосны в основном определяется условиями внешней среды и коррелятивными соотношениями ростовых процессов. Л. Ф. Правдин выдвинул гипотезу об эволюционном разделении полов, происходящем у Pinus silvestris на современном этапе ее филогенеза. Несмотря на многочисленные попытки, пока никому не удалось доказать существования определенных различий в морфологии или биологии «половых типов» сосны. Надо заметить, что специальных исследований такого рода с использованием репрезентативного материала, почти не проводилось.

В 1954—1964 гг. мы провели работы по определению процента участия различных половых типов сосны для некоторых областей лесной зоны европейской части СССР и прилегающего к ней района Западной Сибири. Наблюдения велись, главным образом, на срубленных модельных деревьях 110—150-лет-

него возраста, произрастающих в различных типах леса (но в основном в борах-брусничниках). Установлено наличие в лесной зоне семи половых типов деревьев сосны.

А. Женские индивидуумы. Их характеризует абсолютное преобладание женских шишек и почти полное или полное отсутствие мужских.

Б. Мужские индивидуумы. Абсолютное преобладание мужских шишек; женские встречаются единично или отсутствуют.

В. Индивидуумы с явным преобладанием женских шишек. Мужские шишки имеются в относительно меньшем количестве и обычно на нижних, реже средних, ветвях.

Г. Индивидуумы с явным преобладанием мужских шишек; женских цветков мало, они только на верхних ветвях.

Д. Индивидуумы с небольшим числом женских (на верхних) и мужских (обычно на нижних ветвях) шишек.

Е. Индивидуумы с большим количеством женских (на вершине и в середине кроны) и мужских (на средней и нижней, нередко и в верхней частях кроны) шишек.

Ж. Нецветущие.

Заметим, что количество мужских цветков, которое может образоваться, по абсолютной величине всегда гораздо больше, чем женских. На 1 погонном метре побега (плодоносящей части кроны) насчитывается женских цветков до 6—8, но обычно 0,5—2, тогда как мужских обычно 2—5, а очень часто 8—12 и даже 16—20. Поэтому мы использовали относительную шкалу степени цветения (Мамаев, 1956а), согласно которой количество мужских и женских шишек оценивается на основе различных абсолютных показателей. Например, индивидуумы из группы *В* (преобладание женских шишек) могут иметь одинаковые абсолютные значения количества мужских и женских цветков хотя относительные показатели здесь и различны.

Интенсивность образования шишек того или иного пола на одном и том же дереве в различные годы неодинакова.

Во избежание ошибки при подсчете числа цветков и определении полового типа дерева мы использовали данные о цветении за три года. Как известно, у сосны следы шишек долго сохраняются на ветвях и по ним легко определить пол дерева.

В распределении деревьев различных половых типов по географическим районам существенных отличий нет (табл. 9). В лесной зоне, где проводились исследования, как правило, преобладают индивидуумы, продуцирующие и мужские, и женские шишки. Из смешаннополых деревьев спелого возраста более всего обильно цветущих из группы *Е* ($^1/_3$—$^1/_2$ от всех экземпляров). Деревья уже достигли этапа усиленного плодоношения, рост в высоту сильно замедлен, кроны разрослись, на них ежегодно образуется значительная масса мужских шишек и по нескольку сотен (и даже тысяч) женских (за один год).

Таблица 9

Распределение половых типов деревьев сосны VI—VIII классов возраста, произрастающих в различных районах лесной зоны, %

Область, республика	Подзона	Половые типы						
		А	*Б*	*В*	*Г*	*Д*	*Е*	*Ж*
Вологодская	Южная тайга	4,1	0	16,7	25,0	16,7	37,5	0
Пермская	Южная тайга	0	0	16,5	20,9	22,0	40,6	0
Свердловская								
север	Северная »	4,1	9,3	16,5	25,7	13,5	30,9	0
юг	Сосново-березовые леса	1,0	2,0	17,1	15,9	9,8	53,7	0,5
Башкирская АССР	То же	1,0	1,1	17,2	23,2	8,0	49,5	0

Смешаннополых слабо цветущих деревьев группы *Д* в 110—150-летнем возрасте меньше, чем индивидуумов группы *Е*: около $^1/_{10}$—$^1/_5$ от общего количества. Всего же смешаннополые индивидуумы составляют в сумме 45—60% древостоя. Остальная часть (почти половина деревьев) падает на долю типов с преобладанием мужских или женских цветков. Из них чаще всего встречаются особи с преобладанием мужской сексуализации (тип *Г*), хотя на них развиваются и женские цветки. Доля таких экземпляров составляет обычно $^1/_5$—$^1/_7$ часть спелого древостоя. Несколько меньше ($^1/_6$ часть) индивидуумов, у которых при малом количестве мужских цветков значительное развитие получают женские (тип *В*). И, наконец, настоящих двудомных растений «еудиойкистов», по М. А. Розановой (1935), очень немного — до 4, а обычно до 1% или нет совершенно. Некоторое отклонение от общего правила представляет северный участок Свердловской обл., где много (9,3%) «мужских» экземпляров. Увеличение числа деревьев типа *Б* объясняется несколько более старым возрастом деревьев на этом участке. Нецветущих деревьев (тип *Ж*) в наших наблюдениях почти не было. В VI—VII классах возраста сосна обязательно образует женские или мужские шишки, или те и другие одновременно.

Приведенные данные говорят о том, что доля участия в популяции различных половых типов в разных районах лесной зоны одна и та же. Каких-либо резких отклонений не наблюдается. Различия в географической среде (в пределах этой зоны) существенно не влияют на изменение полового типа сосны.

Около половины всех деревьев являются отчетливо смешаннополыми, а другая половина характеризуется более или менее резким уклонением в сторону мужской или женской сексуализации. При этом полностью однополых «женских» или «муж-

ских» индивидуумов встречается очень немного. Поэтому трудно согласиться с теми авторами, которые указывают на глубокую дифференциацию сосны обыкновенной по половым типам.

Сходную картину распределения половых типов мы наблюдали также у ели сибирской, кедра сибирского и лиственницы Сукачева. Как правило, у них на одном дереве образуются и мужские и женские шишки. Однако у кедра и ели количество генеративных зачатков обычно значительно меньше, чем у сосны. Особенно сильно это проявляется в неурожайные годы, когда резко снижается число женских шишек. Кроме того, у кедра, ели, а также и пихты образование генеративных органов начинается значительно позже, чем у сосны — в условиях Урала обычно после 40 лет (в сомкнутых насаждениях). Лиственница же по типу половой дифференциации весьма близка сосне.

Морфологические особенности деревьев различных половых типов

Как отмечалось в обзоре литературы, многие исследователи (Ренвалль, Мюллер, Правдин, Некрасова и др.) касались специально вопроса о половых типах сосны обыкновенной. Однако никто из них не дал конкретной морфологической характеристики индивидуумов, различающихся по типу образующихся на них шишек. Поэтому мы приведем некоторые данные, полученные при изучении половых форм сосны в лесах Урала.

На рис. 5 показаны особенности габитуса деревьев, растущих на четырех опытных участках. Расчеты показали, что между деревьями разных половых типов нет достоверных различий по высоте ствола. В каждой группе представлены индивидуумы разнообразной высоты. Почти такая же закономерность и в отношении диаметра ствола. При этом обнаруживается сильная изменчивость толщины отдельных деревьев в пределах каждого полового типа. Однако весьма характерно снижение среднего диаметра деревьев типа *Д*, отличающихся малым количеством как женских, так и мужских шишек. Это так называемые экземпляры замедленного развития, которые длительный период находились в относительном угнетении, а в настоящий момент имеют высоту не ниже средней. При анализе размеров кроны у них обнаруживается уменьшение ее диаметра и протяженности по стволу по сравнению с другими типами. У деревьев типа *Е*, а нередко и типа *А* отмечается увеличение протяженности и диаметра кроны. В старых сосновых насаждениях у деревьев одного полового типа ствол и крона могут быть самой разнообразной величины и формы и, наоборот, при одной характеристике ствола и кроны возможно наличие или преобладание генеративных органов разного пола. Ис-

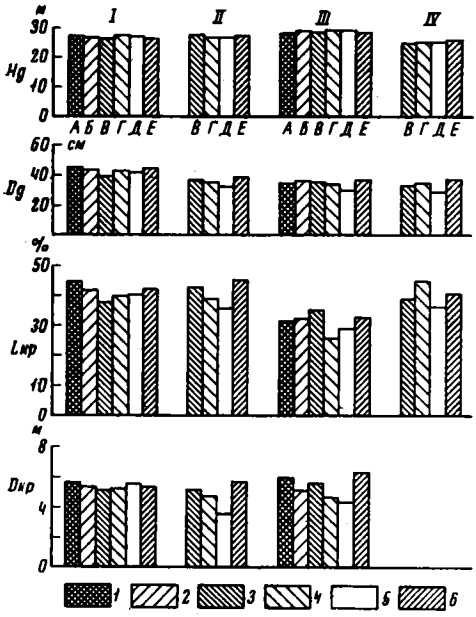


Рис. 5. Размеры ствола и кроны у деревьев различных половых типов в различных районах Урала

I — Чайковский р-н Пермской обл., *II* — Ивдельский р-н и *III* — Талицкий р-н Свердловской обл., *IV* — Белорецкий р-н БАССР. Половые типы: *А* — женские; *Б* — мужские; *В* — с преобладанием женских шишек; *Г* — с преобладанием мужских шишек; *Д* — обоеполые экземпляры с малым количеством мужских и женских шишек; *Е* — обоеполые с большим количеством мужских и женских шишек; $H_д$ — высота дерева; $D_д$ — диаметр дерева; $L_{кр}$ — протяженность кроны; $D_{кр}$ — диаметр кроны

ключение представляют деревья с малым количеством шишек (мужских и женских) — они обычно имеют меньший диаметр ствола и кроны.

Для характеристики формы ствола деревьев мы высчитали величину отношения высоты их ствола к диаметру (относительную высоту). Этот показатель отображает итог развития дерева в зависимости от степени сомкнутости полога и светового режима насаждения. Чем гуще стоят деревья и меньше доступ света к их кронам, тем выше абсолютное значение относительной высоты. Изученные экземпляры сосны характеризуются в зависимости от половой группы следующими показателями (табл. 10).

Таблица 10

Относительная высота ($M_{ср} \pm m$) деревьев сосны обыкновенной различных половых групп в насаждениях Свердловской обл.

Район	Половой тип					
	А	*Б*	*В*	*Г*	*Д*	*Е*
Ивдельский	58,8±2,97	57,7±2,38	62,3±3,46	63,7±3,32	62,6±2,28	57,3±1,21
Талицкий	—	—	74,8±2,78	74,4±4,43	79,6±3,20	67,9±1,67
Тот же	81,5±7,50	81,3±7,23	83,7±8,31	87,1±4,89	95,2±3,33	82,3±3,12

В старых древостоях относительная высота имеет весьма низкую величину (60—80). Ее варьирование в зависимости от полового типа дерева не подчиняется определенной закономерности. Однако можно отметить, что экземпляры с обильным количеством как мужских, так и женских шишек (тип *Е*) чаще характеризуются сниженной относительной высотой по сравнению с другими типами. Они отличаются несколько большей толщиной при сниженной высоте ствола. Это свидетельствует о их господствующем положении в насаждении. В то же время особи с малым количеством мужских и женских шишек (тип *Д*) заметно превышают другие деревья по абсолютному значению относительной высоты Н/Д. Как уже отмечалось выше, они имеют меньший диаметр, что и влечет за собою снижение этого показателя. Такие деревья входят (или входили ранее) в категорию особей, испытывающих более сильное воздействие окружающих деревьев, конкурирующих с ними за свет, влагу, питание. Их относительная угнетенность и вызвала снижение интенсивности образования шишек. В результате типы *Д* и *Е* достоверно различаются по относительной высоте друг от друга, а в ряде случаев и от иных половых типов. Остальные половые группы при некоторых колебаниях средних значений данного показателя не показывают статистической достоверности различий. Это обусловливается в определенной степени и тем, что в пределах каждой группы относительная высота у разных деревьев сильно варьирует.

Была определена также толщина основных скелетных сучьев, образующих крону дерева (табл. 11).

При этом толстыми считались ветви с диаметром (у основания) более 18—20 *см*, средними — 10—18 *см* и тонкими — менее 10 *см*. Оказалось, что у полового типа *Д* (слабое женское и мужское «цветение») преобладают экземпляры с тонкими ветвями, а у типа *Е* (сильное женское и мужское «цветение»), наоборот, с толстыми и средними. У других двух типов (с относительным преобладанием генеративных органов того или

Таблица 11

Распределение деревьев в пределах половой группы по толщине основных ветвей, %

Район	Деревья с ветвями	Половой тип			
		В	*Г*	*Д*	*Е*
Талицкий (Свердловская обл.)	Толстыми	28,6	25,0	0	47,0
	Средними	47,6	41,7	20,0	36,7
	Тонкими	23,8	33,3	80,0	16,3
Чайковский (Пермская обл.)	Толстыми	42,9	41,1	6,2	40,0
	Средними	35,7	49,9	40,7	51,6
	Тонкими	21,4	10,0	53,1	8,4

иного пола) деревья имели ветви разнообразной толщины. К сожалению, в нашем распоряжении было слишком мало материала в отношении «однополых» экземпляров (типы *А* и *Б*).

Различия в морфологическом и анатомическом строении хвои и ее количестве в зависимости от полового типа побегов

Обратимся теперь к характеристике хвои — важного ассимиляционного органа (табл. 12).

Как известно, у изученных нами видов крона разделяется по генеративным ярусам — побеги с женскими шишками обычно расположены в верхней части, а с мужскими — в нижней (Горчаковский, 1958). Такое размещение может отражаться на размерах игл, анализ хвои надо проводить раздельно с побегов разного пола с учетом их расположения в кроне. У видов рода Pinus разделение побегов на группы по половой принадлежности осуществляется очень легко, чего нельзя сказать о видах Picea и Abies, у которых плохо сохраняются следы мужских шишек. Поэтому наши данные относятся только к видам Pinus.

У сосны обыкновенной в любой части кроны максимальный размер хвои имеют женские побеги. Это является следствием их более мощного развития. Побеги, несущие женские шишки, как правило, развиваются на осевых ветвях, имеющих лучшие условия питания. Мужские шишки формируются обычно на побегах второго порядка, отличающихся сниженным приростом. Поэтому их хвоя имеет меньшие размеры. Различия всюду

Таблица 12

Размеры хвои ростовых и половых побегов
(Ивдельский р-н Свердловской обл.), *мм*

Вид	Тип побега	Часть кроны					
		верхняя		средняя		нижняя	
		$M_{ср} \pm m$	n	$M_{ср} \pm m$	n	$M_{ср} \pm m$	n
Сосна обыкновенная	*Р*	40,6±0,52	87	40,1±0,59	97	43,7±0,70	88
	♀	44,9±0,60	85	45,9±0,61	74	48,0±0,65	82
	♂	39,3±0,50	73	40,3±0,44	86	41,3±0,50	85
Кедр сибирский	*Р*	101,4±1,26	86	95,3±1,18	97	94,7±1,17	100
	♀	100,8±1,27	53	—	—	—	—
	♂	—	—	88,4±1,87	31	84,2±2,68	7

Примечание. *n* — количество модельных деревьев; *Р* — ростовые побеги; ♀ — женские побеги; ♂ — мужские побеги.

достоверны ($t>3{,}0$). Примерно в таких же условиях развиваются и ростовые побеги. Хвоя на них лишь немного превышает хвою мужских побегов. У кедра наименьшие размеры также имеет хвоя побегов, на которых расположены мужские шишки. Что же касается хвои женских и ростовых побегов, то она не различается по размерам. У кедра, как известно, женские шишки образуются обычно лишь на самых верхних хорошо освещенных мощных ветвях, в средней и нижней частях кроны их обычно не бывает. На мощных верхних ветвях хорошо развита и «ростовая» хвоя, не уступающая по длине «женской».

Размеры хвои разного типа не остаются неизменными в различных частях кроны. У сосны наблюдается некоторое увеличение размеров хвои ростовых, женских и мужских побегов от верхней части кроны к нижней. У кедра, наоборот, на верхушке дерева хвоя женских и ростовых побегов крупнее.

Таким образом, размеры хвои варьируют в зависимости от того, на каком типе побега она сформировалась.

Детальный анализ основных размерных показателей, характеризующих анатомическую структуру хвои на поперечном срезе, не показал существенных различий между побегами разного пола (табл. 13). Величина центрального проводящего цилиндра, степень развития покровных тканей, диаметр и количество смоляных каналов зависят в основном от общих размеров хвои. Наблюдающиеся в ряде случаев различия недостаточно резко заметны или мало достоверны. Для более глубокого представления об отклонениях в анатомическом строении игл сосны в зависимости от типа побега лучше представить имеющийся материал в форме относительных индексов, что позволяет устранить влияние абсолютных размеров хвои. Расчет относительных величин показал, что они колеблются в зависимости от места сбора образцов. Что же касается влияния половой специфики побегов, на которых образовалась хвоя, то ее роль сводится к тому, что хвоя на «мужских» побегах несколько более выпуклая, чем на ростовых и особенно на «женских». Кроме того, у нее несколько гуще располагаются смоляные каналы (потому ниже индекс A/N). Для более детального анализа анатомического строения хвои приведем результаты изучения трех моделей сосны из Аман-Карагайского бора Казахской ССР (табл. 14).

Анатомическая структура хвои, как показывают эти наблюдения, относительно мало различаются у побегов разных типов. Довольно четко проявляется лишь наличие в трансфузионной паренхиме «женской» хвои повышенного числа трахеидных клеток и склеренхимных волокон, а в проводящем пучке — ксилемных волокон. Это свидетельствует о лучших условиях поступления воды и минеральных веществ в хвою женских побегов и о более прочном строении ее тканей по сравнению с побегами другого типа.

Таблица 18

Абсолютные и относительные размеры анатомических элементов хвои сосны обыкновенной на побегах разного пола

(Средние показатели для 10 модельных деревьев)

Показатель	Свердловская обл. Талицкий р-н			Курганская обл. Курганский р-н		
	побеги					
	Р	♀	♂	*Р*	♀	♂
Абсолютные размеры (среднее арифметическое, *мк*)						
Хвоя						
ширина (*А*)	1480	1550	1420	1260	1380	1300
высота (*В*)	710	740	700	630	690	670
ЦПЦ*						
ширина (*а*)	910	980	864	760	880	820
высота (*в*)	340	360	337	310	340	330
Толщина покровных тканей (*э*)	33	33	32	33	32	33
Диаметр углового смоляного канала	89	91	85	85	88	91
Диаметр срединного смоляного канала	67	68	66	69	65	67
Число смоляных каналов (*N*), шт.	11,2	11,7	11,9	10,0	11,2	10,6
Относительные показатели						
А/*В*	2,09	2,10	2,03	2,08	2,13	1,97
а/*А*	0,62	0,63	0,61	0,60	0,64	0,63
в/*В*	0,48	0,49	0,48	0,49	0,49	0,49
в/*а*	0,37	0,37	0,39	0,41	0,39	0,40
э/*В*	0,46	0,46	0,45	0,52	0,49	0,46
А/*N*	132	132	129	120	123	122

* ЦПЦ — Центральный проводящий цилиндр.

Данное заключение подтверждает соображения о лучших условиях минерального питания более мощных побегов, высказанное выше[1]. В пользу этой точки зрения косвенным образом свидетельствуют и данные Губера, показавшего, что у верхних, более сильных побегов выше относительная проводящая поверхность (отношение поверхности древесины к транспирирующей поверхности).

«Мужская» хвоя отличается несколько повышенным количеством периферических смоляных каналов. В то же время срединные смоляные каналы в большем числе развиваются в хвое женских побегов, а на мужских ветвях они встречаются гораздо реже.

[1] По нашим данным, процент золы в хвое женских побегов деревьев сосны в кв. 153 Талицкого лесничества был выше, чем в хвое мужских побегов, на 0,10—0,30% (у женских побегов зольность составляла в зависимости от их расположения в кроне 2,56—2,74, а у мужских — 2,43—2,49%).

Таблица 14

Анатомическое строение однолетней хвои сосны обыкновенной на побегах разного пола

Показатель	Побеги		
	Р	♀	♂
Число слоев гиподермы	1	1 (иногда 2)	1
Число слоев ассимиляционной паренхимы	2—4	2—4	3—4
Число смоляных каналов:			
периферических	9,8—11,0	9,5—14,8	12,0—13,5
промежуточных	1,5—3,2	1,0—2,5	1,7—2,0
срединных	1,8—6,2	2,8—8,2	0,8—5,0
центральных	0—1	0—1	0—1
Число живых паренхимных клеток в трансфузионной ткани	42—121	64—102	54—101
Число трахеидных клеток в трансфузионной ткани	184—250	233—293	158—268
Число склеренхимных волокон в трансфузионной ткани	82—116	107—133	94—104
Число ксилемных клеток в одном пучке	54—60	68—119	57—100
Число флоэмных клеток в одном пучке	80—111	75—129	89—112
Число устьиц	15—20	17—19	16—19

В связи с тем, что на мужских побегах часть их занята колосками, общее количество хвои должно быть меньше, чем на других ветках. Данных об охвоенности побегов разного пола в литературе почти нет. Наши наблюдения (рис. 6) показывают, что женские и ростовые побеги сосны и кедра мало различаются по степени охвоенности, а также и по продолжительности жизни хвои. Хвоя сосны держится на побегах в условиях северной тайги около 5—6 лет, на что указывает резкое снижение числа игл, приходящегося на один погонный сантиметр длины побега. На пятом году жизни хвои любого типа побегов охвоенность еще достаточно высока — 4,3—7,5 на погонный сантиметр. На шестом году она резко снижается, особенно у женских побегов, а на седьмом году хвои почти не остается совсем. Количество хвои на мужских побегах всегда ниже, чем на женских или ростовых, на 30—40%. Охвоенность женских и ростовых побегов различается менее заметно. Это говорит о том, что характер коррелятивных отношений процесса роста и органогенеза у женских и ростовых побегов однотипен — на определенном отрезке побега и здесь и там образуется одинаковое число брахибластов. Если бы такого строгого соотношения процессов роста и органогенеза не наблюдалось, то степень охвоен-

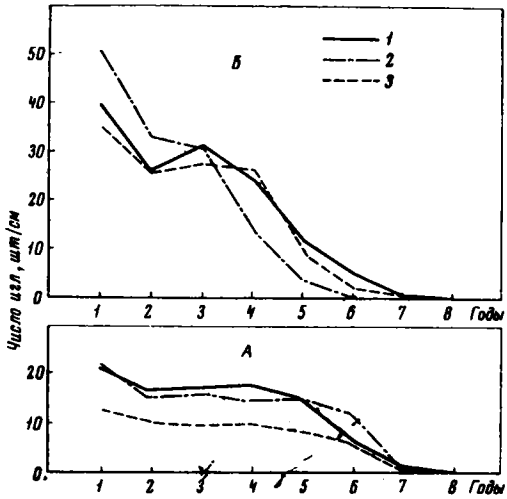


Рис. 6. Охвоенность побегов разного пола в зависимости от их возраста у деревьев сосны обыкновенной и кедра сибирского. Ивдельский р-н Свердловской обл., 1961—1967 гг., насаждения VI—VII классов возраста

Побеги: *1* — ростовые; *2* — женские; *3* — мужские; *А* — сосна обыкновенная; *Б* — кедр сибирский

ности должна была бы измениться у побегов разных типов. Следовательно, усиленный приток воды, минеральных веществ и ассимилятор не нарушает сложившихся в пределах организма коррелятивных связей.

У кедра несколько иное положение. Охвоенность мужских побегов мало отличается от охвоенности женских и особенно ростовых (разница составляет 5—20%). У однолетних женских побегов охвоенность иногда может быть несколько выше, чем у ростовых того же возраста, но обычно охвоенность и женских и ростовых побегов кедра одинакова. По мере старения женский побег, как правило, более интенсивно теряет хвою и становится менее охвоенным. Следовательно, продолжительность жизни хвои у кедра больше, чем у сосны обыкновенной, зависит от пола побега, на котором она формируется. На женских побегах хвоя опадает обычно на год раньше, чем на ростовых и мужских.

Это объясняется большим расходом воды и питательных веществ на формирование крупных кедровых шишек, конкурирующих с другими органами данной ветви.

Таким образом, наблюдаются некоторые различия в характере охвоения побегов и в морфологии хвои в зависимости от половой дифференциации побегов в пределах кроны дерева. Эти различия, естественно, не могут не сказываться на физиологических признаках отдельных деревьев. Если в кроне той или иной особи образуются преимущественно мужские шишки (типы *Б*, *Г*), то она становится более изреженной, ажурной в силу преобладания в ней слабо охвоенных мужских побегов. Ассимилирующая площадь листьев в этом случае сокращается из-за уменьшения их количества и размеров. В случае образования

преимущественно женских шишек (типы *А*, *В*) крона дерева должна быть более густой, хвоя несколько увеличена в размере даже по сравнению с ростовыми побегами (у сосны обыкновенной) и тем более сравнительно с мужскими ветвями. Это обстоятельство должно сказываться на жизнедеятельности и темпах роста дерева. Однако, как отмечалось выше, заметных различий между деревьями отдельных половых групп по их высоте и диаметру или размерам кроны не наблюдается. Как среди «мужских», так и среди «женских» экземпляров есть высокие и низкие, толстые и тонкие, ширококронные и узкокронные деревья.

Характеристика плодоношения деревьев различных половых групп

Рассмотрим, какими особенностями плодоношения характеризуются указанные половые типы. В эволюции всех живых организмов количественная и качественная стороны размножения имеют выдающееся значение. Преимущества того или иного вида или группы особей в пределах вида по генеративным признакам при условии равенства других показателей позволяют им более успешно распространяться и осваивать новые территории. Целесообразно оценить различные половые типы с этой стороны. Однако материалов такого рода для сосны обыкновенной очень мало. Имеются лишь отдельные сведения. Например, Н. В. Котелова (1956) считает, что женские экземпляры сосны имеют семена повышенной всхожести.

В нашем распоряжении имелись данные о количестве спелых женских шишек на деревьях разных половых типов по трем участкам и сведения о морфологических показателях, характеризующих шишки и семена сосны по пяти участкам. Обратимся сначала к данным о размере урожая сосновых шишек. Они получены на основе сплошного учета шишек на срубленных деревьях (табл. 15). Меньше всего женских шишек на ин-

Таблица 15

Среднее количество спелых шишек на одном дереве у разных половых типов, шт.

Район	Половые типы					
	А	*Б*	*В*	*Г*	*Д*	*Е*
Ивдельский (Свердловская обл.)	593,8	17,4	457,7	114,2	73,2	437,6
Талицкий (Свердловская обл.) . .						
участок I	Не определено	11,0	280,3	88,7	56,6	301,4
участок II	107,0	18,0	269,2	60,1	64,4	262,2
Белорецкий (Башкирская АССР)	626,0	—	748,3	134,1	110,9	394,1

дивидуумах типа *Б* — обычно один-два десятка, редко более, иногда нет совсем, при очень большом количестве мужских цветков. Весьма примечательно, что «мужские» особи почти всегда несут некоторое количество женских шишек, т. е. не являются абсолютно однополыми. Несколько больше шишек продуцируют деревья типов *Г* и *Д*, обычно несколько десятков, но нередко (тип *Г* особенно) и сотен (до 500). Деревья с женской сексуализацией (типа *А* и *В*), а также сильно цветущие смешаннополые особи (типа *Е*) плодоносят гораздо сильнее — обычно на каждом экземпляре насчитывается несколько сотен спелых женских шишек, в отдельных случаях 1000, а изредка при хорошем урожае даже две-три тысячи. Отличие группы сильно плодоносящих типов *А, В* и *Е* от группы слабо плодоносящих *Б, Г* и *Д* вполне достоверно и доказывается статистически. В пределах одной первой группы различия уже не столь велики. Во многих случаях они определяются случайным сочетанием факторов и не являются достоверными ($t<3$). В пределах каждого полового типа колебания в размере плодоношения очень велики. Их амплитуда определяется коэффициентом вариации *С*, равным 40—80% и более. Следовательно, достоверных отличий деревьев женской сексуализации от смешаннополых по интенсивности плодоношения не наблюдается.

Таблица 16

Средний вес шишек (числитель, *г*) и семян (знаменатель, *мг*) у деревьев разных половых типов

Район	Число моделей	Половые типы					
		А	*Б*	*В*	*Г*	*Д*	*Е*
Чайковский (Пермская обл.)	85	—	—	2,38 / 4,28	2,62 / 4,33	2,55 / 4,61	2,61 / 4,34
Ивдельский (Свердловская обл.)	92	2,15 / 4,20	2,84 / 4,74	2,76 / 4,70	2,88 / 4,35	2,96 / 4,97	3,00 / 4,54
Талицкий (Свердловская обл.)	101	3,08 / 5,14	2,83 / 6,18	2,77 / 4,91	3,03 / 5,22	2,40 / 4,90	2,85 / 4,97
Белорецкий (Башкирская АССР)	95	4,53 / 4,31	—	4,10 / 4,81	4,16 / 4,95	4,15 / 5,23	4,55 / 5,12

В табл. 16 показаны некоторые особенности плодоношения разных половых типов — средний вес шишки, вес семян и содержание полнозернистых семян в шишке. Средние величины, характеризующие вес шишек и семян, весьма близки у деревьев разных половых типов.

Наблюдаемые различия невелики. Они несколько больше для веса шишек (до 10—25%), но колебания признака не закономерны и статистически не существенны.

Таблица 17

Среднее число полнозернистых семян в шишках деревьев разных половых типов

Район	Число моделей	Половые типы					
		А	*Б*	*В*	*Г*	*Д*	*Е*
Чайковский (Пермская обл.)	85	—	—	6,5	6,8	8,4	8,2
Ивдельский (Свердловская обл.) . .	92	6,2	6,7	6,9	8,5	8,1	7,6
Талицкий (Свердловская обл.) . . .	101	5,0	1,2	5,7	3,4	3,0	4,5
Башкирская АССР	95	19,5	—	14,6	11,7	13,6	13,6

Такая же картина наблюдается и в отношении среднего количества полных семян в шишке. (табл. 17). Различия во всех случаях недостоверны, кроме типа *Б* из южной части Свердловской обл. Здесь мужские индивидуумы сосны имеют гораздо меньшее количество семян в шишке (одно-два), чем у других типов. Разница достоверна при сравнении типа *Б* с типами *А, В* и *Г,* т. е. с экземплярами, имеющими преобладание женских шишек, или смешаннополыми.

Расчет величины коэффициента вариации трех изученных признаков свидетельствует о том, что каждый признак характеризуется своим уровнем изменчивости, который, по-видимому, мало зависит от полового типа деревьев. Для среднего веса шишек коэффициент вариации достигает 16—25%, редко меньше, для среднего веса семян 11—17%, а для полнозернистости шишек он возрастает до 40—60%. Такие цифры близки к средним данным об амплитуде индивидуальной изменчивости признаков (см. главу V). Это свидетельствует о высокой степени дифференциации деревьев, относящихся к одному половому типу.

Таблица 18

Амплитуда колебания признаков у деревьев разных половых типов в Ивдельском районе Свердловской обл.

Признак	Половые типы					
	А	*Б*	*В*	*Г*	*Д*	*Е*
Вес шишек, *г*	1,60—2,52	2,37—3,77	1,89—3,40	2,28—4,83	2,35—3,60	1,63—4,45
„ семян, *мг*	3,37—5,46	3,92—5,34	3,02—6,31	3,61—5,08	3,60—7,32	3,47—6,34
Число семян в шишке, шт.	2,9—12,0	1,3—11,5	1,7—10,0	4,6—13,4	3,9—14,7	0,5—13,2

В каждом половом типе есть экземпляры и с мелкими и с крупными семенами и шишками (табл. 18).

Следовательно, половые типы по своему генотипическому составу весьма разнородны. Это доказывается и тем, что в пределах каждого из них встречаются экземпляры различных «цветносеменных рас» (табл. 19).

Таблица 19

Распределение деревьев сосны обыкновенной различных половых типов по окраске семян (Талицкий р-н Свердловской обл.), %

Окраска семян	Половой тип					
	А	*Б*	*В*	*Г*	*Д*	*Е*
Черная	40	50	46	41	58	47
Коричневая	40	25	36	36	16	19
Светлая	—	—	4	4	10	5
Пестрая	—	—	4	5	—	6
Темно-серая	20	—	6	5	—	6
Прочая	—	25	4	9	16	17
Число модельных деревьев, шт.	5	4	28	22	19	64

Как правило, преобладают деревья с черными семенами — таких около половины. Много встречается индивидуумов, имеющих коричневые семена. Встречаются также деревья с пестрыми, светлыми, темно-серыми и другими семенами. Это соответствует общей картине распределения «цветносеменных рас» сосны в лесах Урала, о чем будет сказано ниже. В пределах половых групп примерно сохраняется типичный для популяции характер распределения индивидуумов по окраске семян. Некоторые отклонения у типов *А* и *Б* (в них отсутствуют светлые и пестрые семена) объясняются недостаточным количеством изученных экземпляров сосны.

Не установлено и достоверных различий между половыми типами по качеству образуемых ими семян (табл. 20).

Таблица 20

Абсолютная всхожесть семян деревьев сосны обыкновенной различных половых типов при комнатной температуре, %

Район	Половые типы				
	А	*В*	*Г*	*Д*	*Е*
Ивдельский (Свердловская обл.)	95,5	90,2	90,5	—	84,4
Талицкий (Свердловская обл.)	—	97,2	—	97,3	99,2
Белорецкий (Башкирская АССР)	94,0	91,2	88,0	92,0	89,5
Чайковский (Пермская обл.)	—	98,0	—	91,0	96,3

Однако деревья «женского» типа, не продуцирующие мужских колосков, имеют несколько повышенную всхожесть семян по сравнению с экземплярами других половых типов. К сожалению, подобных особей в насаждении встречается очень мало и их изучение сильно затрудняется в связи с невозмож-

ностью статистической обработки данных. Не удалось по той же причине изучить и всхожесть семян «мужских» деревьев.

Таким образом, качество плодоношения сосны обыкновенной мало связано с половым типом индивидуума. Оно, как будет показано ниже, более заметно зависит от генотипических особенностей особи. Поэтому вряд ли можно согласиться с А. С. Яблоковым (1962), считающим, что всегда следует предпочитать семена с женских деревьев всем другим по причине их якобы более высокого качества.

Некоторые соображения о причинах половой изменчивости у хвойных деревьев

Мы показали, что у сосны обыкновенной, а также, вероятно, и у многих других представителей семейства Pinaceae, наблюдается довольно четкая дифференциация особей на половые типы. Однако эту дифференциацию следует считать условной в том плане, что она выражается лишь в относительном преобладании у индивидуумов генеративных органов того или иного пола. Чисто «мужских» или «женских» особей не существует. Даже те деревья, которые нами выделены в качестве однополых форм (типы *А* и *Б*), обычно образуют органы противоположного пола. Если это не наблюдается в данный момент, то все равно происходило на том или ином этапе онтогенеза. Следовательно, сексуализация хвойных пород относительна.

Какие же причины лежат в основе половой дифференциации особей данной группы растений? В свое время мы на примере той же сосны обыкновенной показали, вслед за Мюллером, Ренваллем, Правдиным и другими, что для образования шишек того или иного пола в пределах кроны решающее значение имеют условия среды (Мамаев, 1956а, 1956б). В сомкнутом насаждении совершенно отсутствуют женские шишки на нижних частях кроны. Они приурочены в основном к освещенным верхним частям. На нижних ветвях и на отставших в росте деревьях образуются мужские шишки. Такая же картина у кедра, ели, лиственницы, пихты. В приспевающем насаждении, в связи со снижением полноты и улучшением условий освещения в лесу, женские шишки начинают появляться на средней и даже нижней части кроны. Чем более развито дерево, тем лучше освещенность кроны, тем далее вниз по ее ветвям опускаются женские шишки (табл. 21).

Следовательно, очень ярко проявляется большое значение усиленного освещения, а также тепла и, вероятно, водно-минерального питания (оно лучше у мощных осевых ветвей, где развиваются женские шишки) для женской сексуализации побегов. Совокупность экологических факторов влияет на процесс

Таблица 21

Количество мужских и женских шишек (в условных баллах) на различных частях кроны деревьев сосны обыкновенной в Вологодской обл.

Класс возраста	Класс Крафта деревьев	Часть кроны					
		верхняя		средняя		нижняя	
		Пол шишек					
		♀	♂	♀	♂	♀	♂
III	I—II	2,7	0,6	0,6	1,4	0	2,4
	III	0,7	0	0	0,3	0	0,3
	IV—V	0	0	0	1,0	0	2,0
IV	I—II	2,9	1,1	1,1	2,3	0	2,7
	III	2,0	1,0	0,5	1,0	0	1,2
	IV—V	0	0	0	0,5	0	1,0
V	I—II	3,0	1,2	1,2	2,5	0,3	3,0
	III	2,6	1,4	0,9	1,7	0,4	2,4
	IV—V	0	0	0	0	0	0

сексуализации не прямо, а опосредованно, определяя мощность развития побега в кроне, что в свою очередь обусловливает перераспределение ассимилятов, биологически активных и минеральных веществ и воды в системе ветвей. В зависимости от этого перераспределения и происходит определение направления сексуализации побега. Искусственное изменение распределения веществ в кроне дерева изменяет направление половой дифференциации побегов. Наши опыты показали, что кольцевание 30-летней сосны (Никольское лесничество, Вологодской обл.) вызвало смену генеративных ярусов кроны — выше места кольцевания стали развиваться вместо женских только мужские шишки, а ниже — женские и небольшое количество мужских. Случаи спонтанного изменения закономерного размещения генеративных ярусов (женский — вверху, мужской — внизу) на противоположное распределение (у отдельных ветвей) мы наблюдали неоднократно в лесах Воронежской, Владимирской, Свердловской и других областей.

Весьма характерным показателем, свидетельствующим о большой зависимости полоопределения у сосны от экологических факторов, является также образование на побеге одного года одновременно мужских и женских шишек. Такие случаи довольно часто наблюдались, например, в степных борах Казахстана, где условия вегетации характерны наличием в отдельные годы резких отклонений погоды от многолетней нормы. Так, в 1960 г. из 350 просмотренных нами побегов 16 имели одновременно и мужские и женские шишки, образовавшиеся в один и тот же (1960) год. Кроме того, нередки случаи, когда под воздействием метеорологических факторов происходит сме-

на пола побега — мужского на женский и наоборот. Подобное явление отмечено во многих районах Урала (Свердловская и Пермская области, БАССР и др.), в Казахстане. О том, что в этом случае действуют условия погоды, говорит тот факт, что в определенный год обычно можно наблюдать лишь один определенный тип смены пола. Наиболее же убедительным доказательством влияния погоды является неодинаковое обилие мужских или женских колосков в разные годы. Так, в отдельные годы образуется больше мужских шишек, в другие — меньше. Особенно сильно неравномерность «цветения» проявляется в отношении женских шишек, количество которых по годам (особенно у пихты сибирской и ели сибирской) сильно колеблется.

Из табл. 21 отчетливо виден онтогенетический сдвиг соотношения полов по мере старения деревьев. От III к IV классу возраста, наряду с увеличением количества женских шишек, усиливается степень мужского «цветения». Мужские шишки образуются в V классе возраста у большого числа деревьев, они проникают и в верхние этажи кроны. Особенно много их у деревьев ускоренного развития, имеющих большую раскидистую крону. Причина этого кроется, прежде всего, в том, что при старении дерева происходит неуклонное разрастание кроны, формируется масса обрастающих более мелких побегов. Последние и служат местом образования мужских шишек, поскольку в сложной конкуренции между органами дерева в их почках и тканях самого побега и хвои создаются условия для мужской сексуализации. По-видимому, важен не столько сам возраст дерева, сколько система архитектоники его кроны. За это говорит и наличие у старых деревьев во многих случаях очень большого количества женских шишек и, наоборот, у молодых деревьев (III класс) при разрастании их кроны — большого числа мужских шишек. И лишь позднее, на стадии начала отмирания дерева (в возрасте 160—200 лет сосны, а для кедра еще выше) количество женских генеративных зачатков сокращается, так как условия питания всех ветвей резко ухудшаются.

О роли питания тканей побега для направления его сексуализации свидетельствует целый ряд факторов: уменьшение в пределах кроны размера мужских побегов по сравнению с женскими (Мамаев, 1956а), образование мужских шишек на обрастающих, а не на главных осевых элементах ветвей, формирование у хвои женских побегов анатомо-морфологической структуры, направленной на обеспечение усиленного снабжения питательными веществами и водой, доставляемыми через ксилему.

Приведенные выше данные о половой дифференциации сосны обыкновенной касаются в основном старых насаждений. Растения перешли возраст, в котором происходят интенсивные изменения в типе сексуализации, здесь уже наблюдается опреде-

ленная стабилизация пола у индивидуумов. Это, кстати, позволяет более обоснованно изучать половую дифференциацию и устанавливать признаки, характеризующие тот или иной половой тип. В старом возрасте деревья различных половых групп почти не различаются по высоте, диаметру и форме ствола, диаметру и форме кроны, по весу образуемых ими шишек и семян, по полнозерности и окраске семян и другим признакам. Исключение представляют лишь слабо плодоносящие (и слабо «цветущие») экземпляры типа *Д*, имеющие сниженный диаметр кроны и ствола, более тонкие ветви и повышенную относительную высоту. Основным различием половых типов является присутствие на них побегов разного пола и, соответственно, специфической хвои, не говоря уже о шишках. Следовательно, половая специализация особи в возрасте 100—120 лет и выше, по-существу, не сказывается на «вторичных» признаках организма, за исключением ассимиляционных органов, их количества и размеров. Другое дело, молодой организм. Здесь наблюдается явная корреляция между половыми признаками и многими другими свойствами и признаками индивидуума. Мощное влияние среды и ростовых корреляций ведет к половой дифференциации. Происходят изменения облика растений — высоты, диаметра, строения кроны и т. д., влекущие за собой феминизацию или маскулинизацию организма. К зрелому возрасту упомянутые морфологические различия между половыми формами стираются, но высокая степень относительной половой дифференциации особей в насаждении остается как итог всего предыдущего развития организма. Сформировавшийся ранее тип архитектоники кроны на долгое время определяет продуцирование растением генеративных органов того или иного пола на определенных ветвях. Следовательно, половые формы наших хвойных пород представляют в основном явление фенотипического характера, закрепившееся как свойство данного организма в результате его длительного специфического развития в онтогенезе.

Однако гипотеза о происходящем в эволюционном плане процессе разделения полов у сосны обыкновенной не может быть окончательно отвергнутой. Наряду с половыми формами, носящими сугубо фенотипическую природу, в популяциях иногда встречаются вариации генотипического характера. Несколько таких индивидуумов найдено в различных районах Урала (табл. 22). Они обычно выделяются некоторыми особенностями из массы так называемых «мужских» и «женских» деревьев, охарактеризованных выше. Основным их отличием является почти абсолютное преобладание генеративных органов одного пола, хотя условия появления противоположных зачатков и существуют. В то же время обычные «мужские» или «женские» особи, появление которых обусловлено фенотипическими причинами, всегда имеют небольшое количество шишек другого пола.

Таблица 22

Характеристика морфологических особенностей генотипических половых форм сосны обыкновенной.
Свердловская обл., Талицкий лесхоз. VI класс возраста

Высота, м / Диаметр, см	Окраска листоватой коры	Протяженность грубой коры, % от высоты ствола	Длина кроны, % от высоты ствола	Диаметр кроны, м	Форма кроны	Толщина сучьев	Длина ростовой хвои, мм
	Мужские формы						
32,9 / 32	Желтая	17	29	3,5	Узкая, заостренная	Средние	56
31,2 / 42	Желто-зеленая	24	26	4,0	Однобокая, редкая	Толстые	53
27,7 / 34	Красновато-желтая	27	35	4,5	Однобокая	»	54
28,9 / 30	»	28	36	3,7	Узкая, острая	Тонкие	45
	Женские формы						
29,9 / 43	Желтая	30	33	6,0	Овальная, густая	Толстые	57
27,6 / 31	»	25	41	4,5	Овальная	Средние	56
28,3 / 32	Желто-зеленая	17	35	5,0	»	Тонкие	65
28,6 / 41	Серовато-оранжевая	26	39	6,5	Овальная, заостренная	Средние	54

Кроме того, у генотипических половых форм наблюдаются некоторые отличия в строении кроны и ствола. Иногда габитус этих деревьев (в старых насаждениях) характеризуется сниженным диаметром ствола по сравнению со средними деревьями, меньшей степенью разрастания кроны и т. д.

В пределах группы генотипических половых форм встречаются весьма разнообразные варианты по высоте, толщине, протяженности грубой коры, весу семян и шишек, окраске семян и т. д. Однако у мужских особей по сравнению с женскими (и обоеполыми индивидуумами), несколько меньше размеры кроны. По другим показателям у однополых деревьев нет отличий от обоеполых.

Не имея существенных отличий от основной массы обоеполых особей, отдельные деревья по неизвестным причинам образуют цветки только одного пола. Как показывает анализ, это происходит в течение многих лет. Мужские экземпляры не продуцируют женских шишек, хотя их ветви хорошо освещены и осевые побеги по своим размерам являются типичными для женских. В то же время женские экземпляры почти не могут образовывать мужских шишек, хотя внутри их кроны имеется достаточное количество мелких обрастающих веток, на которых обычно размещаются мужские «цветки». Все отобранные модели являются здоровыми нормально растущими деревьями, без каких-либо пороков, которые иногда вызывают ненормальные изменения в сексуализации растений. Не находя причин внешнего порядка, вызывающих в настоящее время или повлиявших на прошедших этапах онтогенеза на специфику определения пола, мы можем отнести образование этих форм лишь благодаря свойственной виду индивидуальной изменчивости. В данном случае проявляется внутрипопуляционная индивидуальная генотипическая изменчивость по типу сексуализации. Способность к образованию генеративных органов того или иного пола, по-видимому, также может варьировать, как и все другие признаки.

Весьма интересно, что отдельные особи имеют некоторую тенденцию к формированию гермафродитных побегов, на которых одновременно появляются (в один и тот же год) и женские и мужские шишки. Выше говорилось об отдельных случаях такого рода, когда подобные побеги встречаются у отдельных деревьев в единичном количестве — обычно не более 1—2% от всей массы побегов. Иногда же можно встретить деревья, у которых обоеполых побегов образуется много. Такой экземпляр был встречен нами в Ивдельском районе Свердловской обл. (модель № 26, кв. 183, Ивдельского лесничества). Это дерево 148 лет, высота 28,7 *м*, диаметр 53 *см*. Женских шишек на нем образуется мало, мужских, наоборот, очень много. В 1961 г. у него появилось значительное количество гермафродитных побегов. Другое дерево найдено в Аман-Карагайском бору Кустанайской обл. (модель № 71, Ново-Нежинское лесничество). Возраст его около 100 лет, высота 25 *м*, диаметр 40 *см*. На дереве много мужских «цветков», в 1960 г. часто встречались побеги с одновременным образованием мужских и женских шишек. Отдельные деревья с «обоеполыми» побегами можно увидеть также и в других местах островных боров Казахстана, в Чайковском районе Пермской обл. на Южном Урале.

Таким образом, все виды семейства Pinaceae и относятся к раздельнополым однодомным организмам, у них проявляется половая дифференциация. Она заключается в том, что часть особей имеет тенденцию к преимущественному образованию мужских или женских генеративных органов, а другая часть

(бо́льшая) продуцирует органы обоих полов. В результате такого процесса сексуализации популяция расчленяется на половые типы. Происходит как бы специализация особей — одни из них являются основными продуцентами женских генеративных зачатков и семян, другие — мужских зачатков — пыльцевых зерен, а третьи — и того и другого.

Разделение полов у хвойных пород, кроме того, происходит и в пределах организма — одни побеги несут мужские, а другие — женские шишки. Мужские и женские побеги сосны обыкновенной, кедра сибирского и других видов различаются по своим морфологическим особенностям. На женских побегах, в частности, более крупная и густая хвоя, ее анатомическое строение способствует улучшению трофики ассимиляционного аппарата, а через его посредство — формирующихся женских генеративных органов. На мужских побегах хвоя короче, ее меньше количественно, у нее имеются и некоторые анатомические особенности. Причину данного явления следует видеть в специфике снабжения побега питательными веществами и водой. Этот процесс опосредован в сложных конкурентных взаимоотношениях между отдельными органами дерева и проявляется на фоне структурных преобразований кроны дерева в ходе онтогенеза при решающем воздействии совокупности экологических факторов, действующих внутри фитоценоза.

Указанные структурные преобразования вызывают смену направления сексуализации по мере старения дерева и в основном определяют появление индивидуумов различных половых типов. В то же время у представителей семейства Pinaceae наблюдается, по-видимому, образование специфических половых форм в связи с проявлением присущей виду генотипической изменчивости.

Глава V

Индивидуальная изменчивость

Индивидуальная изменчивость видов Pinaceae была отмечена еще в работах систематиков конца XVIII — начала XIX в. Наиболее полно она в то время была охарактеризована в сводке Лоудона (Loudon 1829, 1838). Последний описал семь разновидностей сосны обыкновенной (vulgaris, horizontalis, uncinata, monophylla, scariosa, intermedia, tortuosa), представляющих проявление индивидуальной изменчивости. Для лиственницы европейской Лоудон приводит восемь разновидностей (repens, flore alba, flore rubra, pendula, compacta и др.), для ели — одиннадцать (communis, nigra, pendula и др.). Но сводка Лоудона не исчерпывала всего разнообразия индивидуальной изменчивости хвойных, уже известного в то время. Так, у него нет, например, упоминания о лузусах ели, различающихся по окраске молодых шишек, которые Эттельт описал еще в 1792 г. (Rühl, 1928).

Позднее многочисленные вариации хвойных видов были описаны в трудах крупнейших систематиков — Декандоля (De Candolle, 1824—1868), Энглера и Прантля (Engler, Prantl, 1877—1908), Бейсснера (Beissner., 1891), Гордона (Gordon, 1880), Гартвига (Hartwig, 1892), Ашерсона и Гребнера (Ascherson, Graebner, 1896—1935), Сильвы-Таруки (Silva-Tarouca, 1913) и др. К этому периоду число индивидуальных отклонений, изученных дендрологами, заметно увеличилось. Если в книге Лоудона для ели обыкновенной приводится список лишь 11 вариаций, то в специальной работе по семейству Pinaceae, опубликованной Гордоном, приводится уже 17 разновидностей. К нашему времени оно возросло до 59 (Eiselt, 1964). Увеличение числа описанных вариаций отмечается и в отношении других видов Pinaceae.

Изучение внутривидовой индивидуальной изменчивости заметно усилилось в 20—30-е годы текущего столетия, после того как были подведены первые итоги опытов с географическими культурами древесных растений. Оценка индивидуальной изменчивости дала толчок к развитию лесной селекции, которая в значительной степени основывается на отборе и разведении хозяйственно ценных вариаций древесных пород. Появились крупные монографии Фабрициуса (Fabricius, 1922), Лёффлера

(Löffler, 1923), Буссе (Busse 1932), Кобранова, (1925), Сукачева (1928). В них ставились многие важные проблемы лесной селекции, в том числе вопрос об индивидуальном отборе. Создается концепция так называемых «плюсовых деревьев».

В последние три десятилетия исследования индивидуальной изменчивости у видов семейства Pinaceae проводились очень широко. Они позволили получить достаточно детальное представление о характере варьирования признаков в пределах популяции у ряда видов, распространенных на Европейском континенте. Большинство видов хвойных, произрастающих на Урале и в Сибири, изучены слабо.

У сосны обыкновенной к настоящему времени наилучшим образом исследованы вариации: по форме кроны, строению коры, окраске семян, форме апофиза, окраске и величине шишек, окраске мужских шишек, быстроте роста, смолопродуктивности.

У кедра сибирского изучались вариации: по форме кроны, структуре коры, характеру плодоношения (величине и форме шишек), маслопродуктивности семян.

Для ели сибирской имеются небольшие данные об индивидуальной изменчивости типа ветвления побегов, строения коры, окраске молодых шишек и форме семенных чешуй.

У лиственницы сибирской детально изучена изменчивость по форме и величине шишек, строению их чешуй, по структуре коры.

И, наконец, индивидуальная изменчивость пихты сибирской почти не исследовалась.

Мы попытались изучить варьирование как можно большего числа признаков. Каждому биологическому виду свойственно наличие огромного числа показателей, по которым он может быть охарактеризован. Трудно претендовать на изучение сколь-либо значительной их доли, поэтому в данной работе сосредоточено внимание лишь на некоторых, наиболее существенных признаках. Оценка их изменчивости необходима для общего представления об исследуемых нами таксономических единицах. К этим признакам следует отнести особенности, характеризующие размер и форму ствола и кроны дерева» ассимиляционный аппарат, мужские и женские шишки, семена и вырастающие из них проростки и сеянцы.

Изменчивость размеров ствола деревьев

Как известно из лесной таксации, распределение деревьев в одновозрастном насаждении по их размерам характеризуется обычно кривой нормального распределения, имеющей значительную асимметрию (Анучин, 1952). При этом деревья изменяются по высоте таким образом, что наибольшее из них отли-

чается от среднего на 10—14%, а наименьшее — на 20—32%. По диаметру отклонения еще сильнее: в среднем на 70% — в сторону увеличения и на 50% — в сторону снижения толщины (Тюрин, 1945; Schiffel, 1930). Приведем в качестве примера изученные нами насаждения сосны обыкновенной и кедра сибирского в Свердловской обл. (табл. 23).

Высота и диаметр в древостоях сосны изменяются почти в полном соответствии с отмеченной закономерностью. Лишь в более старом насаждении варьирование диаметра несколько превышает норму. Что же касается кедра, то изменчивость его стволов проявляется гораздо сильнее и не укладывается в рамки правила, полученного при изучении сосны обыкновенной, ели обыкновенной, бука западного и других европейских пород. Кедр отличается высокой теневыносливостью и может много десятилетий существовать под пологом леса (Колесников, 1956), чего нельзя сказать о сосне обыкновенной. Это и обусловливает очень высокое варьирование высоты и диаметра кедра в насаждении. Коэффициент вариации превышает обычную величину почти вдвое.

Таблица 23

Изменчивость размера стволов деревьев в одновозрастных насаждениях

Древесная порода и местонахождение участка	Возраст, лет	Высота						
		$M_{ср}$, м	m	C, %	максимальная		минимальная	
					м	% от $M_{ср}$	м	% от $M_{ср}$
Сосна обыкновенная, Талицкий лесхоз, кв. 153 . .	110—130	29,7	0,17	5,9	34,1	115	23,8	80
Сосна обыкновенная, Ивдельский лесхоз, кв. 183 .	140—150	26,3	0,25	9,7	31,0	116	12,8	75
Кедр сибирский, Ивдельский лесхоз, кв. 170 . . .	150—170	19,5	0,37	16,4	24,6	150	8,9	45

Продолжение табл. 23

Древесная порода и местонахождение участка	Диаметр						
	$M_{ср}$, см	m	C, %	максимальный		минимальный	
				см	% от $M_{ср}$	см	% от $M_{ср}$
Сосна обыкновенная, Талицкий лесхоз, кв. 153 . .	36,3	0,76	22,0	60	165	20	55
Сосна обыкновенная, Ивдельский лесхоз, кв. 183 .	43,4	0,74	17,3	65	150	27	62
Кедр сибирский, Ивдельский лесхоз, кв. 170 . . .	29,4	1,01	30,5	53	174	10	29

Распределение числа деревьев по высоте и диаметру подчиняется весьма интересному правилу. Количество стволов меньше среднего дерева составляет большую часть общего числа, а деревьев больше среднего — меньшую. Еще Вайзе (Weise, 1880) показал, что это соотношение составляет 57,5 и 42,5% (для распределения по диаметру). Позднее наличие такой общей закономерности подтвердили Шиффель (Schiffel, 1930), А. В. Тюрин (1931), М. В. Давидов (1951) и мн. др.

Следовательно, кривая распределения числа деревьев в насаждении должна быть отрицательно асимметричной, иметь растянутую левую половину. Специалисты в области лесной таксации не задавались целью объяснить биологический смысл этого явления. Однако такая особенность не случайна. Она отражает общее свойство размерных показателей, характеризующих величину того или иного органа растения. Это свойство заключается в том, что в пределах одного древостоя у видов, способных образовывать сомкнутые группировки, к которым относятся многие древесные породы, существует более сильное ограничение максимальных размеров органов, чем минимальных. Нижние пределы значения признака ограничивает своеобразная среда, создающаяся внутри растительного сообщества, под пологом леса, а на верхних пределах на размеры органа оказывают давление также факторы среды и биологические особенности вида. Поэтому особи из правой части кривой распределения элиминируются сильнее, чем из левой, и кривая приобретает отрицательную асимметрию.

Эта закономерность, безусловно, может очень часто нарушаться в зависимости от степени и характера воздействия экологических факторов, определяющих нижние или верхние пределы значений признака. Кроме того, влияет возраст древостоя и биологические свойства вида.

Некоторые примеры, иллюстрирующие данную закономерность, были приведены выше для эндогенной изменчивости размеров шишек. В целом же познание этого свойства растений еще ждет своего исследователя.

Индивидуальная изменчивость деревьев по энергии прироста имеет важнейшее хозяйственное значение. Поэтому она многократно изучалась. Одним из первых ее исследовал Цедербауэр (Zederbauer, 1912). Затем Берндт (Behrndt, 1935), Шрёк (цит. по Ромедер, Шёнбах, 1962), Веттштейн (Wettstein, 1957), Ильмужинский (Ilmurzynsky, 1961) показали в специальных опытах эту неравномерность роста потомств отдельных деревьев. В. И. Носков (1961) наблюдал рост 10-летнего потомства сосны от 77 отдельных деревьев. Зависимость высоты растений от того, с какого дерева были взяты семена, оказалась более сильной, чем лесотипологическое происхождение семян. Наилучшее потомство дали деревья I класса роста.

Представление о наследственной константности быстроты

роста у древесных пород вошло важнейшей составной частью в учение о плюсовых (элитных) деревьях. Оно сложилось прежде всего в Швеции (Lindquist, 1951; Syrach Larsen, 1956), а затем стало разрабатываться и во многих других странах (Ромедер, Шёнбах, 1962; Яблоков, 1962; Вересин, 1963).

Как известно, селекционеры считают быстрорастущими (плюсовыми) особи, которые превышают по своей высоте и диаметру средние показатели насаждения, и медленнорастущими (минусовыми), если они ниже. Конкретная величина этого превышения или, наоборот, снижения размеров, указывается весьма ориентировочно. Так, А. С. Яблоков (1965) полагает, что плюсовые деревья сосны обыкновенной, ели и лиственницы должны превышать среднюю высоту на 4—5 *м*, а плюсовые деревья кедра на 1—2 *м*. Диаметр же должен быть толще, чем у среднего дерева, на 50%. Ермаков и др. (1962) для плюсовых деревьев сосны обыкновенной приводят показатели превышения по сравнению со средними для насаждения, 15—30% для высоты и 9—22% для диаметра.

Руководствуясь общепринятыми критериями, мы выделили в некоторых из обследованных нами насаждений быстрорастущие индивидуумы (табл. 24). В сосновых насаждениях оказалось 7—13% экземпляров, значительно (примерно на 4 *м*) превышающих среднюю высоту древостоя. Довольно часто у этих экземпляров больше и диаметр. В кедровом насаждении высо-

Таблица 24

Число и характеристика быстрорастущих особей в насаждениях сосны обыкновенной и кедра сибирского

Вид	Район	Класс бонитета	Класс возраста	Средняя высота, *м*	Средний диаметр, *см*	Быстрорастущие особи, %	Превышение быстрорастущих особей над средними			
							по высоте		по диаметру	
							м	%	*см*	%
Сосна обыкновенная	Свердловская обл. Ивдельский лесхоз, кв. 183	III	VIII	26,3	43,4	9,4	4,2	16	7,7	18
	Там же, Верхотурский лесхоз, кв. 30 .	II	VII—VIII	27,9	37,6	7,1	3,5	14	8,3	22
	Там же, Талицкий лесхоз, кв. 197 . . .	II	VI—VII	28,7	38,0	13,2	3,8	13	1,7	5
	БАССР, Белорецкий лесхоз, кв. 85 . . .	II—III	VI	24,7	42,5	8,0	4,5	18	нет	нет
Кедр сибирский	Свердловская обл. Ивдельский лесхоз, кв. 170	IV	VIII—IX	19,5	29,4	21,0	4,4	22	9,2	31

ких деревьев (на 4—5 *м* выше средних) мы нашли 21%. Повышенная встречаемость высокорослых деревьев у кедра по сравнению с сосной объясняется сильной изменчивостью этого вида, о чем говорилось выше. Лучшие деревья кедра заметно отличаются от средних и по диаметру.

Особый интерес представляют морфологические признаки быстрорастущих деревьев. Этому вопросу посвящена достаточно большая литература. Однако можно с уверенностью сказать, что какой-либо ясности здесь пока не получено. Приведем некоторые наши данные для сосны обыкновенной, произрастающей в кв. 153 Талицкого лесхоза (табл. 25).

Быстрорастущие индивидуумы весьма разнообразны по своим морфологическим особенностям. Среди них есть деревья разнообразного диаметра (от 32 до 56 *см*) и сбежистости (относительная высота колеблется от 58 до 101). Грубая кора занимает от 12 до 34% общей протяженности ствола. Длина кроны также весьма разнообразна, она колеблется от $^1/_5$ до $^1/_2$ высоты дерева. Сильно изменяется длина хвои, вес и длина шишек, вес семян. Апофизы варьируют по форме от почти плоских (балл 1, 5) до крючковатых (балл 5). Окраска семян может быть и черной, и коричневой, и светло-серой, а окраска крылаток варьирует от бледной до темно-коричневой. Средние показатели быстрорастущих деревьев по большинству признаков близки к среднему значению для пробной площади в целом. Исключение представляет вес шишек, который у быстрорастущих экземпляров определенно выше. Некоторое превышение (статистически не подтвердилось) показывают также длина шишек и вес семян.

Таким образом, группа быстрорастущих индивидуумов неоднородна и представляет сложный конгломерат генотипов. Это можно проследить не только для Талицкого района, но и на примере других изученных нами популяций сосны.

Деревья замедленного роста в том же насаждении характеризуются меньшей толщиной ствола, некоторым увеличением протяженности кроны в связи с менее интенсивным очищением ствола от ветвей, сниженной относительной высотой, более мелкими шишками. По остальным признакам отличий от группы быстрорастущих деревьев не отмечено. Расчет коэффициентов достоверности различий (t) между признаками быстро- и медленнорастущих деревьев (насаждение в кв. 153 Талицкого лесхоза) показывает, что имеются ясные отличия только по среднему диаметру ствола и весу шишек и то лишь при низком доверительном уровне $P = 0{,}95\%$. Так, для среднего диаметра $t = 2{,}2$, для веса шишек 2,1; для относительной высоты дерева, протяженности грубой коры и длины кроны 1,5, длины хвои 1,1, длины шишек 2,0, величины апофиза — 0,6, веса семян—0,2.

Для группы деревьев замедленного роста также характерна высокая степень вариабильности признаков. Это говорит о

Таблица 25

Характеристика морфологических признаков деревьев сосны обыкновенной различной величины. Свердловская обл., Талицкий лесхоз, кв. 153. Возраст деревьев 111—130 лет (приведены средние величины и лимиты)

Группа деревьев	Ствол				Длина кроны (% от высоты ствола)
	Высота, *м*	Диаметр, *см*	Относительная высота	Г. к*	
Быстрого роста	32,7 (32,1—34,1)	39,3 (32—56)	84,9 (58—101)	22,8 (12—34)	30,5 (16—53)
Замедленного роста	27,1 (25,8—27,4)	35,0 (28—45)	79,4 (61—97)	25,9 (17—37)	35,9 (23—62)
Все насаждение	29,7	36,3	85,5	25,9	31,7

* Протяженность грубой коры, в % от высоты дерева.
** Хвоя ростовых побегов, с верхней части кроны.

том что в ее состав включаются особи с самыми разнообразными морфологическими особенностями.

Облик деревьев разного типа весьма изменчив в зависимости от генотипической структуры древостоя, от истории его развития и условий внешней среды. В том же Талицком районе нами был изучен участок сосны того же возраста в кв. 197. Сравнение двух групп деревьев (быстро и медленно растущих) показало несколько отличные результаты, чем в кв. 153 (табл. 26). Здесь в группу быстрорастущих входят еще более толстые деревья, чем в предыдущем случае. В кв. 153 разница по диаметру достигала в среднем лишь 4 *см*, а в кв. 197 уже 10 *см*. Кроме того, в кв. 197 быстрорастущие деревья имеют крону большей протяженности по сравнению с медленнорастущими и более легкие семена. Морфологические признаки, присущие быстро- или медленнорастущим индивидуумам, мало стабильны и могут меняться от одного насаждения к другому.

В основе этого явления могут лежать две причины. Во-первых, не исключено отсутствие корреляций между способностью дерева к той или иной интенсивности роста и морфологическими признаками. Несмотря на значительное число проведенных исследований большинство селекционеров не могут вполне определенно указать на признаки, которые явно свидетельствовали бы о наследственной передаче свойства быстроты роста. Наши данные подтверждают эту точку зрения. Во-вторых фитоценотическая обстановка в лесу оказывает мощное воздействие на развитие деревьев, определяя их положение в насаждении. Особи, у которых крона оказывается в затенении, отстают в росте даже в случае их выдающихся наследствен-

Шишки				Семена	
Длина, хвои.**, мм	Вес, г	Длина, мм	Величина апофиза, балл	Вес 1000 шт. г	Окраска***
53,9 (42—72)	3,42 (1,8—5,8)	34,4 (27—43)	3,3 (1,5—5)	5,12 (3,84—6,42)	Черная, светло-серая, коричневая
56,6 (44—70)	2,75 (1,5—4,1)	31,6 (24—37)	3,1 1,5—5)	5,16 (3,42—7,05)	Черная, темно-серая, коричневая, светлая
53,2	2,88	32,2	3,0	5,03	Разнообразная

*** На первом месте указана преобладающая окраска, затем по мере снижения доли деревьев той или иной цветносеменной „расы" другие оттенки. Такой порядок принят и ниже.

Таблица 26

Характеристика морфологических признаков быстро- и медленнорастущих деревьев сосны обыкновенной (кв. 197 Талицкого лесхоза)

Группа	Возраст	Ствол				Длина кроны, % от высоты ствола	Шишки		Вес 1000 шт., мг	Семена
		средняя высота, м	средний диаметр, см	относительная высота	г. к.,* % от высоты ствола		средний вес, г	величина апофиза, балл		окраска
Быстрорастущие	117—135	30,8	44,0	70,3	20,8	45,7	3,26	2,8	4,56	Черная и коричневая
Медленнорастущие	112—127	25,1	34,8	73,2	26,7	37,1	3,48	2,9	5,66	Черная, коричневая, серая

Грубая кора.

ных качеств. И, наоборот, хорошо освещенные деревья могут пробиться в верхний ярус насаждения и показать хороший прирост при менее выраженной способности к быстрому росту.

Изменчивость формы ствола (относительной высоты) дерева

Для характеристики формы ствола обычно используют видовые числа и коэффициент формы ствола. Однако возможно и применение так называемой относительной высоты дерева $H/Д$ = высота ствола/диаметр ствола (Медведев, 1884). Чем выше сбе-

жистость ствола, тем меньше абсолютное значение относительной высоты, и наоборот.

Вычисление этого показателя не представляет какой-либо сложности при наличии данных о высоте и диаметре дерева. Тем не менее сведений о варьировании этого признака в насаждении почти нет. Приведем некоторые примеры изменчивости деревьев в спелых насаждениях по их относительной высоте. У деревьев сосны обыкновенной VI—VII класса возраста, произрастающей в Талицком лесхозе Свердловской обл. относительная высота изменялась на одном участке (квартал 153) от 52,8 до 125,6 при средней величине 85,5 и коэффициенте вариации, равном 20,4%. На другом участке (кв. 197 того же лесхоза) она варьировала от 54,2 до 108,3 при средней величине 70,9 и коэффициенте 16,0%. У кедра сибирского VIII—IX класса возраста, произрастающего в Ивдельском лесхозе Свердловской обл., показатель относительной высоты колебался от 46,2 до 101,2 при среднем значении 70,6 и коэффициенте вариации 15,7%.

Как видно, относительная высота варьирует довольно сильно — в насаждении встречаются очень сбежистые деревья ($H/Д$ колеблется от 50 до 60) и очень полнодревесные ($H/Д > 100$). Причину дифференциации деревьев по этому признаку следует искать в большой мозаичности распределения экологических факторов в лесу и во взаимовлиянии деревьев друг на друга. Лесоводы еще в прошлом столетии отмечали увеличение сбега ствола у деревьев, произрастающих на открытых местах (Арнольд, 1891; Турский, 1899, и др.). То же самое наблюдается и в насаждении. Чем гуще древостой, тем сильнее взаимовлия-

Таблица 27

Характеристика морфологических признаков деревьев сосны обыкновенной, имеющих наиболее высокую и низкую относительную высоту. Талицкий лесхоз, кв. 153 (приведены средние величины и лимиты)

Группа деревьев	Средний возраст, лет	Ствол			
		относительная высота	высота, *м*	диаметр, *см*	протяженность грубой коры*
С низкой относительной высотой	127 (120—137)	55,9 (52—61)	30,0 (27,5—32,3)	54,0 (45—60)	29,2 (20—34)
С большой относительной высотой	118 (104—115)	108,0 (101—115)	29,8 (24,2—32,5)	27,6 (22—32)	22,8 (12—34)

* В % от высоты ствола.

ние растений. При этом слабее развивается крона, в результате уменьшается прирост по диаметру и усиливается рост в высоту, чем и вызывается увеличение абсолютного значения показателя *Н/Д*. Учитывая это, следует ожидать наличие зависимости между развитием кроны и величиной относительной высоты. Известно, что ширина кроны четко коррелирует с диаметром ствола (Поляков, 1959; Кондратьев, 1961; Liebold, 1963; Bouček, 1966, и др.). Поэтому можно предполагать существование связи относительной высоты с диаметром ствола. Как показали расчеты, она проявляется очень ясно (рис. 7). Корреляция характеризуется высоким значением соответствующих коэффициентов. Так для сосновых насаждений корреляционное отношение $\eta = 0{,}901 \pm 0{,}016$ (Талицкий район, кв. 153), для кедровников $\eta = 0{,}883 \pm 0{,}023$ (Ивдельский район).

Как показали исследования, деревья с низкой относительной высотой представляют собой мощные ширококронные экземпляры I, реже II классов Крафта с большим количеством женских и мужских генеративных органов. Это деревья ускоренного типа развития. Деревья с высоким значением показателя *Н/Д* являются в основном тонкомерными, узкокронными особями II—IV классов Крафта. На них обычно мало женских шишек.

В качестве примера в табл. 27 приводится для 120-летнего насаждения сосны (в Талицком районе Свердловской обл.) характеристика 10 деревьев сосны, имеющих наиболее высокую, и 10 деревьев — самую низкую относительную высоту. Они почти не различаются по высоте ствола, но очень сильно различаются по диаметру ствола и кроны, протяженности кроны. Большинство деревьев с низкой относительной высотой отно-

Крона		Шишки				Вес 1000 семян, *г*
диаметр, *м*	протяженность*	число на дереве, шт.	вес, *г*	величина апофиза, балл	число семян, шт.	
10,2 (8—14)	45,3 (32—49)	400 (50—900)	3,27 (2,4—5,8)	3,1 (2,5—4)	7,5 (2—15)	4,73 (3,58—6,05)
3,5 (3—5)	22,5 (15—33)	90 (0—150)	2,59 (1,7—3,4)	3,3 (1—4,5)	3,8 (1—10)	4,55 (3,63—5,43)

сятся к I классу Крафта, а большинство из другой группы — ко II классу. У первых в связи с более сильным развитием кроны в несколько раз больше шишек, притом более тяжелых и содержащих больше семян. По форме апофиза шишек обе группы не различаются, так же как и по весу семян. Характерно преобладание в группе деревьев с высоким показателем *Н/Д* черносеменной расы (около $^2/_3$, тогда как у второй группы с черными семенами имеется лишь $^1/_3$ деревьев). Это наводит на мысль о том, что указанные две группы деревьев иногда могут быть генотипически различны. Интересно, что более сбежистые деревья (с низким значением *Н/Д*) несколько старше по возрасту (на 5—10 лет).

Это позволило им занять господствующее положение в насаждении, поскольку возрастное преимущество в 5—10 лет имеет определенное значение в период дифференциации древостоя (I—II классы возраста). По-видимому, с различиями в возрасте связана и генотипическая дифференциация этих групп по окраске семян, а также различия по протяженности грубой коры. Деревья с низкой относительной высотой обычно характеризуются более развитой грубой корой.

Следовательно, с относительной высотой деревьев коррелирует целый ряд важных морфологических признаков. Это определяется прежде всего тем, что данный показатель фиксирует в себе историю роста дерева и, что особенно важно, степень его «господства» в насаждении. При обычном глазомерном определении степени господства, т. е. класса Крафта, исследователь отмечает в основном современное состояние древостоя и меньше учитывает историю его развития. Кроме того, точность такого определения оставляет желать много лучшего. Изучение же относительной высоты дает более точное и глубокое представление о характере прежнего развития индивидуума, об особенностях его роста.

Различия во внешнем облике деревьев, имеющих неодинаковую относительную высоту, не сказываются на темпах роста их потомства. Так, взаимосвязь между относительной высотой дерева и средними размерами проростков из его семян в опытах 1963 и 1968 гг. характеризовались следующими величинами коэффициента

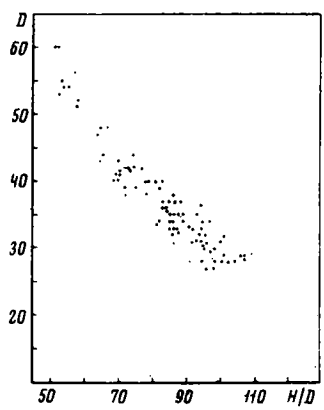


Рис. 7. Взаимосвязь диаметра ствола и относительной высоты у деревьев сосны обыкновенной VI класса возраста. Талицкий лесхоз, кв. 153.

корреляции:

Происхождение семян	Число потомств	Относительная высота и вес проростка	Относительная длина гипокотиля
Талицкий лесхоз, кв. 197	16	—0,344	—0,057
» » кв. 9	10	—	+0,170
Курганский лесхоз, кв. 36	13	+0,116	+0,171

Нетрудно заметить, что какая-либо корреляция отсутствует. По-видимому, быстрота роста потомства не связана с типом развития материнского дерева.

В свое время мы показали, что деревья с низкой относительной высотой — «деревья ускоренного развития» — имеют более раннюю кульминацию прироста по высоте, чем деревья «замедленного развития» (Мамаев, 1956а). Это определяется конкретными условиями среды, складывающимися в данном микроучастке леса. Среда имеет решающее значение в формировании того или иного типа развития. При благоприятных условиях дерево получает преимущество в росте, развивает мощную крону, усиленный прирост, его ствол отличается сниженной относительной высотой. И, наоборот, при неблагоприятных условиях (затенение соседями) дерево имеет замедленное развитие, его крона меньше, относительная высота больше [1].

Однако данное обстоятельство не исключает возможности появления особей, отличающихся генетически обусловленным предрасположением к ускоренному или замедленному развитию и образованию ствола с пониженной или, наоборот, повышенной относительной высотой. Но такие случаи встречаются гораздо реже и для роста насаждения более важно решающее воздействие мозаичного распределения экологических факторов.

Изменчивость размеров и формы кроны

Как уже отмечалось, размеры кроны в основном определяются типом развития дерева — у толстомерных индивидуумов ускоренного развития крона гораздо мощнее. С величиной кроны тесно связана толщина ветвей. Размеры кроны деревьев в одновозрастных насаждениях варьируют очень сильно.

Приведем данные для сосновых насаждений VI—VII классов возраста из Талицкого лесхоза Свердловской обл:

Квартал	Класс бонитета	Средний диаметр кроны, *м*	Лимиты диаметра кроны, *м*	Коэффициент вариации, *C*, %	Длина кроны (% от высоты ствола)	Лимиты длины кроны	Коэффициент вариации, *C*, %
197	II	5,4	3—12	36,7	43,9	17—72	26,6
153	I	5,6	2,5—12	34,3	31,7	11—62	33,7

[1] Нельзя забывать, что наиболее отчетливо эта закономерность проявляется при довольно резких различиях в условиях среды. Обычно же в насаждениях большинство деревьев представлено особями промежуточного типа развития, когда характерные черты того или иного типа развития заметны менее отчетливо.

На одном участке можно встретить экземпляры с очень широкой кроной (10—12 *м* у деревьев 100—120-летнего возраста) и, наоборот, очень узкой (2,5—3 *м*).

Коэффициент вариации для диаметра кроны у сосны достигает 34—37%. Почти так же велика амплитуда изменчивости протяженности кроны по стволу. У старых сосен она может занимать от $^1/_{10}$ до $^7/_{10}$ длины ствола. В первом случае живые ветви располагаются лишь на самой верхушке дерева, во втором — они опускаются далеко вниз, не достигая уровня почвы всего лишь на 7—8 *м*.

В лесах Урала у хвойных пород встречаются самые разнообразные вариации по форме кроны. Особенно изменчива в этом отношения **сосна обыкновенная.** Поэтому можно привести лишь основные типы ее кроны (характерные для насаждений старше 100 лет).

Типичная форма (крона яйцевидная или эллиптическая, в насаждениях VI класса возраста имеет ширину 5—7 *м*).

Раскидистая (ширина кроны 9—11 *м* и более), встречается часто.

Колонновидная (крона довольно узкая, 4—6 *м* ширины, плотная, длинная). Встречается относительно редко (3—5%).

Пирамидальная (узкая, длинная, 3,5—5 *м* ширины, заостренная, ветви обычно тонкие), такая крона имеется не более чем у 2—3% деревьев.

Шаровидная (укороченная, притупленная крона, средних размеров или широкая, сучья обычно толстые), встречается редко (до 1—2% от общей массы деревьев), рис. 8.

Многосучковатая (с большим количеством ветвей, разнообразной ширины), встречается изредка.

Однобокая (самых различных вариантов). Формируется такая крона очень часто, особенно у деревьев III—IV, реже II класса Крафта.

В пределах каждой из этих вариаций можно выделить, кроме того, деревья с более густой и более редкой кроной, с более толстыми и, наоборот, тонкими ветвями, с горизонтальными, приподнятыми или опущенными ветвями.

У **кедра сибирского** в старых древостоях Ивдельского района можно схематически выделить следующие формы строения кроны.

Типичная (обратно-яйцевидная и эллиптическая), образуется наиболее часто.

Цилиндрическая (более сжатая, компактная), встречается реже.

Шаровидная, формируется редко.

Однобокая разных типов.

У **пихты сибирской** намечены три основных вариации:

пирамидальная (ширина кроны 2—3 *м*);

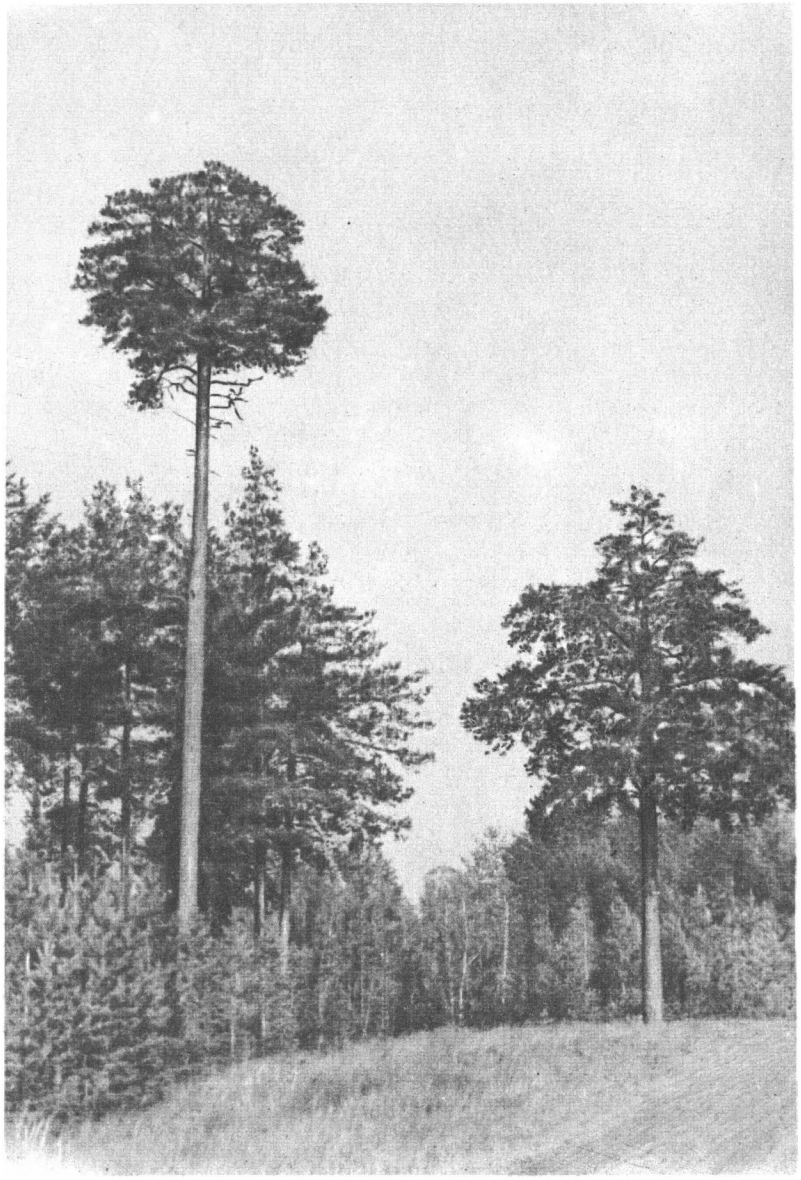


Рис. 8. Сосна обыкновенная с шаровидной формой кроны. Аман-Карагайский бор, Кустанайская обл.

ширококронная (3—4 *м*);
многовершинная.

У **ели сибирской** схематически намечены две основные вариации:

с узкой кроной (пирамидальная);
с широкой кроной.

Первая вариация имеет диаметр кроны 3—4 *м*, а вторая — 4—5 *м*.

У **лиственницы Сукачева** можно выделит следующие типы кроны:

типичную (овально-яйцевидную);
колонновидную (более узкую);
с изогнутой вершиной;
однобокую (флагообразную).

Все названные формы строения кроны хвойных пород описаны в типичных для произрастания данного вида условиях. В высокогорьях, на болотах; в лесотундре встречаются разнообразные вариации, образующиеся под влиянием экологических факторов. Следует отметить, что отдельные вариации, отмеченные выше (однобокая крона, с изогнутой вершиной и др.) также представляют, по существу, результат воздействия экологических факторов (затенение и охлестывание соседними деревьями, влияние ветра).

Изменчивость окраски и строения коры

У видов семейства Pinaceae наблюдается значительная изменчивость коры по его строению и окраске. Варьирование этих признаков иногда очень велико и довольно трудно поддается классифицированию.

В сосновых насаждениях со времени Зейтца (Seitz, 1927) лесоводы Западной Европы выделяют четыре вариации деревьев по строению грубой коры: пластинчатокорую, чешуйчатокорую, ракушчатокорую и обычную (с низко опущенной зеркальной корой). Многие отечественные авторы применяют деление сосны на груботрещиноватую и мелкотрещиноватую вариации (Гроздов, 1961; Мишуков, 1964; Коновалов, Пугач, 1968; Ničota, 1963). Каждый из них уточняет эту классификацию для своего района и пытается найти корреляцию между строением коры и приростом дерева или другими его свойствами.

Деревья сосны различаются по протяженности грубой темной коры. Вариации с высокоподнятой грубой корой встречены в Белоруссии (Василевская, 1963), в Пермской обл. (Мамаев, 1965а), Польше (Tumilowicz, 1960).

В Брянской обл. произрастает сосна с красноватой корой (Гроздов, 1961). У нее более узкая крона и прочная древесина. Такая же сосна растет и в островных борах Казахстана (Петров, 1962). Н. В. Котелова (1961) во Владимирской обл. выде-

ляет розово- и желтокорую вариацию (вторая, по ее мнению, растет быстрее). В Венгрии произрастает сосна с серой корой (Bakos, 1965).

Наиболее детальную классификацию вариаций коры у сосны, произрастающей в Шотландии, дают Стевен и Карлайл (Steven, Carlisle, 1959). Они описывают три основных типа (плоский, гребневидный или бороздчатый, расслоенный) и девять промежуточных.

Строение коры считается хорошим диагностическим признаком для оценки генетического разнообразия популяций ели. Имеется ряд работ, начиная от Шретера (Schroeter, 1898), в которых показана изменчивость ели обыкновенной по строению коры и обсуждается вопрос о корреляции этого признака с другими особенностями деревьев. В Брянской обл., в Белоруссии и Марийской АССР чаще всего встречается чешуйчатая форма ели обыкновенной и реже — гладкокорая слабочешуйчатая (Милютин, 1959; Пчелин, 1959; Голод, 1966). В Костромской обл. А. С. Яблоков (1965) выделил вариации с грубой шероховатой и гладкой корой. В Эстонии Этверк (1966) описал корковую, гладкокорую и промежуточную вариации, а в Латвии — Ронис (1966) — гладкокорую, чешуйчатую и сосновoвидную. Потомство грубокорой ели, по данным С. А. Ростовцева (1962), росло быстрее, чем потомство гладкокорой вариации. Л. И. Милютин (1959), Б. В. Гроздов (1961) и Э. Я. Ронис (1966) считают, что сильночешуйчатая (близкая к грубокорой) форма имеет более высокий прирост. По исследованиям В. И. Парфенова (1964), в благоприятных условиях в лесах Белоруссии чаще встречается гладкокорая форма ели обыкновенной. Ромедер (Rohmeder, 1966) выделил для лесов Центральной Европы ель с «сосновoвидной» корой (то же, чтои грубокорая вариация) и провел ряд экспериментов, показавших наследование этого признака у потомства. Изменчивость коры других видов из семейства Pinaceae изучена гораздо хуже.

Суммируя итоги исследований, проведенных на Урале, можно сделать некоторые выводы об изменчивости строения и окраски коры у местных видов.

Для **сосны обыкновенной** следует выделять вариации по окраске тонкой листовой коры (от серого и зеленоватого до желтого и красноватого оттенка) и вариации по высоте поднятия по стволу грубой темной коры. Как известно, листоватая кора расположена в верхней части ствола, а грубая кора — в нижней (рис. 9).

Кроме того, имеются вариации по толщине грубой коры и характеру ее трещиноватости: пластинчатокорая и чешуйчатокорая.

Для **кедра сибирского** характерна изменчивость окраски, толщины и высоты поднятия грубой коры. Н. А. Луганский (1962), в частности, описал на Урале две крайних вариации —

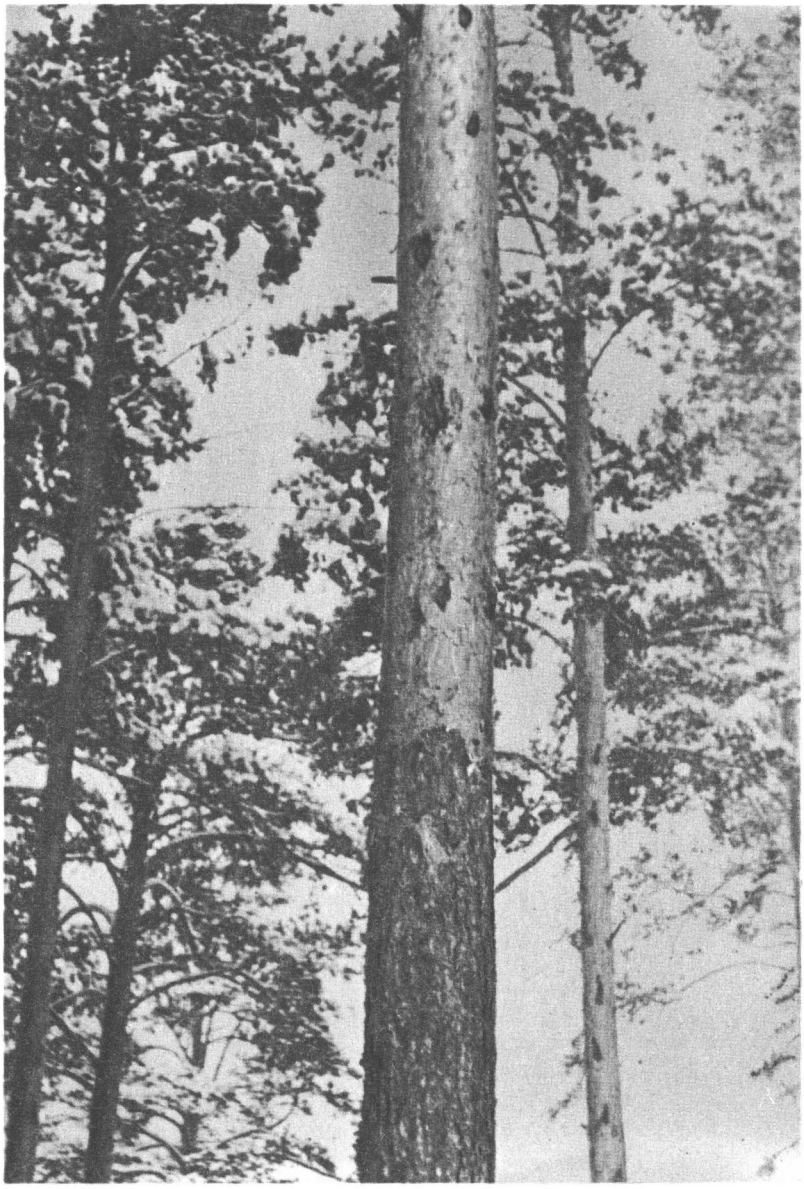


Рис. 9. Граница перехода грубой коры в листовую кору и сосны обыкновенной VI класса возраста. Ботанический сад г. Свердловска

кедр с «сосновидной» и «еловидной» корой. У первой — кора толстая, трещины глубокие, площадки крупные, цвет коры желто-бурый или светло-желтый. У второй — кора более тонкая, с мелкими трещинами, серовато-черная.

У ели сибирской выделяются вариации в зависимости от типа строения коры: с гладкой, пластинчатой и продольно-трещиноватой корой (Некрасов, 1966).

Для пихты сибирской мы описали вариации по окраске коры (темно-серого, серого и светло-серого, иногда красноватого оттенка) и по толщине коры (с более и менее толстой корой).

Для лиственницы Сукачева на Среднем Урале Е. А. Пугач (1964б) выделяет мелкобороздчатую и глубокобороздчатую форму. Мы также находили эти вариации в лиственничных насаждениях Урала.

Следует иметь в виду, что признаки, характеризующие окраску, строение и толщину коры, очень сильно изменяются в онтогенезе дерева. Поэтому описание морфологических особенностей коры необходимо проводить на спелых деревьях VI—VII класса возраста.

Сначала остановимся на варьировании протяженности грубой темной коры (табл. 28).

Таблица 28

Изменчивость протяженности грубой темной коры на стволе деревьев сосны обыкновенной и кедра сибирского VI—VIII классов возраста в Свердловской обл.

Лесхоз	Протяженность грубой коры					
	абсолютная (м)			относительная, % от высоты ствола		
	$M_{ср} + m$	Лимиты	C, %	$M_{ср} + m$	Лимиты	C, %
Сосна обыкновенная						
Талицкий, кв. 197	7,9+0,30	3,8—14,6	29,4	28,5+1,15	12,6—53,5	31,2
Талицкий, кв. 153	7,7+0,18	3,5—13,1	24,9	25,9+0,71	11,6—45,6	28,3
Кедр сибирский						
Ивдельский, кв. 170	14,6+0,38	5,0—21,3	22,8	69,2+1,45	40,3—97,3	19,2

По протяженности грубой темной коры особенно сильно варьирует сосна обыкновенная, коэффициент вариации при этом достигает 28—31%.

Встречаются экземпляры, у которых грубая кора занимает лишь примерно $^1/_{10}$ часть высоты ствола, тогда как у других она поднимается до половины ствола и выше. У деревьев

сосны VI—VII классов возраста, произрастающих на Урале, грубая кора занимает в среднем 25—30% протяженности ствола. У кедра сибирского грубая кора развита гораздо сильнее, она обычно поднимается на высоту около $^3/_4$ длины ствола.

Достоверных различий в морфологии шишек и особенностях семян, по высоте деревьев и протяженности кроны у грубокорых и тонкокорых деревьев не обнаружено. Установлена лишь корреляция между длиной грубой коры и типом развития дерева. Особи ускоренного развития имеют несколько увеличенную протяженность грубой коры. Однако такая связь обнаруживается на фоне большого генотипического варьирования по данному признаку коры.

По окраске листоватой коры старые деревья сосны можно разделить на пять основных групп: *а*) с красноватым, *б*) с желтоватым, *в*) зеленоватым, *г*) желто-оранжевым и *д*) с пепельно-серым оттенком. Краснокорые, желтокорые и оранжевокорые индивидуумы имеют почти одинаковую среднюю высоту, диаметр ствола, величину *Н/Д*. Они характеризуются разнообразной окраской и формой шишек и их чешуй, окраска семян у них также сильно варьирует. Все эти признаки не показывают определенной зависимости от окраски коры дерева. Только деревья с желто-зеленой корой выделяются меньшей толщиной ствола, небольшой кроной и повышенной относительной высотой. Они характеризуются замедленным развитием. По-видимому, специфические условия развития задержали образование в их коре красящих пигментов и определили повышенное содержание хлорофилла.

Изменчивость физико-механических свойств древесины

В пределах насаждения наблюдается варьирование физических и механических своств древесины у отдельных индивидуумов. В нашем распоряжении имеются данные в отношении сосны обыкновенной. В 1961 г. в Талицком районе (Талицкое лесничество, кв. 153) было срублено 15 деревьев сосны в возрасте 120—130 лет. Они относились к I—II классам Крафта и росли в одинаковых условиях вблизи друг от друга (на расстоянии до 200 *м*). Их физико-механические свойства показали очень небольшую степень варьирования.

Такие физические свойства древесины, как ее объемный вес, водопоглощение, степень тангентальной усушки, варьируют на очень низком уровне (С = 5,9—8,9%). Более высокую амплитуду изменчивости имеет только коэффициент радиальной усушки (табл. 29). По-видимому, у деревьев одного возраста, однотипных по своему развитию и рядом произрастающих, формируется древесина с выравненными свойствами. Это определяет слабую степень изменчивости механических свойств (табл. 30)

Таблица 29

Изменчивость некоторых физических свойств древесины у отдельных деревьев сосны

Талицкое лесничество, кв. 153

Водопоглощение, % на 30-е сутки			Объемный вес древесины, г/см³ при t=15°			Коэффициент усушки, %					
						тангентальной			радиальной		
$M_{ср.} \pm m$	Лимиты	C, %	$M_{ср.} \pm m$	лимиты	C, %	$M_{ср.} \pm m$	лимиты	C, %	$M_{ср.} \pm m$	лимиты	C, %
186,0±5,00	157—207	8,9	0,465±0,008	0,420—0,525	6,2	0,28±0,004	0,26—0,31	5,9	0,16±0,009	0,11—0,20	18,7

Таблица 30

Изменчивость некоторых механических свойств древесины отдельных деревьев сосны

(предел прочности, кг/см²)

Сжатие вдоль волокон			Скалывание вдоль волокон						Статический изгиб (тангентальное направление)			Статическая твердость					
			в радиальном направлении			в тангентальном направлении						торцевая			радиальная		
$M_{ср.} \pm m$	Лимиты	C, %	$M_{ср.} \pm m$	Лимиты	C, %	$M_{ср.} \pm m$	Лимиты	C, %	$M_{ср.} \pm m$	Лимиты	C, %	$M_{ср.} \pm m$	Лимиты	C, %	$M_{ср.} \pm m$	Лимиты	C, %
Заболонь																	
383,7±9,76	343—453	8,4	58,4±1,44	53—67	8,2	48,1±1,77	40—58	12,2	820,5±19,9	743—944	8,8	Не определялась					
Ядро																	
366,3±6,54	335—409	5,9	58,4±3,90	41—81	20,1	51,6±2,5	42—61	13,6	786,1±32,2	660—972	12,3	202,6±4,62	186—227	7,5	163,7±6,56	133—200	13,3

Для изученных показателей (скалывание вдоль волокон, статический изгиб, твердость) коэффициент вариации колеблется от 5,9 до 13,6% и лишь в одном случае достигает величины 20,1%.

Имеющиеся в литературе небольшие данные о высокой изменчивости механических свойств древесины у отдельных деревьев получены, вероятно, в связи с большой неоднородностью условий местопроизрастания и связанной с этим неравномерностью развития особей, а также из-за разновозрастности деревьев. Достоверные данные о различии физико-механических свойств, как правило, получаются при анализе деревьев из разных, притом сильно различающихся друг от друга, типов леса (Петруша, 1959; Цыбык, 1963). Л. М. Перелыгин (1953), показавший различия в свойствах древесины в пределах одновозрастного насаждения сосны, имел дело с деревьями быстрого и замедленного роста (т. е. угнетенными и, наоборот, хорошо развитыми), у которых класс роста изменяется от I до IV. Мы же брали для анализа менее различающиеся особи I—III классов. Их высота колебалась от 26,5 до 30,9 *м*, диаметр от 31 до 45 *см*.

Для формирования прочной древесины особое значение имеет объемный вес древесины. Между этим показателем и механическими свойствами древесины существует тесная связь. По Л. М. Перелыгину (1949), она выражается коэффициентом корреляции $r = 0{,}15—0{,}93$. По нашим данным, существует следующая корреляция между объемным весом, с одной стороны, и сопротивлением при сжатии вдоль волокон — $r = +0{,}927$, величиной коэффициента усушки — $r = +0{,}917$, сопротивлением при тангентальном статистическом изгибе — $r = +0{,}94$, сопротивлением при скалывании — $r = —0{,}129$.

Учитывая наличие такой связи, мы выделили на изученном участке деревья с более прочной и менее прочной древесиной. К первым относятся экземляры с повышенным объемным весом.

Деревья с более тяжелой древесиной имеют увеличенную твердость и прочность при сжатии и статическом изгибе (меньше поглощают воды). Однако устойчивость на скалывание у них ниже, а коэффициент усушки выше. Деревья с различной прочностью древесины внешне мало отличаются друг от друга. В то же время можно заметить, что у индивидуумов с более тяжелой и прочной древесиной имеются признаки замедленного развития — у них несколько более высокий показатель *Н/Д* и меньший диаметр ствола. При расчете корреляции между объемным весом и относительной высотой оказалось, что коэффициент $r = +0{,}316$. Это свидетельствует о существовании взаимозависимости между признаками. Данный вывод вполне согласуется с исследованиями Л. М. Перелыгина (1953, 1956), отметившего повышенный предел прочности при сжатии и изгибе и больший объемный вес у деревьев ели и сосны замедленного роста и развития.

Изменчивость морфологических признаков хвои

Размеры хвои у изученных видов заметно варьируют в зависимости от индивидуальных особенностей того или иного дерева. В одном насаждении можно встретить индивидуумы с длинными иглами и, наоборот, более короткими. Изменчивость по данному признаку почти совершенно не изучена. Исследователи ограничиваются общим высказыванием о большом варьировании размера листьев у древесных пород или указанием на крайние пределы значения признака.

Измерение хвои крайне трудоемкий процесс, тем более, что необходимо учитывать довольно высокую степень ее эндогенной изменчивости. Проведенные подсчеты показывают, однако, что варьирование размеров хвои в пределах насаждения нестоль велико, коэффициент вариации колеблется в пределах 10,2—14,8% (табл. 31). Максимальные размеры превышают минимальные примерно в два раза, но крайние варианты встречаются редко, и основную массу составляют особи со средними

Таблица 31

Изменчивость средней длины хвои отдельных деревьев кедра сибирского, сосны обыкновенной и ели сибирской в Свердловской обл.
(хвоя ростовая, с верхней части кроны, среднее за 3—5 лет), *мм*

Вид	Число модельных деревьев	Район	$M_{ср} \pm m$	Лимиты (среднее для отдельных деревьев)	C, %
Сосна обыкновенная	87	Талицкий	56,2±0,89	32—74	14,8
Кедр сибирский . .	86	Ивдельский	101,6±1,25	74—123	13,5
Ель сибирская . . .	55	Шалинский	15,6±0,26	11—20	12,6

размерами хвои, в связи с чем абсолютное значение коэффициента вариации невелико.

Каковы же причины, вызывающие появление в насаждении короткохвойных и длиннохвойных вариаций? Здесь несомненно наличие влияния разнообразных экологических факторов — освещенности, температурного режима и т. д. Однако, как мы показали в главе «Эндогенная изменчивость», более важным является не прямое воздействие на признак факторов внешней среды, а опосредованное влияние их через систему ростовых корреляций организма. Поэтому трудно представить существование прямой связи между экологической обстановкой, в которой находится тот или иной индивидуум (в пределах одного древостоя), и размерами его листовых органов.

Простой расчет коэффициента корреляции между длиной хвои и высотой дерева подтверждает это соображение. Для соснового насаждения Ивдельского участка $r = +0{,}068$, что

означает отсутствие связи. В то же время взаимозависимость между длиной хвои и относительной высотой тех же деревьев характеризуется коэффициентом $r = -0{,}452$ ($rm_r = 3{,}6$). Здесь наблюдается достоверная отрицательная корреляция. Следовательно, линейные размеры хвои не зависят от ее расположения на том или ином уровне древесного полога насаждения, а связаны с типом развития дерева. Чем быстрее оно развивалось, чем мощнее его ствол и крона, тем меньше значение его относительной высоты и тем крупнее хвоя на ветвях этого дерева. Однако из этого правила имеется немало исключений. В насаждениях сосны модели, имевшие самую мелкую хвою (36—39 *мм*), характеризовались низкой относительной высотой ствола ($H/Д = 51 \div 61$). Следовательно, кроме факторов, связанных с процессом роста и развития деревьев, воздействуют и другие причины, возможно, генетического порядка.

Изучение морфологических особенностей длинно- и короткохвойных деревьев сосны показало, что хвоя у длиннохвойных сосен в среднем на 12—15 *мм* длиннее, чем у короткохвойных. У первых обычно меньше относительная высота ствола и значительно крупнее шишки и семена. Наблюдается синхронность в изменении размеров хвои и генеративных органов. Однако эта взаимосвязь заметна лишь в отношении крайних вариаций. При расчете коэффициента корреляции для всех индивидуумов, включая и промежуточные по величине хвои, связь ослабляется. Так, между средней длиной хвои деревьев и средним весом шишек $r = +0{,}305$ ($r/m_r = 2{,}1$), а между длиной хвои и средним весом семян $r = +0{,}203$ ($r/m_r = 1{,}3$). Корреляция, как видно, весьма незначительна и мало достоверна (особенно для веса семян).

Что же касается прочих признаков — высоты ствола, протяженности кроны и грубой коры, окраски семян, диаметра кроны — то в отношении их для сосны обыкновенной вообще не обнаружено определенной связи с размером хвои. Эти признаки варьируют в древостое независимо от изменения длины хвои.

У кедра сибирского корреляции между длиной хвои и относительной высотой не обнаружено. Расчеты для Ивдельского участка показали отсутствие связи ($r = 0{,}097$). Не исключено, что это объясняется высоким возрастом кедрового насаждения.

Изменчивость анатомических признаков хвои

Анатомические особенности хвои у отдельных деревьев варьируют в зависимости от действия экологических факторов и других причин. Н. П. Мишуков (1964), изучавший индивидуальную изменчивость сосны обыкновенной, приводит значения коэффициентов вариации для количества смоляных каналов. Они равны 16—21%. Из других работ по анатомии хвои можно упомянуть исследования Моисеевой (1938), установившей от-

сутствие различий в анатомии хвои у форм сосны, различающихся по строению грубой коры. Л. Ф. Правдин (1964) отмечает, что такой анатомический признак, как количество и расположение смоляных каналов в иглах сосны, сильно варьирует от дерева к дереву.

Приведем наши данные об изменчивости некоторых показателей у различных индивидуумов сосны обыкновенной одного возраста на Чайковском участке в Пермской обл. (табл. 32).

Таблица 32

Варьирование размеров и количества некоторых анатомических элементов на поперечном срезе однолетней хвои ростовых побегов. Чайковский район Пермской обл.

Показатель	Лимиты средних величин	C, %
Среднее число смоляных каналов	7—12	14—18
То же клеток эндодермы	40—50	8
То же склеренхимных клеток в сосудисто-проводящем цилиндре	62—81	9
То же крахмалоносных клеток в сосудисто-проводящем цилиндре	44—65	10
То же клеток ксилемы в одном пучке	36—48	10
То же трахеидных клеток трансфузионной ткани	134—170	9
То же устьиц на периметре иглы	14—18	10
Средняя величина (длина) клеток эндодермы, *мк*	32—40	5
То же гиподермы, *мк*	12—17	11
Средняя толщина эпидермиса, *мк*	10—16	13
То же кутикулы, *мк*	5—8	13
Средний диаметр углового смоляного канала, *мк*	74—88	10
Высота сосудисто-проводящего цилиндра, *мк*	260—350	8
Ширина сосудисто-проводящего цилиндра, *мк*	680—920	10

Из этих материалов можно сделать вывод о довольно слабой индивидуальной изменчивости анатомических особенностей хвои. Эти признаки варьируют на низком уровне (5—10%). Несколько большей индивидуальной изменчивостью характеризуется только число смоляных каналов. Обнаруживаемая обычно высокая степень варьирования анатомических признаков объясняется, с одной стороны, эндогенной изменчивостью этих структур, а с другой, их большой зависимостью от колебания экологических факторов. Сильно влияет также варьирование, определяемое различиями возраста деревьев и пола побегов. Эти формы изменчивости не всегда учитываются при исследовании. В связи с тем, что на амплитуду изменчивости могли влиять колебания размеров хвои, целесообразно оценить величины относительных показателей, характеризующих анатомические структуры (табл. 33).

Таблица 33

Изменчивость индексов, характеризующих анатомическое строение однолетней хвои сосны на поперечном срезе. Чайковский р-н Пермской обл.

Показатель	A/L	B/L	B/A	a/A	$в/B$	$в/a$	$S_ц/S$	$h_к/B$	$h_г/B$	N_c/S	$l_э/A$
Лимиты	0,022—0,037	0,010—0,018	0,46—0,51	0,57—0,67	0,44—0,52	0,36—0,43	0,25—0,35	0,009—0,012	0,010—0,014	180—210	0,026—0,032
C, %	18,1	20,4	3,2	5,8	5,5	5,4	7,2	12,2	14,8	8,4	5,4

Примечание.

A — ширина иглы; a — ширина сосудисто-проводящего цилиндра;
B — толщина „ ; $в$ — высота
L — длина „ ; $S_ц$ — площадь
S — площадь поперечного сечения иглы;
$h_к$ — толщина кутикулы;
$h_г$ — толщина гиподермы;
N_c — число склеренхимных клеток;
$l_э$ — длина клеток эндодермы.

Индексы варьируют почти совершенно так же, как и абсолютные значения. Достаточно, например, сравнить между собою изменение толщины кутикулы или гиподермы с варьированием этих величин, отнесенных к толщине иглы. Обращает на себя внимание очень низкий уровень колебания индекса B/A (отношение толщины иглы к ее ширине), а также и индексов, показывающих удельный вес сосудисто-проводящего цилиндра на поперечном сечении иглы (a/A, $в/B$, $S_ц/S$) и самой формы проводящего цилиндра $в/a$. Это говорит о большой устойчивости формы хвои у разных по своим морфо-физиологическим особенностям деревьев.

И в то же время бросается в глаза значительное варьирование индексов A/L и B/L, что отражает наличие большого колебания в длине иглы у разных индивидуумов при сохранении характерной видовой формы листа.

Таким образом, индивидуальная изменчивость сосны обыкновенной по анатомическому строению хвои характеризуется низким уровнем.

Такая же закономерность обнаруживается и при изучении хвои пихты сибирской. Приведем пример для насаждения из Тавдинского района Свердловской обл. Относительные показатели анатомических элементов однолетней хвои ростовых побегов колебались следующим образом:

Показатель	A/L	B/L	B/A	a/A	$в/B$	$в/a$
Лимиты	0,042—0,065	0,014—0,027	0,33—0,41	0,22—0,27	0,48—0,56	0,73—0,83
C, %	12,0	15,9	7,3	6,8	5,0	4,8

Коэффициенты вариации формы поперечного сечения иглы и сосудисто-проводящего цилиндра характеризуются низким значением — 5,0—7,3%. Индексы A/L и B/L отличаются гораздо более высокой амплитудой колебания.

Подводя итог изучению анатомии и морфологии хвои, можно отметить, что индивидуальная изменчивость отдельных деревьев по данным признакам проявляется, главным образом, в заметном варьировании длины хвои. Возможно, даже выделение в насаждении длинно- и короткохвойных индивидуумов, четко различающихся по данному признаку. Длина хвои частично коррелирует с относительной высотой дерева и, вероятно, отражает условия развития данной особи. Данное обстоятельство свидетельствует о модификационном характере изменения данного признака. В то же время ряд факторов говорит о параллельной генотипической изменчивости размеров хвои.

Что же касается анатомического строения листа хвойных, то здесь наблюдается очень слабая индивидуальная изменчивость и довольно высокая стабильность большинства анатомических структур, за исключением числа смоляных каналов. Последний показатель весьма изменчив. Это объясняется тем, что смолоносная система является, по-видимому, менее важным приспособительным признаком, чем анатомические структуры, обеспечивающие основные физиологические функции, свойственные зеленому листу.

Индивидуальная изменчивость по некоторым биохимическим (качественным) признакам

Индивидуальная изменчивость хвойных растений по биохимическим признакам изучена слабо, исключение представляют многочисленные исследования содержания и качества сосновой живицы. Это объясняется в значительной степени трудностью получения репрезентативного материала. Мы провели ряд исследований биохимической изменчивости сосны обыкновенной в лесах Урала. Рассмотрим сводную таблицу о варьировании содержания в однолетней хвое сосны воды, минеральных элементов, золы и хлорофилла (табл. 34).

Наименьшей изменчивостью характеризуется содержание органического вещества и свободной воды. Как было показано нами для других видов (Мамаев, 1969), содержание связанной воды отличается более высокой степенью варьирования. По-видимому, для растения особенно важен общий запас влаги в листьях, а разные ее формы могут пополняться одна за счет другой, что и вызывает колебания их процента в тканях.

Высокую стабильность имеет также и содержание органического вещества в хвое молодых растений.

Количество хлорофилла и общей золы в хвое сосны колеблется относительно слабо. Более сильно варьирует содержание минеральных элементов — фосфора, калия и кальция, а также и азота.

Рассмотрим более детально изменчивость отдельных деревьев по содержанию в их хвое золы. В качестве примера

Таблица 34

Индивидуальная изменчивость некоторых биохимических (качественных) признаков у сосны обыкновенной

Показатель	Время наблюдения	Число изученных насаждений	C,%
Старые деревья			
Содержание в хвое свободной воды	Сентябрь 1956	2	3,3—8,7
То же, хлорофилла *a*	Июль—август 1963—1964 гг.	5	7,6—16,1
„ сырой золы	Зимний период 1959—1960 гг.	6	6,3—13,7
„ фосфора	Зимний период 1959—1963 гг.	6	9,2—18,2
„ кальция	Зимний период 1960—1965 гг.	8	16,7—24,8
Однолетние растения			
Содержание в хвое органического вещества	Осенний период 1966 г.	3	5,2—6,3
То же, азота	Осенний период 1966 г.	3	13,7—17,4
„ фосфора	Осенний период 1966 г.	3	14,1—17,2
„ калия	Осенний период 1966 г.	3	13,8—17,9

можно привести 120-летний сосняк, расположенный в квартале 153 Талицкого лесхоза.

У дерева с максимальным значением признака содержание золы (в % на абсолютно сухое вещество) примерно в 1,5 раза превышает минимальную величину:

Число модельных деревьев	Среднее содержание золы $M_{ср} \pm m$	Лимиты	C, %
50	2,65±0,036	2,07—3,26	9,9

Однако в целом варьирование этого признака в популяции незначительно ($C = 9{,}9\%$). Накопление зольных элементов в хвое показывает высокую стабильность, заметные отклонения от среднего содержания в однородных условиях среды наблюдаются редко.

Варьирование рассматриваемого признака мало связано с абсолютными размерами дерева, длиной его кроны и протяженностью грубой коры. Об этом говорит низкая и недостоверная величина коэффициента корреляции

между процентом золы и высотой дерева . . . . $r \pm m = -0{,}119 \pm 0{,}139$
то же золы и длиной кроны . . . . . $r \pm m = -0{,}220 \pm 0{,}133$
„ золы и длиной грубой коры . . $r \pm m = -0{,}218 \pm 0{,}133$

Однако установлена определенная зависимость содержания золы в хвое от показателя *Н/Д*: здесь $r \pm m = -0{,}375 \pm 0{,}121$.

Более мощные «господствующие» деревья ускоренного развития отличаются несколько повышенным содержанием зольных элементов. Этому способствует их сильно развитая корневая система, позволяющая более успешно извлекать из почвы минеральные вещества.

В отношении индивидуальной изменчивости хвойных пород по накоплению зеленых пигментов материалов немного. Правда, имеются очень важные исследования Э. Баура (Baur, 1920), а также В. Н. Любименко и А. Паламарчука (1916), Л. П. Бреславец (1920) и других, свидетельствующие о том, что концентрация хлорофилла в пластидах представляет наследственно постоянный признак. Были выделены расы, различающиеся по количеству хлорофилла в листьях: нормально окрашенные (viridis), желто-зеленые (xanthoviridis), бледно-зеленые (alboviridis или chlorina), альбиносы (albina) и желтые (xantha). В. Н. Любименко и В. А. Бриллиант (1924) впервые обнаружили чистые альбиносы у сосны и ели. Позднее появился целый ряд исследований альбиносных молодых растений (проростков) у сосны австрийской (Johnson, 1948), сосны обыкновенной (Eiche, 1955), ели обыкновенной (Tralau, 1958), а также у ячменя (Granick, 1949, цит. по Tralau, 1958; Wettstein, 1960) и других видов. Все эти исследования, как правило, затрагивали вопрос об индивидуальной изменчивости в накоплении хлорофилла у растений на самых первых этапах их жизни (проростки и сеянцы). Неизвестно, сохраняются ли различия между отдельными особями на других этапах онтогенеза, в более старшем возрасте.

Мы изучили амплитуду изменчивости деревьев сосны по содержанию разных форм хлорофилла (табл. 35). Для этого в течение ряда лет ежемесячно определялось количество хлорофилла в хвое молодых 20—25-летних сосен, произрастающих на одном участке и одинаково освещенных.

Таблица 35

Изменчивость содержания хлорофилла (*мг/г* сырого веса) в одно-двухлетней хвое сосны
(окрестности г. Свердловска)

Хлорофилл	Месяц	Однолетняя хвоя			Двухлетняя хвоя		
		$M_{ср} \pm m$	Лимиты	C, %	$M_{ср} \pm m$	Лимиты	C, %
$a+b$	VIII	0,65±0,030	0,56—0,79	13,8	1,07±0,055	0,88—1,38	15,4
$a+b$	IX	0,74±0,034	0,60—0,89	13,8	0,94±0,041	0,84—1,10	10,7
a	VIII	0,50±0,022	0,44—0,60	13,3	0,79±0,037	0,60—1,00	14,1
a	IX	0,56±0,025	0,47—0,67	13,4	0,70±0,034	0,62—0,86	12,0
b	VIII	0,15±0,008	0,12—0,19	16,2	0,28±0,018	0,21—0,38	19,7
b	IX	0,18±0,010	0,13—0,22	16,3	0,24±0,019	0,22—0,34	19,3

Амплитуда изменчивости содержания общего хлорофилла ($a + b$) характеризуется коэффициентом $C = 10{,}7—15{,}4\%$. Почти также колеблется количество хлорофилла a ($C = 12{,}0—14{,}1\%$), причем особых различий в варьировании пигмента в однолетней и двулетней хвое не имеется (хотя абсолютное количество его далеко неодинаково). Содержание же хлорофилла b колеблется более заметно ($C = 16{,}2—19{,}7\%$). Это как будто бы противоречит имеющимся данным Чрелашвили (1965) о большей устойчивости в растении хлорофилла b по сравнению с хлорофиллом a. Но Чрелашвили имеет в виду стабильность пигмента в онтогенезе растения, а не в пределах популяций.

Теперь обратимся к характеристике отношения хлорофилла a/b. Этот показатель весьма изменчив, что было показано еще старыми работами Владека (цит. по Любименко, Бриллиант, 1924). Впоследствии это было подтверждено целым рядом исследователей. Вилльштетер и Штолль (Willstätter, Stoll, 1913) установили более чем 50 лет назад, что отношение a/b колеблется около величины 3,0. Для древесных видов приводятся следующие соотношения a/b: в листьях лещины обыкновенной 4,3, у пузыреплодника калинолистного 4,8, чубушника венечного 3,8 (Seybold, Weisweller, 1942); бука лесного 3,7; (Egle, 1937); сосны 2,7, платана кленолистного 3,2—3,5, бузины черной 2,0—2,6 (Крамер, Козловский, 1963); лещины обыкновенной — 2,5—3,6 (Sauber, Härter, 1959), сосны обыкновенной 2,6, пихты 1,8, ели сибирской 1,5, лиственницы сибирской 3,2 (Козловский, 1965), яблони 1,3—4,4 (Проценко, 1965) и т. д.

По нашим данным (Мамаев, 1965б), средняя величина отношения a/b менялась от 2,69 до 3,33 в зависимости от месяца наблюдения и возраста хвои. Это несколько выше цифры, которую дают Крамер и Козловский.

При детальной оценке величины отношения a/b у отдельных экземпляров сосны отмечается слабое варьирование этого показателя:

Показатель	Однолетняя хвоя		Двухлетняя хвоя	
	август	сентябрь	август	сентябрь
Средняя величина a/b	3,4	3,2	2,8	2,9
Лимиты	3,1—3,7	2,9—3,6	2,5—3,2	2,6—3,6
C, %	6,0	7,6	8,6	13,2

Разница между показателями a/b в один и тот же срок у отдельных деревьев достигает обычно всего лишь 20—30%, в то время как для содержания хлорофилла a и b она равна 50—100%. В связи с этим и амплитуда изменчивости отношения a/b сильно снижается и всегда характеризуется пониженным уровнем. Коэффициент вариации колеблется от 6,0 до 12,7%, тогда как для общего количества хлорофилла он примерно вдвое больше. Следовательно, этот признак у растений более стабилен.

Анализ показателя *a/b* у различных деревьев пока не дает основания говорить о наличии индивидуумов, характеризующихся определенными особенностями в соотношении двух форм хлорофилла. Однако данные Тралау (Tralau, 1958), нашедшего у ели вариации со сниженным содержанием хлорофилла *b*, позволяют предполагать, что поиски таких форм не безнадежны.

Весьма интересную вариацию ели сибирской Picea obovata Ldb. var. albospicata со сниженным содержанием зеленых пигментов мы нашли в Кудымкарском лесхозе Пермской обл. (Мамаев, 1969). Она отличается от типичной ели оригинальной окраской хвои — иглы на побеге текущего года не темно-зеленые, как обычно, а беловато-желтые со слабым зеленым оттенком. Хвоя второго года окрашена в светло-зеленый цвет, и лишь на третьем году жизни окраска игл становится характерной — густо-зеленой. Все это придает дереву необычный пестроватый облик и делает его весьма декоративным.

Подведем итог. В отношении так называемых качественных (биохимических) признаков хвои изучаемые виды обнаруживают определенную степень индивидуальной изменчивости. Обычно она относительно невысока (для таких признаков, как содержание в хвое воды, общей золы, органических веществ), несколько больше для зеленых пигментов и отдельных минеральных элементов (особенно кальция). В связи со слабой изменчивостью в пределах древостоя довольно трудно выделить вариации, отличающиеся от средних индивидуумов по содержанию этих веществ. Однако в ряде случаев возможно и появление мутаций, резко уклоняющихся от нормы. Такие вариации найдены пока лишь в отношении содержания хлорофилла — у «белохвойной» ели содержание зеленых пигментов снижено в 2—3 раза по сравнению с нормальными экземплярами.

Чаще же изменчивость по биохимическим признакам укладывается в обычный вариационный ряд и может быть изображена кривой нормального распределения. Индивидуальная изменчивость биохимических признаков частично определяется историей развития древостоя и его отдельных единиц. Деревья лучшего развития сильнее поглощают минеральные элементы почвы. Кстати, такую мысль высказывал Г. Ф. Морозов еще в 1912 г.

Изменчивость мужских шишек (пыльников)

Наиболее четко индивидуальная изменчивость мужских шишек проявляется в отношении их окраски. У сосны обыкновенной еще в начале прошлого столетия было установлено наличие двух вариаций — желто-зеленопыльниковой и карминово-краснопыльниковой. Однако специальных исследований этих вариаций проведено мало.

Стевен и Карлайл в лесах Шотландии не установили корреляции окраски пыльников с условиями местообитания или возрастом дерева. Т. П. Некрасова (1959), а вслед за ней и Г. М. Козубов (1962) считают, что краснопыльниковые сосны более приспособлены к условиям севера (Кольский п-ов), чем желтопыльниковые. Обе вариации повсеместно встречаются в лесах Урала — от степных боров до северной тайги. Кроме двух основных типов, мы наблюдали еще и промежуточную форму — с розовыми пыльниками. Ее существование, по-видимому, частично связано с погодными условиями, так как одни и те же деревья в разные годы иногда могут изменять окраску от ярко-красной до розоватой (Мамаев, 1965в).

Нам не удалось найти каких-либо определенных различий между этими основными вариациями по внешним признакам деревьев (габитусу, приросту, коре). Проведенные измерения пыльцевых зерен также не показали ощутимых различий ни в абсолютных, ни в относительных величинах:

Окраска пыльников	*L*, *мк*	*A*, *мк*	*B*, *мк*	*C*, *мк*	*A*/*L*	*B*/*L*	*A*/*B*	Парусность
Зеленая	68,8	46,5	36,7	23,3	0,68	0,53	1,27	0,64
Красная	66,7	45,8	35,9	22,7	0,69	0,54	1,26	0,64

Амплитуда индивидуальной изменчивости мерных признаков, характеризующих мужские шишки, колеблется в зависимости от типа признака. У мужских шишек, собранных 28—29 апреля 1967 г. в Джабык-Карагайском бору Челябинской обл, варьирование признаков выглядело таким образом:

Показатель	Длина шишки, *мм*	Число стробилов, шт.	Длина стробила, *мм*	Число микроспорофиллов, шт.
Абсолютная величина (лимиты)	13,6—23,2	29,1—54,3	2,2—3,0	40,9—76,5
Коэффициент вариации . .	14,6	15,7	12,6	16,8

Из числа изученных признаков несколько выше изменчивость количества органов. В общем же варьирование относительно невелико.

По абсолютной величине коэффициент вариации приближается к амплитуде эндогенной изменчивости. Исключение представляет лишь повышенная индивидуальная изменчивость длины стробила. По-видимому, этот признак теснее связан с генетическими особенностями того или иного индивидуума; чем остальные признаки, и сильнее варьирует от дерева к дереву.

Размеры пыльцы сосны в пределах одного дерева, как было показано, варьируют слабо. Точно так же невелика и индивидуальная изменчивость этого признака. Для примера приведем данные для насаждения сосны, расположенного вблизи Свердловска (Уктусские горы).

Варьирование размеров и формы пыльцевых зерен сосны на Уктусском участке:

Показатель	*L*, *мк*	*A*, *мк*	*B*, *мк*	*C*, *мк*	*Д*, *мк*	*A*/*L*	*A*/*B*	Парусность
$M_{ср}$	67,8	46,1	36,4	22,8	29,5	0,68	1,27	0,56
Лимиты . . .	61,0— —74,5	42,0— —49,5	31,0— —41,5	20,0— —25,0	27,0— —32,5	0,63— —0,73	1,15— —1,35	0,51— —0,60
C, %	4,1	3,7	5,7	5,4	4,5	4,2	3,5	4,4

Как правило, коэффициенты вариации достигают лишь 4—5%. И размеры, и форма пыльцевых зерен показывают высокую степень стабильности. При этом нет каких-либо различий в варьировании тех или иных размеров — все они строго коррелируют друг с другом, отклонения от средних значений очень невелики.

Однако при внимательном анализе можно выделить отдельные индивидуумы, у которых эти отклонения более заметны. Некоторые экземпляры отличаются более мелкой пыльцой (L = = 60—63 *мк*). Это можно обнаружить на кривой распределения (Мамаев, 1965). Другие имеют пыльцу несколько крупнее обычной (L = 71—74 *мк*). Деревьев с мелкими и крупными пыльцевыми зернами насчитывается не более 20%. Особенно редки индивидуумы с мелкой пыльцой.

Обнаруживается тесная связь (r = +0,720) между длиной тела пыльцевого зерна L и его парусностью. Под «парусностью» мы понимаем показатель, обеспечивающий летучесть пыльцы. Чем он выше, тем легче может распространяться пыльца воздушными потоками. У мелких пыльцевых зерен парусность равна 0,59—0,60, у средних 0,62—0,65, у крупных 0,65—0,71. Следовательно, крупная пыльца разлетается на более далекое расстояние. Мелкие пыльцевые зерна, по-видимому, формируются в менее благоприятных условиях у ослабленных деревьев. Но здесь нужны еще дополнительные исследования.

Мы наблюдали у пыльцы сосны обыкновенной также и изменчивость по скорости ее прорастания. Приведем пример для двух индивидуумов из Пермской обл. (табл. 36).

Таблица 36

Прорастание пыльцы отдельных деревьев сосны обыкновенной, произрастающих вблизи г. Перми

(опыт проводился в июне—июле 1963 г.)

Номер модели	Энергия прорастания, % зерен проросших (числитель) и набухших (знаменатель)					Абсолютная всхожесть, %
	2 суток	3 суток	4 суток	6 суток	10 суток	
1	0/55,3	0/60,0	42,4/27,3	42,2/30,0	65,2/10,9	76,1
2	26,5/64,7	48,8/27,9	47,8/41,3	67,7/14,1	83,6/7,6	91,2

Многие пыльцевые зерна со второго дерева дали пыльцевую трубку уже через двое суток после начала опыта, а на 50% они проросли через трое суток. В то же время пыльца с дерева № 1 быстро набухала, но очень медленно образовывала пыльцевую трубку (лишь на четвертый день после намачивания). Абсолютная всхожесть в конце опыта у обоих образцов несколько выравнялась. Аналогичную картину показали образцы и с других участков.

Таким образом, мужские генеративные органы варьируют по-разному. Наибольшей стабильностью обладают пыльцевые зерна, их размеры строго закодированы и мало изменяются. Более заметно колеблются размеры мужских шишек, длина и число стробилов и микростробилов. В общем же амплитуда их изменчивости относительно невелика.

Индивидуальная изменчивость размеров и формы женских шишек

Большинство исследователей плодоношения хвойных пород, начиная от Кинитца (Kienitz, 1881), указывают на высокую индивидуальную изменчивость размеров шишек. Приводятся и некоторые конкретные данные о величине изменчивости. Стевен и Карлайл (Steven, Carlisle, 1959) определяют, например, колебание длины шишек сосны у отдельных деревьев в Шотландии величинами от 2,0 до 6,5 *см*. В лесах Европы описаны формы сосны с мелкими (var. nana Carriere) и крупными (var. macrocarpa Schröder) шишками. Вес может колебаться от 2 до 18 *г*, согласно данным Е. Д. Годнева (1960) для Бузулукского бора.

Для средней длины шишек кедра сибирского в Лено-Илимском междуречьи А. И. Ирошников и др. (1963) приводят крайние величины 49—77 *мм*, а для Западного Саяна — 55—85 *мм* (Ирошников, 1963). При этом коэффициент вариации в пределах насаждения составлял 7—20%. У лиственницы сибирской, произрастающей в горах Алтая и Саянах, средняя длина шишек колеблется от 14,3 до 39,0 *мм*, в Прибайкалье и районе верхней Лены — от 15,6 до 42,1 *мм* (Дылис, 1961), в Тувинской АССР — от 17 до 34 *мм* (Онучин, 1962). У лиственницы Сукачева, произрастающей на Среднем Урале, длина шишки колеблется, по данным Дылиса (1947), от 23,6 до 37,8 *мм*, а по данным Пугача (1964а),— от 15 до 40 *мм*. Можно привести еще целый ряд примеров для других пород. Но это не имеет смысла, поскольку абсолютные величины, флюктуирующие в зависимости от различных причин, не дают правильного представления о величине амплитуды индивидуальной изменчивости. Кроме того, в этих определениях, как и в большинстве других, обычно не учитывалось влияние эндогенной и экологической изменчивости, что и

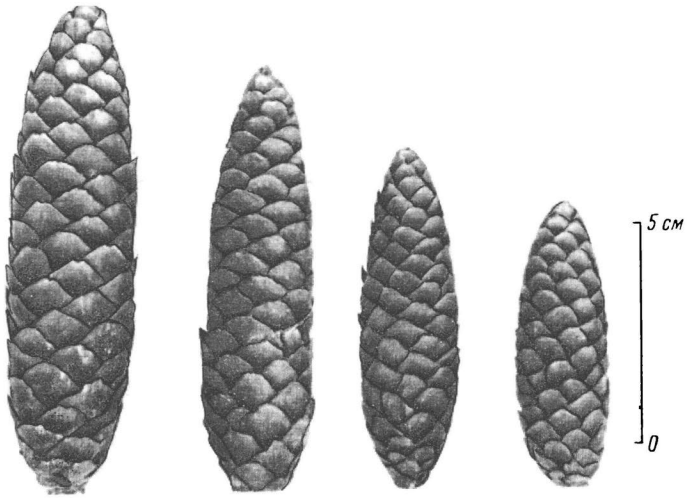


Рис. 10. Изменчивость среднего размера шишек ели в пределах одной популяции. Южная тайга Предуралья

повлекло искусственное увеличение амплитуды варьирования в исследованиях многих из указанных авторов.

Приведем некоторые наши данные (табл. 37, рис. 10). Они показывают, что линейные размеры шишек отдельных деревьев хвойных пород, произрастающих в лесах Свердловской обл., варьируют относительно слабо. Максимальное значение превышает минимальное обычно на 30—80%. Амплитуда изменчивости характеризуется коэффициентом вариации $r = 9{,}3$—$12{,}9\%$. При этом уровень изменчивости у всех изученных видов приблизительно одинаков. Разницу в значении C, равную примерно 3%, для наших объектов нельзя считать существенной.

Средний вес шишек, собранных с тех же деревьев, имеет гораздо более высокую амплитуду колебания. Она характеризуется лимитами, различающимися друг от друга в 2—3 раза и коэффициентом $C = 22$—28%. Как мы отмечали в главе «Эндогенная изменчивость», варьирование весовой характеристики сильно превышает колебание линейных размеров. При этом обнаруживается тесная взаимосвязь между величинами коэффициентов вариации длины (C_L) и веса (C_P) шишек. Имея значительный материал по сосне обыкновенной, мы вычислили отношения между этими показателями и получили формулу

$$C_P = 2{,}4\, C_L.$$

Точность этой формулы достигает 5,8%, отклонения довольно незначительны ($\sigma \doteq 0{,}485$).

Таблица 37

Индивидуальная изменчивость шишек представителей семейства Pinaceae в Свердловской обл.

Вид	Лесхоз	Средняя длина, *мм*			Средний вес, *г*		
		$M_{ср} \pm m$	лимиты	C, %	$M_{ср} \pm m$	лимиты	C, %
Сосна обыкновенная	Талицкий, кв. 153	32,2±0,40	24,1—43,4	12,4	2,88±0,08	1,52—5,81	28,1
Кедр сибирский	Ивдельский	53,7±1,65	43,2—68,8	12,9	18,7±1,05	14,9—30,5	23,5
Ель сибирская	Тавдинский	57,7±1,48	49,9—65,9	9,7	3,82±0,26	2,5—5,0	22,1
Пихта сибирская	Шалинский	57,5±1,32	49,0—66,1	9,3	4,35±0,32	2,3—6,5	26,3
Лиственница Сукачева	Юг Среднего Урала (данные Е. А. Пугача)	25,9±0,06	15—40	—	—	—	—

Индивидуальную изменчивость по размеру шишек графически можно представить в виде кривой нормального распределения. При этом кривая обладает заметной асимметрией (рис. 11). Характерно, что для сосны обыкновенной почти во всех случаях асимметрия является положительной.

Величина коэффициента асимметрии (A_s) кривых распределения шишек сосны по средней длине:

Район сбора шишек	Число модельных деревьев, шт.	Коэффициент асимметрии A_s
Талицкий лесхоз, кв. 153 . . .	106	+0,371
„ „ кв. 197 . . .	70	+0,463
Ивдельский лесхоз, кв. 170	101	+0,882

Такое совпадение, по-видимому, не является случайным. Положительная асимметрия означает, что у некоторого числа индивидуумов средний размер шишек отклоняется от нормального распределения в сторону превышения. По мнению С. С. Шварца (1967), такое явление у позвоночных животных свидетельствует о намечающемся эволюционном сдвиге размера органа в сторону его увеличения. Можно предположить, что у сосны обыкновенной в Зауралье также наблюдается прогрессивное увеличение размера шишек.

Характерно, что для данного признака направление асимметрии эндогенной изменчивости противоположно асимметрии индивидуальной изменчивости. В пределах организма наблюдается регулирование верхнего предела размера органа, тогда как в популяции, наоборот, происходит относительный подъем верхнего лимита и ограничение нижнего. Это объясняется различной природой сил, управляющих изменением размера органа в пределах индивидуума и в рамках популяции. В первом случае величина шишек определяется воздействием факторов внешней среды и совокупностью внутренних ресурсов организма. Во-втором — главное значение имеют непосредственно факторы естественного отбора, направляющие ход эволюционного развития популяции. В результате и возникают противоположные тенденции в изменении размера органов.

Рассмотрим зависимость величины шишек от морфологических особенностей деревьев.

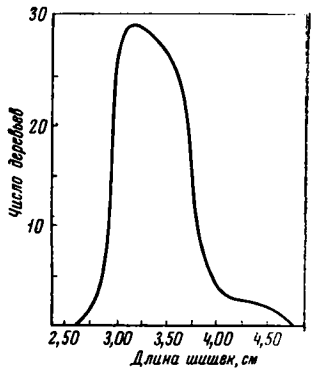


Рис. 11. Кривая распределения деревьев сосны обыкновенной по среднему размеру шишек (в *см*). Ивдельский лесхоз, кв. 183

Многие исследователи (Каппер, 1926; Стратонович, Заборовский, 1930; Тимофеев, 1939, и др.) считают, что размеры шишек уменьшаются по мере усиления угнетенности деревьев. В отношении же связи с другими признаками деревьев наблюдений очень немного, и они противоречивы. Для уральской лиственницы Е. А. Пугач (1964б) показал увеличение размера шишек у мелкобороздчатой формы. Для кедра сибирского Н. А. Луганский (1962) отметил увеличение шишек у сосновoвидной формы, у ели сибирской М. С. Некрасов (1966) считает доказанным образование более крупных шишек у деревьев с продольно трещиноватой корой, компактным ветвлением и красными молодыми шишками.

На одном из наших опытных участков (кв. 97 Талицкого лесничества Талицкого лесхоза) деревья с самыми крупными шишками отличались от экземпляров с наиболее мелкими шишками несколько сниженным показателем *Н/Д* и сильнее развитой кроной (табл. 38). Кроме того, у них немного выше по стволу поднимается грубая кора и образуются более крупные семена. По другим признакам различий не установлено. В пределах той и другой группы имеются индивидуумы различной высоты, диаметра, грубокорые и со слаборазвитой грубой корой, с длинной и короткой, с широкой и узкой кроной. Шишки той и другой группы имеют разнообразные формы апофиза и содержат семена черного, коричневого, серого оттенков. Такое варьирование определяет отсутствие статистической достоверности различий между мелкошишечными и крупношишечными деревьями по величине *Н/Д* и по протяженности грубой коры ($t < 2{,}0$). Достоверная разница имеется только в отношении среднего диаметра кроны ($t = 2{,}8$) и веса семян ($t = 2{,}7$).

Таблица 38

Характеристика морфологических признаков деревьев сосны обыкновенной, различающихся по размерам шишек. Талицкий лесхоз, кв. 197
(Приведены средние величины и лимиты)

Ствол				Крона	
высота, *м*	диаметр, *см*	относительная высота	протяженность грубой коры*	диаметр, *м*	протяженность*
Крупношишечные деревья					
27,7 (26,0—30,0)	41,3 (32—50)	68,1 (56—79)	31,0 (17—42)	6,5 (3—9)	43,8 (20—72)
Мелкошишечные деревья					
28,2 (21,9—31,6)	38,6 (28—46)	74,8 (61—93)	26,9 (17—47)	4,4 (3—8)	42,4 (24—60)

* В % от высоты ствола.

Снижение относительной высоты у крупношишечных деревьев (на этот раз достоверное статистически, $t = 4{,}9$) наблюдается и в другом насаждении (кв. 153) Талицкого района. Это связано с большой толщиной этих экземпляров. У крупношишечных деревьев тяжелее семена, что отражает коррелятивную связь между размерами шишек и семян. По остальным признакам, в том числе и по протяженности грубой коры, различий между вариациями не имеется:

Показатель (среднее значение)	Крупношишечные деревья	Мелкошишечные деревья
Ствол		
высота, *м*	30,6	29,9
диаметр, *см*	41,7	31,5
Относительная высота	74,6	96,3
Протяженность грубой коры, % от высоты ствола	22,5	25,0
Длина кроны, % от высоты ствола	31,1	31,3
Шишка		
вес, *г*	4,40	1,83
длина, *мм*	37,2	27,5
Величина апофиза, балл	3,3	3,1
Вес 1000 семян, *г*	5,39	4,65

Выше были показаны особенности крайних, четко различающихся по величине шишек вариаций сосны. При расчете же коэффициентов корреляции между весом шишек и отдельными признаками для всего древостоя получена следующая картина (Талицкий лесхоз):

Участок	Высота ствола	Диаметр ствола	Относительная высота	Длина грубой коры
кв. 197	—0,173	+0,034	—0,168	—0,145
кв. 153	+0,319	+0,250	—0,239	—0,078

Шишки			Семена	
вес, *г*	величина апофиза, балл	длина, *мм*	вес 1000 шт., *г*	окраска
Крупношишечные деревья				
4,87 (4,2—5,6)	2,6 (1,5—4)	39,5 (34—44)	5,79 (5,10—8,07)	Черная, коричневая, пестрая, серо-коричневая
Мелкошишечные деревья				
2,28 (1,8—2,7)	2,7 (1—4)	30,4 (27—33)	4,64 (3,16—5,70)	Коричневая, темно-коричневая, черная

Вес шишек может быть связан с высотой и диаметром дерева (кв. 153) и может варьировать независимо (кв. 197). Он всегда (хотя и слабо) коррелирует с относительной высотой дерева. Коэффициенты корреляции при этом имеют небольшую величину. Вес шишек не связан с протяженностью грубой коры.

Абсолютное значение r при расчете тесноты связи с использованием всех деревьев насаждения, как видно, очень невелико. Зависимость веса шишек от размеров ствола более заметно проявляется при учете вариаций, имеющих крайние по размеру шишки. При учете же всей массы особей древостоя эта зависимость маскируется действием многих других факторов. На формировании шишек того или иного размера сказываются, прежде всего, генотипические особенности отдельных индивидуумов. Из других факторов следует отметить степень развития деревьев, которую характеризует показатель $H/Д$ — относительная высота. Чем ниже относительная высота дерева, а следовательно, выше уровень развития дерева, тем обычно крупнее образующиеся на нем шишки. Однако из этого правила очень много исключений. Явное совпадение сниженной величины $H/Д$ с высоким весом шишек, и, наоборот, повышенной величины $H/Д$ с низким весом шишек бывает не так часто: у 20—30% деревьев. В остальных случаях корреляция менее тесная, а у 15—20% деревьев взаимосвязь носит противоположный характер: у толстых деревьев ускоренного развития с низкой относительной высотой ствола образуются мелкие шишки, а у экземпляров более замедленного развития с высокой относительной высотой ствола, наоборот, крупные.

Генотипическое влияние оказывается более мощным фактором изменения веса шишек, чем неравномерность процесса развития отдельных индивидуумов.

Что же касается длины шишек, то этот показатель тесно коррелирует с их весом. На это указывают многие исследователи. Так В. П. Гаврись (1938) приводит величину коэффициента корреляции между длиной и весом шишек $r = +0{,}82$. По нашим данным, у сосны обыкновенной в Талицком районе зависимость между длиной и весом шишек в пределах насаждения характеризуется коэффициентом $r = 0{,}831$, у ели сибирской в Тавдинском районе $r = +0{,}718$. Наряду с такой высокой корреляцией можно наблюдать довольно многочисленные случаи, когда шишки одного размера сильно различаются по своему весу, и, наоборот, шишки одного веса неодинаковы по длине. Это объясняется различной толщиной шишек.

Форму шишек можно оценить при помощи коэффициента $Д/L$ (отношение максимального диаметра шишки к ее длине). Этот показатель варьирует относительно слабо (табл. 39).

Наибольшей округлостью ($Д/L = 0{,}69$—$0{,}97$) характеризуются шишки кедра сибирского, наибольшей удлиненностью

Таблица 39

Варьирование формы шишек (*D/L*) у разных видов хвойных

Вид	Район	Лимиты	*C*, %
Сосна обыкновенная	Свердловская обл., Талицкий лесхоз	0,40—0,56	8,0
Кедр сибирский	Свердловская обл., Ивдельский лесхоз	0,69—0,97	9,8
Ель сибирская	Коми АССР, Троицко-Печорский лесхоз	0,25—0,38	10,5

($Д/L$ = 0,25—0,38) — шишки ели сибирской. Амплитуда изменчивости разных видов одинакова — коэффициент $Д/L$ самых толстых шишек отличается от самых узких примерно на 50%. Коэффициент вариации колеблется в пределах от 8,0 до 10,5%, т. е. почти одинаков.

Исходя из полученных данных о величине отношения диаметра шишек к их длине, можно выделить у изученных видов ряд вариаций. У **сосны обыкновенной** целесообразно выделить по форме шишек следующие вариации:

с узко-конусовидными шишками ($Д/L$ = 0,45 и менее); с конусовидными ($Д/L$ = 0,46—0,54).

с широко-конусовидными ($Д/L$ = 0,55 и более).

У **кедра сибирского** выделяются следующие варианты с цилиндрическими шишками ($Д/L$ = 0,80 и меньше), с яйцевидными шишками ($Д/L$ = 0,81—0,90), округлые ($Д/L$ = 0,91—1,0). Л. Ф. Правдин описывает также конические шишки кедра.

У **ели сибирской** можно выделить формы шишек: узко-цилиндрические ($Д/L$ = 0,20—0,25), цилиндрические ($Д/L$ = 0,26—0,30), широко-цилиндрические ($Д/L$ = 0,31—0,35).

У **пихты сибирской** выделяются узко-цилиндрические шишки ($Д/L$ = 0,32—0,36), цилиндрические ($Д/L$ = 0,37—0,42), широко-цилиндрические ($Д/L$ = 0,43—0,50). Кроме того, у пихты наблюдаются различия по форме верхушки шишки — она может быть заостренной, округлой или притупленной (рис. 12).

Следует ожидать, что с формой и размерами шишек связано количество находящихся в них семян. В отношении влияния величины шишек на выход семян известно существование тесной прямой корреляции.

Однако содержание семян в шишках равной величины сильно варьирует, это дало повод многим селекционерам предполагать существование генетической разнокачественности деревьев по данному признаку (Simak, 1953; Мишуков, 1966). Указанный вывод был получен на основе оценки небольшого материала. Например, М. Шимак изучил всего лишь два дерева сосны. Поэтому возникла необходимость провести наблюдения на более репрезентативном материале.

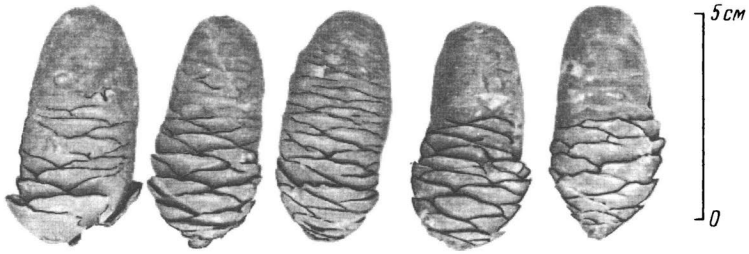


Рис. 12. Различная форма шишек пихты сибирской. Артинский р-н Свердловской обл.

Прежде всего отметим, что варьирование количества семян в шишках очень велико (табл. 40). Оно превышает уровень варьирования большинства изученных нами признаков древесных растений, за исключением прироста побегов и некоторых других функциональных особенностей организма. Следовательно, в насаждении всегда имеются индивидуумы с малым количеством семян в шишке и, наоборот, с высоким их содержанием. Так, при слабом урожае сосны в Свердловской обл. в 1959 г. в древостое были экземпляры со средним содержанием семян менее одной штуки в шишке, а с другой стороны — с содержанием 15—17 семян.

Варьирование признака неодинаково в разные периоды — оно выше в годы с пониженным урожаем по сравнению с урожайными годами. В нашем примере коэффициент *C* у сосны меняется от 34,8—38,4% в одном году, до 56,5—68,3% в другом.

Характерно, что число полнозернистых семян в шишке варьирует более сильно, чем их общее количество (*C* выше на 4—20%).

Наконец, следует обратить внимание на более высокий уровень изменчивости данного показателя у сосны обыкновенной по сравнению с кедром и пихтой. Отчасти это можно объяснить тем, что последние два вида изучались в годы относительно хорошего урожая, поскольку в другой период на них почти совершенно не обнаружено шишек. У сосны в год повышенной урожайности (1962) показатель изменчивости также снижен ($C = 34{,}8—38{,}4\%$).

Чем определяется высокий уровень варьирования данного показателя?

Прежде всего следует обратить внимание на большие различия деревьев в насаждении по величине их шишек. Этот фактор, несомненно, имеет большое значение для повышения уровня изменчивости популяции по содержанию семян в шишках отдельных индивидуумов. Чем крупнее шишка, тем обычно больше

Таблица 40

Изменчивость числа семян в шишках различных видов хвойных

Вид	Район	Год урожая	Число деревьев	Общее число (числитель) и число полных (знаменатель) семян в одной шишке	
				лимиты, шт.	C, %
Сосна обыкновенная	Талицкий (Свердловская обл.)	1959	103	0,7—16,9	56,5
				0,4—13,7	68,3
	Там же	1962	41	6,9—29,6	34,8
				5,4—25,6	38,4
Сосна обыкновенная	Ивдельский (Свердловская обл.)	1960	103	0,8—19,4	36,2
				0,5—17,4	47,5
Кедр сибирский	Там же	1967	30	25,0—77,0	25,6
				8,0—77,0	44,1
Пихта сибирская	Шалинский (Свердловская обл.)	1960	34	150,0—344,3	20,6
				Не определено	—

в ней содержится семян. Связь между средним весом шишек и средним числом полнозернистых семян в насаждениях сосны в различных районах Урала выражается коэффициентом корреляции, величина которого колеблется от +0,233 до +0,601. Почти во всех случаях эта величина статистически достоверна. Однако отклонения от такой зависимости встречаются часто. Деревья с одинаковым весом шишек могут иметь различное содержание в них семян. Следовательно, на варьировании числа семян в шишке, кроме индивидуальной изменчивости деревьев по среднему весу шишек, сказываются и другие причины. Можно предположить, что играют роль следующие факторы: *а*) мозаичность распределения пыльцы в лесу (от этого зависит число пыльцевых зерен, попавших на женскую шишку); *б*) многообразные факторы, действующие на половую сферу в процессе ее формирования и подготовки к гаметогенезу, в процессе самого гаметогенеза и дальнейшего образования семени; *в*) индивидуальные особенности отдельных деревьев по форме шишек, размерам и строению чешуй.

Изменчивость формы чешуй у шишек

Форма семенных чешуй у шишек видов хвойных изменяется довольно сильно, причем у каждого вида наблюдаются свои характерные вариации.

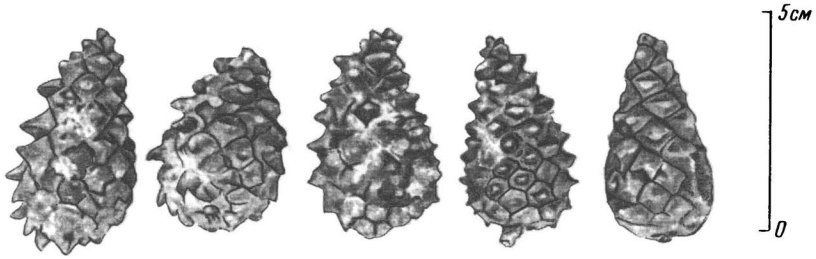


Рис. 13. Шишки сосны обыкновенной с различной формой апофиза Аман-Карагайский бор, Кустанайская обл.

У сосны обыкновенной можно выделить следующие основные вариации.

1. Вариации по величине выступающей части апофиза (рис. 13). Мы взяли за основу классификацию Энглера (Engler, 1913) и предложили следующее подразделение шишек по форме щитка (апофиза): щиток плоский (*f.* plana Engler) — балл 1, щиток слабо бугорчатый — балл 2, щиток бугорчатый (f. gibba Engler) — балл 3, щиток с сильно выдающимся выступом — балл 4, щиток с очень длинным (5—8 *мм*) обычно изогнутым выступом (f. reflexa Engler) — балл 5.

Характеристика степени разрастания щитка цифровыми индексами позволяет данный признак из категории альтернативных показателей перевести в число обычных количественных обозначений, которые легко обрабатываются простейшими математическими приемами.

2. Вариации по форме основания щитка:

основание щитка вытянутое (отношение ширины к длине $d/l = 0{,}70—0{,}80$), основание щитка ромбическое ($d/l = 0{,}85—1{,}10$), основание широкое ($d/l = 1{,}15—1{,}40$).

3. Вариации по величине семенных чешуй: чешуи крупные (наибольшая ширина 10 *мм* и более), чешуи средние (ширина 6,5—9,5 *мм*), чешуи мелкие (6 *мм* и меньше).

Размеры указаны для шишек длиной 30—40 *мм*.

У кедра сибирского выделяются вариации чешуи:

а) с удлиненной клиновидной отогнутой верхушкой чешуи (отношение ширины чешуи к длине ее достигает величины 0,60—0,80, угол расхождения верхних краев изменяется в пределах 90—110°);

б) с короткой округлой слабо отогнутой верхушкой (отношение d/l лежит в пределах 0,40—0,60; угол расхождения краев достигает значения 110—120°).

Эти вариации весьма четко выделяются, хотя форма чешуи

и ее апофиза у кедра сильно изменчива даже в пределах одной шишки. Предлагается дать этим резко различающимся и широко распространенным на Урале вариациям специальное название: *а* — f. scuarrosa, *б* — f. adpressa.

У ели сибирской индивидуальная изменчивость проявляется в варьировании верхней части семенных чешуй и их формы. Поэтому выделяются следующие вариации.

1. Различающиеся формой чешуй: с удлиненными чешуями (величина d/l менее 0,65), с округлыми чешуями ($d/l = 0{,}65—0{,}75$), с широкими чешуями ($d/l > 0{,}75$).

2. Различающиеся формой окончания семенных чешуй: семенная чешуя сверху округлая с цельным слабо зазубренным или волнистым краем f. orbiculata, как она была названа нами (Мамаев, Некрасов, 1968); край семенной чешуи неясно-треугольной формы, цельный, иногда зазубренный (f. angulata), верхняя часть чешуи лопатчатая, с зазубренным или волнисто-зубчатым краем (f. spathulata).

Из описанных трех лузусов чаще всего встречается первый, представляющий основную массу деревьев (рис. 14). Что же касается размера чешуй, то они оказались тесно связанными с общей длиной шишек ($r = +0{,}65—0{,}70$).

На Западном Урале эти вариации постепенно сменяются группой форм, которые мы, вслед за Ф. А. Теплоуховым (Teplouchoff, 1868), называем елью уральской. Правда, Теплоухов, не признававший видовой самостоятельности ели сибирской, как известно, относил эти формы к виду Picea abies. Он выделил в пределах данного вида разновидности var. uralensis (ель уральская) и var. altaica (типичная ель сибирская). С учетом современных представлений о структуре рода Picea наиболее правильным, очевидно, будет отнесение уральской формы к виду Picea obovata. Ель уральская, как и сибирская, имеет мелкие (5—7 *см*) шишки.

У ели уральской можно выделить следующие основные вариации, различающиеся по строению семенных чешуй (рис. 15):

семенные чешуи ясно треугольные, различно удлиненные (f. triangulata), семенные чешуи обратно яйцевидные с вытянутым зазубренным верхним краем (f. exserta), чешуи ромбовидные, значительно расширенные с почти правильным, остро двузубчатым, узким или широким оттянутым кончиком (f. bidentata), верхний край чешуи слегка вытянут, выемчато-пильчатой формы (f. emarginata), край чешуи образует как бы фигурную скобку, сильно вытянутую посередине в острие или зубец (f. unidentata).

Кроме того, имеется очень большое число промежуточных типов.

У пихты сибирской изменчивость чешуй менее заметна, чем у других видов. Однако в ее популяциях на Урале встречаются индивидуумы:

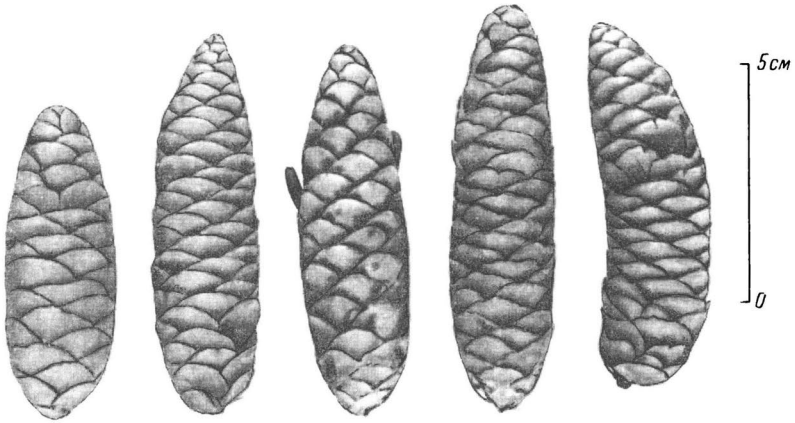


Рис. 14. Шишки ели сибирской из южной тайги Зауралья. Ярковский р-н Тюменской области

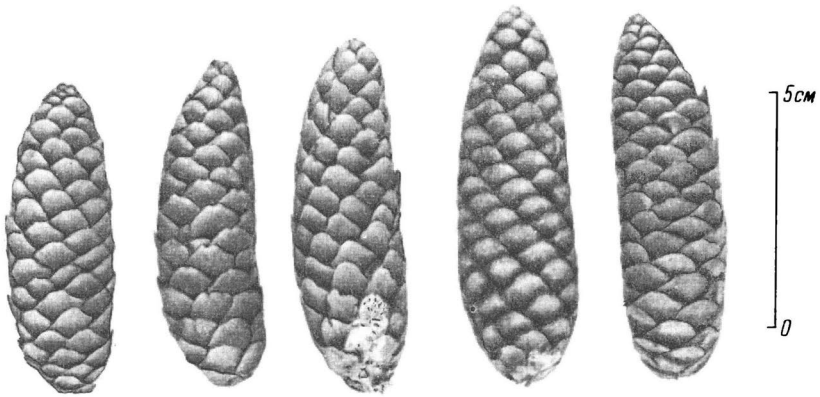


Рис. 15. Шишки ели сибирской (уральская форма) из южной тайги. Куединский р-н Пермской обл.

С различной шириной семенных чешуй:

округлыми чешуями (отношение ширины к длине менее 0,40), широкими чешуями (отношение d/l более 0,40).

С разной формой верхнего края чешуи:

овальным краем, слабо-треугольным.

Мы перечислили лишь основные изменения семенных чешуй у видов семейства Pinaceae. Кроме них, имеются еще и некоторые другие менее заметные вариации.

Абсолютное большинство дендросистематиков и селекционеров (Сукачев, 1928, 1936; Dengler, 1944; Ромедер, Шёнбах, 1962; Правдин, 1964, и др.) склоняются к мнению о том, что все вариации видов хвойных, различающиеся строением чешуй, имеют наследственную основу.

Какое значение могут иметь все эти многочисленные флюктуации в жизни растений? Пока трудно судить об их роли, поскольку изучение ее весьма сложно. Однако о значении этих вариаций можно догадываться, исследуя характер коррелятивных связей показателей семенных чешуй с другими более важными особенностями растений. Имеются, например, некоторые небольшие данные о том, что величина апофиза шишек сосны связана с качеством помещающихся в них семян (Авситидийский, 1902; Василевская, 1963). Н. В. Седельникова (1965) считает, что f. reflexa характеризуется повышенным содержанием семян в шишках. Однако эти данные мало убедительны.

Мы провели изучение характера коррелятивных связей одного признака — формы апофиза у шишек сосны — с другими морфологическими признаками. Этот признак исследуется с давних пор для характеристики селекционно-генетических особенностей различных внутривидовых таксонов сосны обыкновенной. Кроме того, его изучение не вызывает каких-либо затруднений. Этот признак, как было отмечено, поддается математической обработке.

Сначала приведем данные об амплитуде изменчивости величины выступающей части апофиза (с помощью описанной выше пятибалльной шкалы) в сравнении с признаками, характеризующими форму семенных чешуй у других видов хвойных (табл. 41).

Величина выступа апофиза колеблется очень сильно, гораздо заметнее, чем другие признаки чешуй. Размеры чешуй отличаются слабой степенью варьирования, последняя даже несколько ниже изменчивости длины шишек. Это свидетельствует о высокой устойчивости размера чешуй.

Деревья, имеющие шишки с апофизом разных типов, по существу ничем не отличаются друг от друга (табл. 42). У них одинаковая средняя высота, сходный средний диаметр и окраска семян. Намечающиеся различия по другим признакам объясняются, по-видимому, случайным подбором отдельных вариаций в разных участках. Так, в кв. 153 Талицкого лесхоза у деревьев с крючковатым апофизом шишки несколько крупнее, а грубая

Таблица 41

Индивидуальная изменчивость признаков, характеризующих строение и форму семенных чешуй
(Свердловская обл.)

Признак	Вид	Район	Лимиты средних величин	C, %
Величина выступа апофиза, балл	Сосна обыкновенная	Талицкий	1—5	31—39
Длина семенной чешуи, *мм*	Ель сибирская	Первоуральский	14—21	7,3
То же	Пихта сибирская	Шалинский	13—17	6,2
„	Кедр сибирский	Ивдельский	19—27	7,8
„	Сосна обыкновенная	„	6—12	10,0

Таблица 42

Морфологическая характеристика деревьев с шишками, имеющими разную форму апофиза
(кв. 153, Талицкого лесхоза)

Показатель	f. plana		f. gibba		f. reflexa	
	$M_{ср}$	Лимиты	$M_{ср}$	Лимиты	$M_{ср}$	Лимиты
Ствол						
высота, м	29,7	28—32	29,2	25—32	29,8	28—32
диаметр, см	35,4	28—50	38,0	28—52	36,5	26—48
Относительная высота	85,5	63—104	75,9	55—96	84,4	67—108
Длина кроны, %	31,1	26—35	38,8	26—49	34,3	26—53
Протяженность грубой корки, %	27,4	16—37	22,6	12—31	24,6	17—33
Шишки						
вес, г	2,89	1,67—4,47	3,01	2,17—4,02	3,09	2,45—4,12
длина, мм	31,2	26,7—39,2	32,7	29,7—35,8	33,5	31,0—36,7
Коэффициент P/L (отношение веса шишки к ее длине)	0,93	0,62—1,14	0,92	0,74—1,08	0,92	0,79—1,14
Семена, вес 1000 г	5,06	3,94—6,16	4,90	4,42—5,72	5,90	4,26—5,89
Окраска	Разнообразная: черная, коричневая, серо-коричневая, серая					

кора выше поднимается по стволу, чем у f. plana. В то же время в кв. 197 того же лесхоза, наоборот, шишки f. plana немного крупнее, чем у f. reflexa, а средняя протяженность грубой корки меньше. Форма шишек, определяемая по величине отношения P/L, также не связана с типом апофиза. Вес семян у деревьев с крючковатыми шишками несколько выше на обоих участках,

хотя статистически эти различия не всегда достоверны ввиду сильного разброса данных. В квартале 197 коэффициент t очень низок (менее 1,5), в квартале 153 он достигает довольно высоких значений ($t = 2{,}6 \div 4{,}0$ при сравнении веса семян крючковатых шишек с плоскими и бугорчатыми). Для проверки были изучены еще шишки из кв. 97 Еланского лесничества того же Талицкого лесхоза. Здесь шишки f. reflexa имели вес 1000 семян 5,58 *г*, f. gibba — 5,98, f. plana — 5,79. На этот раз семена тяжелее у шишек с бугорчатым апофизом, но различие недостоверно. В Ивдельском лесхозе вес семян был следующим: f. reflexa — 4,98; f. gibba — 4,82; f. plana — 4,21 *г*. У крючковатых шишек вес семян больше, но превышение также недостоверно ($t = 1{,}5$).

Таким образом, даже в пределах одного крупного лесного массива (Талицкий лесхоз) возможны различные варианты соотношения веса семян. Иногда он оказывается более высоким у крючковатых шишек, иногда, наоборот, у плоских или бугорчатых. Однако несколько чаще встречается первое сочетание, когда шишки крючковатой вариации имеют более тяжелые семена.

Таблица 43

Величина коэффициента корреляции между признаками чешуй и другими особенностями деревьев

Вид	Район	Признак	Коррелирующий признак		
			высота ствола	размер (длина) шишек	вес семян
Ель сибирская	Троицко-Печорский	Длина чешуи (l)	+0,237	+0,598	—
		Форма чешуи (d/l)	—0,169	+0,137	—
Пихта сибирская	Шалинский	Длина чешуи (l)	+0,266	+0,128	+0,549
		Форма чешуи (d/l)	+0,074	+0,431	—0,397
Кедр сибирский	Ивдельский	Длина чешуи (l)	+0,051	+0,692	+0,156
		Форма чешуи (d/l)	+0,052	+0,618	+0,268

Как было отмечено, форма апофиза не связана с каким-либо другим признаком дерева. Вычисление коэффициентов корреляции показывает, например, полное отсутствие связи между величиной апофиза и высотой дерева — для разных районов Урала коэффициент «r» колеблется от +0,035 до —0,226. Взаимосвязь между этим признаком и диаметром дерева характеризуется коэффициентом корреляции $r = +0{,}127 \div -0{,}160$. Поэтому при селекции сосны обыкновенной на быстроту роста можно не учитывать варьирование формы апофиза шишек.

У других видов признаки, характеризующие форму семенных чешуй, также не имеют определенной связи с высотой ствола и весом семян (табл. 43). Коэффициенты корреляции имеют небольшую величину и различный знак.

Более четко заметна зависимость между размером шишек и длиной и формой чешуй. Чем крупнее шишки, тем длиннее их чешуи. Кроме того, у крупных шишек увеличивается показатель формы чешуи d/l. Чем длиннее шишка, тем относительно шире ее чешуйки. В отношении веса семян получены противоречивые результаты — у пихты сибирской наблюдается пропорциональная зависимость между весом семян и длиной чешуйки (положительная) и в меньшей степени формы чешуйки (отрицательная). У кедра сибирского величина коэффициента корреляции, характеризующего взаимосвязь веса семян и длины чешуи, незначительная.

Между длиной чешуи и формой ее также существует явная корреляция. Так, у ели уральской (Красноуфимский район Свердловской обл.) между длиной чешуи и отношением d/l имеется связь, выражаемая коэффициентом $r = -0{,}437$. У кедра сибирского, произрастающего в Щурышкарском районе Тюменской обл., величина r достигает —0,43, а у насаждений из Ивдельского района Свердловской обл. —0,58. Для пихты сибирской значение коэффициента корреляции колеблется от —0,21 (Троицко-Печорский район Коми АССР) до —0,52 (Шалинский район Свердловской обл.). Все коэффициенты достоверны, кроме $r = -0{,}21$. Чем короче семенная чешуя, тем она относительно шире. И, наоборот, длинные чешуи кажутся более узкими.

Таким образом, можно определенно утверждать лишь о наличии взаимокорреляции между признаками одной группы: между длиной шишки и длиной семенных чешуй; между длиной шишки и формой ее чешуй; между длиной чешуй и ее формой.

Изменчивость деревьев в насаждении по интенсивности плодоношения

В одновозрастном насаждении количество шишек (и, следовательно, семян), продуцируемое отдельными деревьями, чрезвычайно варьирует. Деревья высших классов Крафта почти всегда более интенсивно плодоносят (Морозов, 1912; Лесные культуры, 1949; Тольский, 1950). Как правило, наблюдается корреляция между толщиной дерева и обилием шишек (Огиевский, 1904; Соболев, Фомичев, 1908). Л. Ф. Правдин (1936) приводит для ели обыкновенной математическое выражение этой зависимости: $r = +0{,}70$; $zp = 15{,}7$; $d = 189$ (zp — количество шишек, d — диаметр дерева). Значений коэффициента вариации обычно не приводится.

При изучении плодоношения сосновых насаждений мы получили данные об амплитуде изменчивости данного признака (табл. 44). Она чрезвычайно высока и достигает 59—82%. Спелые насаждения сосны характерны тем, что обычно на всех здоровых деревьях имеется хотя бы небольшое число шишек. И лишь

Таблица 44

Изменчивость плодоношения деревьев сосны I—III классов роста в спелых насаждениях Талицкого лесхоза. Урожай 1959—1960 гг.

Пробная площадь	Состав	Класс возраста	Высота $H_{ср}$, *см*	Диаметр $Д_{ср}$, *см*	Среднее число шишек на 1 дерево	Лимиты, шт.	*C*, %
№ 1, кв. 130	8С2Б	VI	30	37	182	11—700	73,0
№ 2, кв. 153	10С+Б	VI	30	37	180	2—900	82,0
№ 3, кв. 197	8С2Б	VI	28	39	256	22—840	80,6
№ 4, кв. 197	8С2Б	VII	29	45	319	86—940	63,9
№ 5, кв. 97	10С+Б	VI	27	45	390	49—1200	59,3

сильно угнетенные, отставшие в росте и начинающие отмирать экземпляры IV—V классов роста почти полностью теряют способность к плодоношению.

Так же, как и другие авторы, мы наблюдали довольно тесную и в основном достоверную корреляцию между интенсивностью плодоношения и диаметром дерева (Мамаев, Яценко, 1968).

Вычисление зависимости по формулам прямолинейной и криволинейной связи дали примерно одинаковые результаты. В нашем примере, однако, корреляция оказалась во многих случаях менее тесной, чем в работе Л. Ф. Правдина для ели обыкновенной. Величина коэффициента корреляции для сосновых насаждений колебалась в пределах +0,22+0,57, а величина корреляционного отношения от 0,36 до 0,61.

Урожай сосны сильно колеблется в зависимости от целого ряда факторов. Из них, в частности, большое значение имеет относительная высота (*Н/Д*), характеризующая, как уже отмечалось, тип развития дерева. Деревья ускоренного развития (с малой относительной высотой) отличаются обычно более сильным плодоношением и, наоборот, особи замедленного развития имеют меньшее число шишек. В то же время абсолютная высота не оказывает влияния на интенсивность плодоношения. Это видно на следующем примере:

Признак	Участок	Связь с интенсивностью плодоношения ($r \pm m_r$)
Высота дерева	Талицкий, кв. 197	+0,146±0,188
То же	„ кв. 153	—0,180±0,150
Относительная высота ствола	„ кв. 197	—0,327±0,128
То же	„ кв. 153	—0,467±0,088

При общем закономерном изменении количества шишек в зависимости от типа развития дерева в одновозрастном насаждении иногда встречаются очень похожие друг на друга по морфологическим признакам индивидуумы, у которых интенсив-

Таблица 45

Характеристика морфологических признаков одновозрастных деревьев сосны обыкновенной, сильно различающихся по интенсивности плодоношения

(кв. 153 Талицкого лесхоза)

Номер пары	Номер модели	Обилие плодоношения	Возраст, лет	Число шишек, шт.	Ствол			Протяженность грубой коры, % от *Н*	Крона		Средний вес шишки, *г*	Средний вес 1000 семян, *г*	Окраска семян
					Высота, *м*	Диаметр, *см*	*Н/Д*		Длина, % от *Н*	Диаметр, *м*			
1	35	Сильное	133	150	28,6	31	94	33,2	28,7	3,8	3,10	4,74	Черная
	93	Слабое	108	14	28,7	30	96	31,4	21,0	3,5	3,00	5,69	Коричневая
2	31а	Сильное	120	460	30,0	35	85	19,3	46,0	5	2,38	5,44	Черная
	8	Слабое	121	25	32,0	39	82	25,6	34,7	6	3,73	5,30	Черная
3	88	Сильное	137	500	29,4	51	58	28,6	45,3	9,5	3,32	4,67	Серая
	73	Слабое	137	51	30,3	53	57	33,0	46,6	8,5	2,94	5,38	Коричневая

ность плодоношения сильно различается. Приведем пример. В кв. 153 Талицкого лесхоза из обследованных 108 деревьев было найдено несколько штук, резко отклоняющихся по количеству шишек от средней нормальной для данного типа развития величины (табл. 45). У деревьев одной пары одинаковая высота, диаметр и показатель *Н/Д*, характеризующий тип развития. У них крона примерно одинаковой величины. Тем не менее одно дерево пары имеет хорошее или обильное плодоношение (несколько сот шишек), а другое — очень слабое (несколько десятков шишек). Так, первая пара деревьев отличается наиболее высоким значением *Н/Д*. Это деревья III класса Крафта, имеющие замедленное развитие. У них небольшой диаметр кроны, сниженная высота и диаметр ствола, довольно слабое плодоношение. Тем не менее модель № 35 превосходит по интенсивности плодоношения модель № 93 в 10 раз. Деревья второй пары имеют несколько сниженную относительную высоту. У них лучше развита крона, толще и выше ствол. Шишек на них гораздо больше. Различие между сильно и слабо плодоносящими экземплярами достигает 18-кратной величины.

Третья пара — деревья ускоренного развития, господствующие в древостое. Они несколько старше других, имеют очень толстый ствол, огромную крону, сильное плодоношение. Однако модель № 38 образовала шишек в 10 раз больше, чем модель № 73.

При изучении других опытных участков сосны мы также встречали экземпляры, по неизвестным причинам образовавшие шишек или много больше или много меньше средней величины. Таких деревьев мало — обычно до 5% от всей массы особей в насаждении. Очевидно, это индивидуумы, у которых имеется предрасположенность к повышенному или пониженному образованию шишек в связи с неизвестными физиологическими особенностями. Зачастую это происходит в связи с определенным типом сексуализации, присущим тому или иному индивидууму.

Обычно же наблюдаемые различия в плодоношении деревьев одновозрастного насаждения определяются типом развития дерева и мощностью (диаметром) его кроны, а также воздействием факторов внешней среды. Индивидуальная изменчивость по интенсивности плодоношения видов из семейства Pinaceae носит ярко выраженный модификационный характер, за редким исключением являясь итогом сложных взаимодействий между организмом и средой. Об этом свидетельствуют многочисленные исследования советских и зарубежных авторов.

Индивидуальная изменчивость веса семян

Колебания среднего веса семян у отдельных деревьев весьма значительны, хотя обычно и гораздо меньше, чем варьирование веса шишек. Максимальные размеры превышают наименьшие

примерно в 2,5 раза. В любом насаждении есть деревья с очень мелкими семенами и очень крупными. Исключение представляют участки леса низкой продуктивности — на скалах, на сухих бесплодных песках, на болотах в лесотундре, т. е. в пессимальных для роста древесных пород условиях. Обращает на себя внимание одинаковый уровень изменчивости семян у разных видов (табл. 46).

Таблица 46

Индивидуальная изменчивость среднего веса 1000 семян у различных видов хвойных в лесах Свердловской обл.

Вид	Район	Лимиты средних величин, г	C, %
Сосна обыкновенная	Талицкий	3,42—7,94	16,7
Кедр сибирский	Ивдельский	142,0—277,1	14,6
Ель сибирская	Шалинский	2,48—6,58	17,5
Пихта сибирская	»	6,0—19,3	20,7
Лиственница Сукачева	Средний Урал (по Пугачу, 1964а)	7,0—12,0	—

У сосны обыкновенной, кедра сибирского и ели сибирской величина коэффициента вариации колеблется от 14,6 до 17,5%. Некоторое исключение представляет пихта, у которой коэффициент немного выше.

Рассмотрим зависимость между средним весом семян отдельных деревьев и их другими особенностями. Считается, что этот признак имеет большое значение для жизни растений — крупные семена дают более жизнеспособные всходы. Приведем сводную таблицу величины коэффициента корреляции, характеризующего взаимосвязь между весом семян и размерами ствола деревьев (табл. 47).

Вес семян обнаруживает некоторую связь с высотой дерева. Об этом свидетельствует наличие во всех случаях одинаково-

Таблица 47

Величина коэффициента корреляции между весом 1000 семян и размерами ствола деревьев сосны обыкновенной в различных районах Урала

Показатель	Свердловская обл.				Курганская обл., Просветский лесхоз, кв. 36
	Талицкий лесхоз		Верхотурский лесхоз	Ивдельский лесхоз	
	кв. 197	кв. 153	кв. 30	кв. 183	
Ствол					
высота	—0,400	—0,054	—0,262	—0,120	—0,161
диаметр	—0,233	—0,157	—0,405	+0,055	—0,091
Относительная высота	—0,117	+0,025	+0,368	—0,192	—0,001

го (отрицательного) знака у коэффициентов корреляции. Однако эта зависимость лишь в одном случае (кв. 197) является статистически достоверной. На других участках корреляция очень невелика. Зависимости веса семян от диаметра дерева и его относительной высоты не установлено, за исключением Верхотурского участка.

Какой вывод можно сделать, учитывая полученные данные? У более высоких деревьев семена во многих случаях оказываются мельче, чем у экземпляров средней величины. Вряд ли это обусловлено наследственными особенностями групп деревьев, различающихся по высоте. На величину семян могут влиять экологические факторы или эндогенные причины, дифференцированные у деревьев разной величины. Для выяснения их воздействия рассмотрим некоторые материалы об изменении веса семян у деревьев сосны обыкновенной различной высоты на разных уровнях кроны (рис. 16).

В квартале 197 Талицкого участка вес семян повышается у деревьев меньшей высоты и на нижних частях кроны. Это повышение заметно весьма отчетливо. Коэффициент достоверности различий (t) может иметь величину до 2,5—3,0, а иногда и больше. Особенно хорошо проявляются различия веса семян, собранных с высоких и низких деревьев, а также семян, образовавшихся в разных частях кроны (t = 2,5—3,5 и даже 12,4 при разностном методе расчета).

В квартале 153 того же лесхоза выявленная выше закономерность выражена очень слабо. Вес семян на этом участке совершенно не связан с высотой дерева. Хотя здесь и замечено некоторое повышение веса семян в нижней части кроны, коэффициент достоверности различий между весом семян из разных ее частей равен обычно 0,03—1,60, что свидетельствует о недоказанности этих различий. Лишь в одном случае (у деревьев

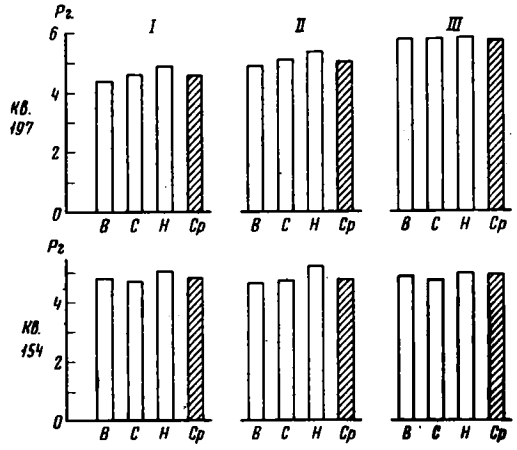


Рис. 16. Средний вес семян сосны обыкновенной у деревьев разной высоты на различных уровнях кроны. Талицкий р-н

В — верхняя; *С* — средняя; *Н* — нижняя части кроны; *Ср* — средний вес для дерева. Деревья: *I* — высокие; *II* — средние, *III* — низкие

средней величины) $t = 3{,}91$ при разностном методе расчета различий между верхней и нижней частями кроны.

Следовательно, даже в одном районе (оба участка расположены в Талицком лесхозе) возможно отсутствие и наличие зависимости веса семян от размеров дерева и яруса кроны. Это объясняется тем, что влияние экологических факторов может перекрываться большим варьированием веса семян отдельных индивидуумов. Роль экологических факторов здесь второстепенна. Более важны, по-видимому, генетические причины, обусловливающие формирование семян того или другого веса. Кроме того, особую роль играют факторы, связанные с проявлением эндогенной изменчивости деревьев. Как было отмечено выше, на сильных, лучше обеспеченных водно-минеральным питанием и пластическими веществами ветвях формируются более крупные шишки. Такими ветвями нередко являются нижние, в связи с чем размер шишек может увеличиваться сверху вниз по кроне. Шишки крупнее также у деревьев ускоренного развития, отличающихся низкой относительной высотой ствола и имеющих мощную крону. Однако вес семян значительно слабее связан с развитием ветвей и кроны, он стабилен и более независим от условий питания побегов, чем вес шишек. Об этом, в частности, свидетельствует отсутствие корреляции между весом семян и относительной высотой деревьев (табл. 47).

Таким образом размер семян сосны изменяется по своим законам. Будучи в определенной степени связанным с величиной шишек, в которых формируются семена, размер последних может зависеть от действия каких-то неопределенных экологических факторов или внутренней среды растения (эндогенных причин). Поэтому возможно колебание размера семян в зависимости от уровня кроны (или высоты дерева), где они сформировались. Наиболее же важным фактором индивидуальной изменчивости семян является генотипическое варьирование этого признака. В насаждении, в непосредственной близости друг от друга могут произрастать индивидуумы, не различающиеся по внешнему облику, но имеющие семена, различающиеся по весу в 2—2,5 раза. Следует отметить, что распространенное мнение о большой зависимости веса семян от размера шишек является несколько преувеличенным.

Индивидуальная изменчивость деревьев по биологическим особенностям семян

Полнозернистые семена хвойных пород слабо различаются по их абсолютной всхожести. Коэффициент вариации этого признака редко достигает 10—12, а обычно не превышает 3—6%. Практически все полные семена обычно прорастают. Абсолютная всхожесть полнозернистых семян зависит от погодной обстановки в

период их созревания, а также от условий и срока хранения семян. На большую роль последней группы факторов для сохранения высокого качества семян указывают практически все авторы (Бартон, 1964). Наши опыты в общем подтверждают данную закономерность (табл. 48). При длительном хранении семян они постепенно теряют всхожесть. Это общеизвестно. Более важным фактором явилась установленная в этих опытах неравномерность падения всхожести у семян отдельных деревьев, за счет чего обычно и происходит увеличение коэффициента вариации признака при хранении семян. Кроме того, оказалось, что семена различного происхождения теряют всхожесть в неодинаковой степени. Так, семена из Талицкого района сохраняли высокую всхожесть и через 23 месяца, а семена из Гайнского района снизили свое качество уже через 17 месяцев. Следовательно, наблюдаются флюктуации величины абсолютной всхожести в зависимости от географического происхождения семян и свойств материнских деревьев.

Таблица 48

Изменчивость абсолютной всхожести семян сосны обыкновенной при t = 18—20°
(результаты опытов 1964—1968 гг.)

Район	Срок хранения, месяц	Число моделей	Абсолютная всхожесть		C, %
			средняя величина, %	лимиты, %	
Талицкий (Свердловская обл.)	2	12	98,1	92—100	2,7
Там же	23	9	97,3	91—100	2,7
Гайнский (Пермская обл.)	12	9	96,0	90—98	2,9
Там же	18	12	89,4	64—100	11,6
Чайковский (Пермская обл.)	5	13	95,4	82—100	5,9
Там же	33	11	85,4	70—97	9,2

Варьирование за счет индивидуальных особенностей деревьев очень незначительно, оно увеличивается лишь у семян с пониженной всхожестью в связи с тем, что у отдельных деревьев имеется много семян с нежизнеспособным зародышем.

Иное положение в отношении изменчивости энергии прорастания (табл. 49). Этот показатель чрезвычайно вариабилен, причем амплитуда изменчивости зависит от периода, когда проводится оценка энергии прорастания. Особенно велика она в первые дни после начала прорастания семян. Затем, по мере повышения числа прорастающих семян, амплитуда изменчивости резко падает. У сосны обыкновенной и ели сибирской нет различий в динамике величины коэффициента вариации. У обоих

Таблица 49

Изменчивость энергии прорастания семян в различные периоды

Вид, условия проращивания	Число дней, прошедших после замачивания семян	Энергия прорастания		C, %
		средняя величина	лимиты, %	
Сосна обыкновенная, 19 деревьев из Белорецкого района t = =16—20°. Май 1962 г.	5	11,5	0—58	124,1
	6	58,0	26—96	36,7
	7	81,7	51—100	14,0
	8	85,2	66—100	12,0
Ель сибирская, 10 деревьев из Шалинского района t=20—23°. Сентябрь 1965 г.	4	7,4	0—22	95,6
	5	28,6	15—40	34,3
	6	36,9	23—43	18,8
	7	41,0	25—47	16,2
	8	42,1	27—47	14,3

видов он постепенно снижается. Колебания в общем очень высоки — от 95,6—124,1 % в первые дни прорастания и уменьшаются до 12,0—14,3 в конце периода. Поэтому исследование варьирования данного признака сильно осложнено необходимостью учета различных факторов внешней среды.

Многие авторы (Самофал, 1926; Огиевский, 1949) утверждают, что энергия прорастания возрастает прямо пропорционально абсолютной всхожести семян. Действительно, это наблюдается особенно четко при учете всех вылетающих из шишек семян, в том числе и пустых, а также без учета индивидуальных свойств деревьев. При проращивании же только полнозернистых семян и оценке индивидуальной изменчивости данная закономерность в ряде случаев не наблюдается. По нашим данным, корреляция между абсолютной всхожестью и энергией прорастания семян у отдельных деревьев сосны обыкновенной характеризуется коэффициентом r, величина которого колеблется от +0,118 до +0,395, т. е. может быть весьма незначительной. Это свидетельствует о том, что энергия прорастания не всегда зависит от общей всхожести семян данного индивидуума. Данное свойство представляет, по-видимому, генотипически закрепленный признак.

Особый интерес приобретает изучение прорастания семян при действии различных факторов внешней среды. При этом можно получить более полное представление о норме реакции вида, и, что наиболее важно для наших целей, представление о дифференциации особей в пределах вида по отношению к неблагоприятным факторам. В таких условиях проявляется «скрытая изменчивость» организма. Метод проращивания семян при различных режимах, по существу, представляет метод «анализирующих сред», который широко применяли Е. Н. Синская (1963), М. Г. Агаев (1957, 1958). На обычных фонах различные биотипы могут характеризоваться близкими показателями, поэтому отсутствует возможность для анализа популяции. На разлагаю-

щих фонах признаки биотипов (или их групп) из скрытых становятся явными вследствие различий между ними по норме реакции (Синская, 1961). Мы использовали в качестве анализирующих фонов различные режимы температуры и засоленности субстрата.

Обратимся к рассмотрению результатов опытов по проращиванию семян при различной температуре. Как например приведем данные по семенам сосны обыкновенной из Башкирской АССР и Талицкого района (табл. 50).

Наилучшая всхожесть семян сосны наблюдается при температуре 16—20°. При этом прорастание происходит в наиболее короткий срок — в течение 7—10 суток оно полностью заканчивается. При температуре 8—10° абсолютная всхожесть снижается на 3—7%, а время прорастания удлиняется до 25—30 суток, а иногда (у долго хранившихся семян) и еще больше. При проращивании в термостате ($t = 30—31°$) всхожесть сильно падает — на 10—25%, а прорастание полностью заканчивается на 6—8-е сутки. В этом варианте очень значительный процент проростков оказался нежизнеспособным, они погибали через несколько дней. Повышенная температура в сочетании с высокой влажностью воздуха в термостате вызывала развитие грибной флоры, загнивание проростков и их массовое отмирание.

Таблица 50

Изменчивость абсолютной всхожести семян сосны обыкновенной при различной температуре прорастания
(февраль, 1962 г.), %

Показатель	Происхождение семян								
	Зилаирский р-н БАССР			Белорецкий р-н БАССР			Талицкий р-н Свердловской обл.		
	8—10°	16—20°	30—31°	8—11°	16—20°	30—31°	8—10°	16—20°	30—31°
Абсолютная всхожесть ($M_{ср}$) . . .	90,7	93,9	75,3	89,8	93,7	69,6	89,7	97,2	88,6
Лимиты	78,1—97,0	81,7—98,5	64,5—89,3	67,0—98,0	68,0—100,0	56,0—100,0	86,8—100,0	91,1—99,5	78,9—95,0
Коэффициент вариации	6,8	5,0	13,3	8,9	9,3	23,6	11,1	2,7	7,0

Воздействие неблагоприятных температур оказывает дифференцирующее влияние на семена: уровень изменчивости изучаемой совокупности при $t = 8—10°$ и $t = 30—31°$ превышает таковой при оптимальных условиях. При этом наблюдается явное усиление дифференциации по мере падения всхожести семян. Можно вычислить статистическую зависимость между абсолютной всхожестью и коэффициентом ее вариации. Она очень тесна — $r = —0{,}905 \pm 0{,}060$. Чем сильнее падает всхожесть семян, тем выше поднимается уровень изменчивости совокупности индивидуумов по биологическим свойствам семян. Следует отметить,

что у свежесобранных семян сосны уровень изменчивости данного признака незначителен (обычно до 10—13%) даже при мало благоприятных условиях прорастания. Это объясняется тем, что они сохранили в этих условиях достаточно высокую всхожесть. При длительном хранении (2—3 года и более) семена показывают сильное снижение всхожести при высокой или низкой температуре проращивания. В данном случае и уровень изменчивости резко поднимается — до 30—40% и выше.

Семена различных деревьев неодинаково реагируют на температурный режим. У отдельных индивидуумов семена снижают всхожесть при высокой температуре, у других, наоборот, при низкой; у третьих — наблюдается повышение всхожести при проращивании при +8—10°. Возможны и другие варианты. Можно выделить пять типов прорастания семян (табл. 51).

Таблица 51

Распределение деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в горных районах БАССР, по типам прорастания их семян при различных режимах температуры

Тип прорастания	Термостойкость семян	Число деревьев, %
Абсолютная всхожесть одинакова при всех изученных режимах (8—10, 16—20 и 30—31°)	Высокая	4
Абсолютная всхожесть при температуре 16—20 и 8—10° одинакова, а при 30—31° снижается	Семена холодостойкие, но слабо жаростойкие	56
Абсолютная всхожесть снижается при 8—10 и 30—31°	Слабая	20
Абсолютная всхожесть при 8—10° выше, чем при 16—20°, а при 30—31° ниже	Семена холодостойкие	16
Абсолютная всхожесть при 16—20 и 30—31° одинаковая, а при 8—10° снижается	Семена жаростойкие, но слабо холодостойкие	4

Как видно, большая часть деревьев сосны, произрастающих в горных районах Башкирской АССР, имеет условно-холодостойкие семена (таких около 60%). Против высокой температуры (+30—31°) семена сосны менее устойчивы и обычно снижают всхожесть при ее действии. Однако небольшая часть деревьев продуцирует семена, которые одинаково хорошо прорастают как при +16—20, так и при +30—31°. Относительно жаростойких деревьев очень немного — до 8% от общего числа особей. При этом появившиеся проростки мало жизнеспособны.

В общем, деревья сосны обыкновенной, происходящие из одной популяции, имеют семена неодинаковые по их термостойкости.

Теперь обратимся к солеустойчивости семян. Для ее оценки использованы также семена сосны из Талицкого района, кото-

рые проращивались в чашках Петри в растворе NaCl трех концентраций: 0,05 н, 0,10 н, 0,20 н. Контролем служила чистая вода. Температура проращивания +16—20°.

Субстрат концентрацией 0,05—0,1 н несколько угнетал прорастание семян.

Показатель	Контроль	0,05 н	0,1 н	0,2 н
Абсолютная всхожесть ($M_{ср}$)	94,8	91,0	89,3	50,2
Лимиты	88—100	66—98	70—98	18—82
Коэффициент вариации . . .	4,8	10,5	10,1	51,6

В отдельных случаях он даже вызывал незначительную стимуляцию всхожести. Однако появляющиеся проростки мало жизнеспособны и в дальнейшем обычно погибают. Их размеры при концентрации 0,05 н достигают 50—70 *мм*, а при концентрации 0,1 н не превышают 30—40 *мм*. При концентрации NaCl, равной 0,2 н, всхожесть резко падает. Кроме того, снижается и энергия прорастания. Период прорастания растягивается и увеличивается по сравнению с контролем и раствором более слабой концентрации на 3—5 дней.

При увеличении концентрации раствора обычно наблюдается усиление дифференциации деревьев по всхожести их семян. У отдельных особей проявляется большая, а у других меньшая устойчивость к засолению. Особенно ясно это наблюдается при варианте с высоким содержанием соли 0,2 н. Некоторые образцы сохраняли высокую всхожесть — около 80%, другие — почти теряли способность к прорастанию. Они обычно набухали, но их зародыш отмирал и происходило загнивание эндосперма. Проросшие семена давали корешок общей длиной 2—13 *мм*. Иногда образовывался и гипокотиль. Затем растения быстро погибали. При этом различия в абсолютной всхожести обычно были настолько велики, что коэффициент вариации возрастал до 40—50% и более.

Таким образом, усиление неблагоприятного действия солевого раствора повышает уровень изменчивости признаков. В этом случае, как и в предыдущем, проявляется зависимость между коэффициентом вариации и абсолютной всхожестью семян — чем последняя выше, тем меньше амплитуда изменчивости признака. Нельзя не отметить также, что семена, хорошо прорастающие на чистой воде, лучше прорастают и в солевом растворе. Вычисление коэффициентов корреляции между процентом всхожести семян в благоприятных условиях и этим же показателем в условиях высокой концентрации NaCl показало колебание r от +0,28 до +0,73. Следовательно, семена лучшего качества обычно и более солеустойчивы.

В пределах вида возможна дифференциация особей по радиорезистентности их потомства. Об этом, в частности, свидетельствуют результаты нашего опыта по изучению устойчивости семян ели сибирской. Были взяты семена одинакового,

размера от 10 деревьев и подвергнуты облучению в течение 24 мин. (мощность 2,5 тыс. рентген./час, излучатель — Co^{60}). Облучение проводилось в октябре 1966 г., затем семена высеяны в чашки Петри и проращивались при комнатной температуре одновременно с контролем. Из этих семян получены также одномесячные проростки.

Облучение указанной мощности почти не повлияло на способность семян к прорастанию. Без изменения осталась и амплитуда варьирования признака. Но его воздействие четко проявилось на характере развития проростков ели, полученных из этих семян (табл. 52).

Таблица 52

Влияние гамма-облучения на одномесячные проростки ели обыкновенной

Показатель	Длина гипокотиля		Длина семядоли		Число семядолей	
	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль
Средняя величина, *мм*	40,9	48,6	11,0	12,3	7,3	7,2
Лимиты, *мм*	32,5—47,8	45,4—51,4	9,4—12,4	11,6—13,5	6,6—8,1	6,8—7,6
Коэффициент вариации, %	12,5	3,5	10,7	4,8	6,2	4,6

У всех образцов отмечено снижение под влиянием облучения размеров гипокотиля и семядолей; число семядолей по вполне понятным причинам осталось без изменения. Облучение вызвало одновременно заметное увеличение диапазона изменчивости признаков. Оно оказалось особенно сильным у длины гипокотиля — значение коэффициента *C* возросло до 12,5 против 3,5% в контроле.

Хотя потомство всех деревьев реагировало на облучение семян снижением интенсивности роста, тем не менее проявилась определенная дифференциация отдельных образцов. При среднем уровне снижения прироста под влиянием облучения на 17,9%, потомство некоторых деревьев показало уменьшение размера гипокотиля на 29—35%, а в других, наоборот, лишь на 4—7%. Первые образцы, по-видимому, менее резистентны, чем вторые.

В общем воздействие любых неблагоприятных для прорастания семян факторов повышает амплитуду варьирования и выявляет скрытую изменчивость.

Изменчивость окраски женских шишек

Вариации видов семейств Pinaceae по окраске шишек следует разделить на две группы: а) вариации по окраске молодых шишек, образующиеся в связи с неодинаковым цветом семенных и кроющих чешуй в первые 1—3 месяца после их формирования

и б) по окраске спелых шишек, обусловленные различной окраской семенных чешуй.

Первая группа представлена на Урале следующими вариациями: шишки зеленой окраски; шишки малиновой или другой красноватой окраски; шишки промежуточной окраски (розоватой, зелено-красной, светло-малиновой).

Все эти вариации нами обнаружены у ели сибирской, лиственницы Сукачева и сосны обыкновенной, причем в самых различных районах Урала. Мы пока не имеем достаточных материалов о встречаемости таких вариаций у кедра сибирского и пихты сибирской. У сосны обыкновенной вариации по окраске молодых шишек мало заметны, их можно наблюдать лишь в течение 1—2 недель, у лиственницы и ели, наоборот, различия резки и наблюдаются длительный период. Многие исследователи связывают окраску молодых шишек ели и лиственницы с другими признаками и свойствами деревьев (Окунев, 1953; Лагов, 1959; Некрасов, 1966). Мы изучали у сосны обыкновенной взаимосвязь окраски мужских и женских «соцветий» и установили, что почти одинаково часто встречаются случаи совпадения и несовпадения одинаковой окраски тех и других. Вероятность совпадения окраски равна 0,31, несовпадения 0,22, смешанных случаев 0,47. Однако наблюдается некоторая тенденция «сцепления» признаков зеленой окраски: у зеленопыльниковых вариаций молодые женские шишки окрашены в зеленый цвет чаще, чем у краснопыльниковых — в красный. Красные пыльники чаще совмещаются с женскими шишками промежуточной окраски. На общем же фоне распределения в популяции окрасочных вариаций вероятность совпадения окраски мужских и женских органов сосны весьма незначительна. Можно почти с одинаковым шансом на успех встретить случаи совпадения окраски и, наоборот, резкого несовпадения или вариант, когда зеленые или красные шишки одного пола соединены на одном дереве с «цветками» противоположного пола, имеющими промежуточную окраску.

С тех же деревьев, на которых изучалась окраска «цветков», были собраны семена. Их сопоставление с вариациями по окраске пыльников и молодых шишек показало, что во всех цветовых группах обычно имеются семена многих оттенков — от светлых до черных. Однако наблюдаются некоторые различия в преобладании деревьев с той или иной окраской семян.

Вариации по окраске спелых шишек, определяемые цветом наружной части семенных чешуй, более разнообразны. У сосны, произрастающей в лесах Западной Европы, окраска варьирует от палево-желтой до темно-коричневой и от зеленой до серой (Sylven, 1916; Rubner, 1934; Steven, Carlisle, 1959).

У сосны обыкновенной на Урале встречаются следующие основные оттенки: зелено-серый, песочный, коричневый, серый. У кедра сибирского: буроватый, светло-серый, фиолетовый. У ели сибирской: светло-коричневый, темно-коричневый, фиолетово-

коричневый. У лиственницы Сукачева: светло-бурый, желтовато-бурый, темно-бурый. У пихты сибирской: зеленовато-бурый, бурый, темно-бурый.

Многие из указанных вариаций соответствуют в основном тем формам, которые были выделены другими исследователями (Л. Ф. Правдиным, Н. В. Дылисом и др.). Следует отметить, что все выделенные вариации имеют чрезвычайно много переходных или смешанных оттенков, что затрудняет их описание. Нельзя также забывать и о том, что пигменты, определяющие окраску чешуй, легко разрушаются или меняют оттенок. Так, при хранении шишек ели разной окраски они впоследствии приняли общий светло-бурый оттенок. Из фиолетово-коричневых шишек пигмент (по-видимому, антоциановой природы) может вымываться водой. Каждому индивидууму свойственна своя специфическая окраска шишек. Однако на освещенной части шишек, как правило, наблюдается усиленное образование пигмента, здесь окраска почти всегда более интенсивна.

Большинство исследователей придают окраске шишек хвойных диагностическое значение при выделении форм, важных для систематики и в селекционно-лесоводственном отношении. В связи с этим мы проанализировали у одной из вариаций сосны корреляции между окраской шишек и другими особенностями деревьев.

Была изучена коричневошишечная вариация благодаря тому, что она наиболее четко выделяется среди всех других оттенков и удобна для изучения. Л. Ф. Правдин (1960) и И. Н. Лигачев (1962) отметили повышенное качество семян у этой вариации. Встречается коричневошишечная сосна редко. Обычно в популяции таких деревьев всего 3—5%. Иногда вообще не встречаются экземпляры с коричневыми шишками. Это не всегда позволяет иметь в достаточном количестве материал для статистической обработки и затрудняет анализ коррелятивных связей. Кроме экземпляров с густо-коричневоокрашенными шишками, встречаются деревья с менее интенсивной коричневой окраской. Мы включили их в группу «коричневошишечной» вариации при расчетах средних показателей.

При сравнении некоторых морфологических признаков, характеризующих вегетативные органы деревьев (ствол, кору, хвою), каких-либо существенных отклонений у экземпляров с коричневыми шишками не обнаружено (табл. 53).

По величине (высоте и диаметру) деревья разных вариаций в большинстве случаев не различаются. Отклонения в сторону превышения или уменьшения не более 5—6%. Правда, на Гайнском участке коричневошишечная сосна имеет средний диаметр на 17% выше, чем деревья с иначе окрашенными шишками. Однако разница не достоверна: коэффициент $t < 3$. Почти нет различия и в длине хвои на ростовых побегах. На всей территории Урала деревья с коричневыми шишками образуют хвою

Таблица 53

Сравнительная характеристика вегетативных органов коричневошишечной сосны

Район	Высота дерева		Диаметр дерева		Протяженность грубой коры		Длина однолетней ростовой хвои	
	%*	разница	%	разница	%	разница	%	разница
Гайнский	104	Нет	117	*Н/д***	132	Есть	—	—
Чайковский	105	„	99	Нет	108	*Н/д*	101	Нет
Ивдельский	103	„	105	„	112	*Н/д*	99	„
Белорецкий	97	„	100	„	91	*Н/д*	107	„
Талицкий	97	„	100	„	111	*Н/д*	105	„
Курганский	104	„	106	„	—	—	101	„

* Здесь и в остальных случаях дается величина показателя коричневошишечной сосны в сравнении со средней арифметической для всего участка. Последняя принята за 100%.

** *Н/д* — разница недостоверна.

такого же размера, как и деревья с шишками песочного, серо-зеленого или другого цвета.

Несколько иное положение с таким наследственным признаком, как протяженность по стволу грубой коры. У коричневошишечной сосны грубая кора обычно занимает несколько большую часть длины ствола, чем у других вариаций по окраске шишек. На Белорецком участке, наоборот, у коричневошишечной сосны протяженность грубой коры несколько меньше. Однако в большинстве случаев достоверность различий нами не доказана из-за редкой встречаемости коричневошишечных сосен, что в связи

Таблица 54

Сравнительная характеристика генеративных органов коричневошишечной сосны

Район	Длина шишек		Вес шишек		Величина апофиза		Число полных семян в шишке		Вес семян	
	%	разница	%	разница	%	разница	%	разница	%	разница
Гайнский	107	Нет	102	Нет	97	Нет	81	Н/д	103	Нет
Чайковский	100	„	103	„	114	Н/д	86	„	95	„
Белорецкий	103	„	109	Н/д	93	„	103	„	107	„
Ивдельский	100	„	97	Нет	123	„	88	„	95	„
Талицкий	108	Н/д	119	Н/д	68	„	117	„	110	Н/д
Курганский	93	Нет	92	„	104	Нет	105	Нет	92	„
Семиозерный	103	„	112	„	103	„	169	Есть	111	„

с одновременной очень сильной изменчивостью длины грубой коры затрудняет статистический анализ.

При оценке показателей, характеризующих количественные признаки шишек сосны (табл. 54), также не выявлено их взаимосвязи с окраской шишек. Шишки коричневой формы по длине почти совершенно не отличаются: расхождения достигают всего 2—7%, что, конечно, несущественно. Большей частью невелико отличие коричневошишечной сосны и по весу шишек и семян. В ряде случаев оно, правда, достигает 10—12 и даже 19% в сторону повышения веса по сравнению с сосной, имеющей серо-зеленые шишки. Таким увеличением характеризуются коричневые шишки и семена из них в Талицком и Семиозерном районах. Однако амплитуда колебания веса в пределах каждой окрасочной вариации значительна. Это не позволяет считать степень различия достоверной. Еще более резко это сказывается при вычислении средней величины апофиза и количества полных семян, содержащихся в шишке. Эти показатели различаются иногда довольно значительно — на 30 и даже 70%. В то же время коэффициент t, характеризующий достоверность отклонений, обычно меньше 2, что говорит о необходимости уточнения намечающейся связи между окраской шишек, с одной стороны, и количеством семян в ней и величиной апофиза, с другой. Лишь в одном случае коэффициент достоверности приближается к 3 ($t = 2{,}5$) — при установлении зависимости числа полных семян от окраски шишек в Семиозерном районе.

В северных и западных районах Урала у коричневошишечной сосны содержание полных семян меньше (81—83%), а в южных и восточных — больше (103—169%), чем у деревьев, имеющих шишки других оттенков. При этом во второй группе (южные и восточные районы) увеличение количества семян в большинстве случаев совпадает с увеличением веса коричневых шишек. В то же время в северных и западных районах при сохранении веса коричневых шишек примерно на том же уровне, что и у основной массы популяции, количество в них полных семян падает. Следовательно, на этой территории Урала коричневошишечные особи несколько снижают способность к образованию полнозернистых семян, а в более сухих и теплых восточных районах, наоборот, повышают. Это говорит о возможности существования климатической закономерности в плодоношении вариаций, различающихся по окраске шишек.

Наши материалы, таким образом, показывают, что вариации по окраске шишек не имеют достоверных различий по морфологическим особенностям — размерам ствола, хвои, размерам и форме шишек, весу семян. Намечается лишь некоторая неясная тенденция к увеличению числа семян в шишке у коричневошишечной сосны в юго-восточном направлении. Свойства коричневошишечной вариации сосны отличаются большим непостоянством, что связано с генотипической неоднородностью этой формы.

Изменчивость окраски семян

У изученных видов хвойных мы наблюдали различные вариации по окраске семян.

У сосны обыкновенной можно выделить следующие группы:

группа светлых семян (var. leucosperma Litw.), куда входят семена почти белой, желтовато-белой, светло-серой и серой окраски (*а* — 6, *б* — 6, *д* — 1, *в* — 3, *в* — 4, *з* — 4, *к* — 2, *о* — 4, по А. С. Бондарцеву);

группа коричневых семян (var. phaeosperma Litw.). В нее включены семена со светло-коричневой, коричневой, темно-коричневой, палевой, ярко-коричневой и тускло-коричневой окраской (*б* — 4, *б* — 5, *в* — 7, *д* — 7, *з* — 5, *к* — 7, *м* — 6, *н* — 1);

группа с переходной окраской (серо-коричневой и черно-коричневой, промежуточной между *а* — 1, *а* — 2 и *в* — 7, *д* — 7, *з* — 5 и др.);

группа черных семян (var. melanosperma Litw.), к которой относятся черные и темно-серые семена (*а* — 1, *а* — 2);

группа пестрых семян (var. baliosperma Litw.). Эти семена имеют мозаичную окраску, чаще светло-серую или светло-коричневую с черными и коричневыми пятнами.

Другие виды из семейства сосновых, произрастающие на Урале, имеют слабую изменчивость по данному признаку. У пихты сибирской не установлено существования заметных различий по окраске семян, они имеют однотонный светло-желтый оттенок.

У кедра сибирского можно выделить четыре следующие вариации по окраске семян:

с темно-коричневой (темно-бурой) окраской (примерно *л* — 5, по А. С. Бондарцеву);

с коричневой (бурой) окраской (*в* — 7, *д* — 7);

со светло-коричневой (светло-бурой) окраской (промежуточной между *ж* — 2 и *м* — 6);

с красно-бурой окраской (промежуточной между *ж* — 1, *в* — 1, *п* — 7).

У ели сибирской встречаются особи с семенами:

темно-коричневой (темно-бурой) окраски;

коричневой (бурой) окраски;

светло-коричневой (светло-бурой) окраски;

пестро-бурой (редко).

Обозначения окраски, по А. С. Бондарцеву, близки предыдущему описанию семян кедра.

Имеют ли приспособительное значение вариации по окраске семян? Существуют ли различия во внешнем облике и свойствах деревьев различных цветносеменных «рас» [1]? Пока эти вопросы не решены.

[1] Мы применяем предложенный еще С. З. Курдиани термин цветносеменная «раса», имея при этом в виду его условность.

Таблица 55

Изменчивость некоторых морфологических признаков у цветносеменных рас сосны обыкновенной в кв. 153 Талицкого лесхоза

Цветносеменная раса	Протяженность грубой коры		Вес шишки	
	C, %	лимиты, %H	C, %	лимиты, г
Черносеменная	28,9	11,6—44,1	29,1	1,67—5,81
Коричневосеменная	30,6	13,4—45,6	22,2	1,55—4,16
Светлосеменная	20,7	16,7—28,6	21,2	1,94—3,27
Вся популяция	28,3	11,6—45,6	28,1	1,52—5,81

Наиболее обширная литература о вариациях по окраске семян имеется в отношении сосны обыкновенной. При этом данные о свойствах семян различной окраски нередко противоречивы. Большинство исследователей приходит к выводу, что черносеменная раса приносит более крупные и тяжелые семена (Кобранов, 1914; Тольский, 1921; Антипин, 1927; Егоров, 1934; Правдин, 1958; Некрасова, 1960; Петров, 1962; Василевская, 1963, многие считают также, что всхожесть ее семян выше, чем у других рас (Кобранов, 1914; Тольский, 1921; Антипин, 1927; Технеряднов, 1959). Однако В. М. Орлова (1956) получила большую грунтовую всхожесть, наоборот, при проращивании коричневых семян, а Л. Н. Грибанов (1959) на основании длительного изучения казахстанской сосны пришел к выводу об отсутствии связи веса семян с их окраской. Аналогичные результаты получили В. И. Носков (1961) в лесах Воронежской обл., И. Н. Лигачев (1957) в Бурятской АССР и Г. М. Козубов (1962) на Кольском полуострове. Имеются сведения (Василевская, 1963) о наличии связи окраски семян с величиной апофиза шишек. В литературе встречаются данные о том, что черносеменная раса обладает лучшими полезными качествами — повышенной солеустойчивостью (Шахов, 1952), смолопродуктивностью (Проказин, 1958), выживаемостью, что потомство черносеменных деревьев несколько быстрее растет (Мамаев, 1959). Шотт (Schott, 1907) указывал на наличие черных семян у быстрорастущих форм сосны. В то же время А. П. Тольский (1921) установил лучший рост сеянцев из светлых семян.

В общем, работ, глубоко освещающих корреляцию между окраской семян и другими свойствами деревьев сосны обыкновенной, немного. В большинстве случаев исследователи лишь констатируют наличие в том или ином конкретном древостое вариаций по окраске семян.

Чтобы глубже познать совокупность деревьев, которую можно назвать цветносеменной расой, нужно оценить амплитуду изменчивости признаков особей, входящих в эту группу. Предста-

Величина апофиза		Число полных семян в шишке		Вес семени	
C, %	лимиты, балл	C, %	лимиты, шт.	C, %	лимиты, мг
33,9	1—4,5	60,2	0,3—9,9	15,7	3,55—7,94
23,4	2—5	68,7	0,8—9,1	10,3	3,82—6,54
38,9	1,5—5	79,1	0,4—11,7	15,5	4,56—7,16
31,3	1—5	70,0	0,4—14,7	16,7	3,42—7,94

вим это на примере одного из участков, расположенного в квартале 153 Талицкого района. При этом изменчивость оценивается по коэффициенту вариации *C* (т. е. в относительных величинах) и по лимитам (абсолютная величина) (табл. 55).

Каждая из цветносеменных рас представляет собой набор индивидуумов, характеризующихся чрезвычайно изменчивыми морфологическими признаками. Вариация по окраске семян не является монолитной группой, отличающейся совокупностью определенных морфологических показателей. Она сложена массой неодинаковых по многим признакам особей. Во всяком случае признаки, которые послужили материалом для табл. 55, в пределах каждой цветносеменной группы сильно варьируют. Степень их изменчивости близка к изменчивости всей популяции Некоторое исключение представляет светлосеменная раса, да и то в связи с малым количеством взятых для изучения деревьев. Экземпляры со светлыми семенами, как правило, на Урале встречаются очень редко.

Наибольшей изменчивостью из изученных признаков характеризуется количество полнозернистых семян, содержащихся в шишке, а наименьшей — вес семян.

Различия веса шишек (табл. 56) у деревьев отдельных рас обычно невелики, и коэффициент достоверности чаще свидетельствует об их несущественности. Однако в отдельных случаях они могут быть значительными. При этом в зависимости от географического района соотношение среднего веса шишек разных цветносеменных рас неодинаково. В одном районе наибольшим весом отличаются черносеменные деревья, в другом — коричневосеменные, в третьем — светлосеменные, в четвертом — все расы имеют одинаковые шишки. Так, наиболее крупные шишки у светлосеменной расы были собраны в Ивдельском лесхозе (тяжелее на $^1/_3$ по сравнению с черносеменными деревьями). В Верхотурском районе шишки тяжелее у коричневосеменных экземпляров. На юго-востоке (три участка: Талицкий, Курганский, Семиозерный) во всех случаях более крупные шишки у

Таблица 58

Относительный вес шишки у различных по окраске семян деревьев, %

Район	Раса			
	черно-семенная	коричнево-семенная	светло-семенная	пестро-семенная
Гайнский	100	101	—	—
Чайковский	100	100	100	88
Белорецкий	100	103	97	103
Ивдельский	100	96	130	92
Верхотурский	100	113	91	—
Талицкий	100	92	98	—
Курганский	100	80	100	—
Семиозерный	100	95	87	82

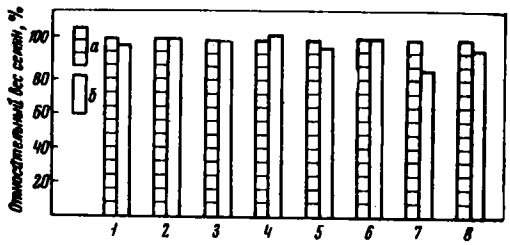
черносеменных деревьев. Однако различия в весе и здесь статистически мало достоверны. При наибольшей разнице в 20% (Курганский участок) коэффициент t достигает значения 2,7. Снижение веса шишек, наблюдаемое в направлении с юга на север, у деревьев, различных по окраске семян, происходит не вполне одинаково. У черносеменных экземпляров в лесостепной зоне (Талицкий и Курганский участки) снижение веса менее сильно выражено, чем у коричневосеменных. У первых размер шишек по сравнению с максимумом, имеющим место в Аман-Карагайском бору Кустанайской области (Семиозерный район) падает на 15, а у вторых — на 25%. В лесной зоне (Гайнский, Чайковский, Белорецкий, Верхотурский и Ивдельский участки), наоборот, наблюдается несколько более сильное снижение веса шишек черносеменной расы (на 30% по сравнению с максимальным значением), чем у коричневосеменной (на 31%). Оптимум роста шишек черносеменной расы сосны как бы несколько смещен к юго-востоку по сравнению с коричневосеменной.

Что же касается размеров шишек светлосеменных и пестросеменных особей, то для них нет какой-либо определенной закономерности. Это объясняется отчасти и тем, что таких деревьев в насаждении мало, в связи с чем трудно получить достаточно представительный материал. Главная же причина, по-видимому, заключается в том, что эта группа деревьев состоит из экземпляров, которые на самом деле относятся к различным окрасочным вариациям. Действительно, пестрыми мы называем и светлые семена с черными точками, и светло-коричневые с темными разводами, и желтоватые с темно-коричневыми пятнами. Также различны по своему генезису и светлые семена.

Черносеменная и коричневосеменная расы в большинстве случаев не отличаются друг от друга по весу семян (рис. 17). Исключение представляют семена Курганского участка, наблюдает-

Рис. 17. Относительный вес семян различных цветносеменных «рас» сосны обыкновенной

Пермская обл.: *1* — Гайнский; *2* — Чайковский район; *3* — Белорецкий р-н БАССР; Свердловская обл.: *4* — Ивдельский; *5* — Верхотурский; *6* — Талицкий р-н; *7* — Курганская обл.; *8* — Семиозерный р-н Кустанайской обл., *а* — черносеменная «раса», *б* — коричневосеменная



ся разница 16% в пользу черных семян, коэффициент достоверности $t = 2{,}6$. Светлые семена, как правило, крупнее черных или коричневых, хотя возможно и противоположное соотношение. Пестрые семена обычно мало отличаются по весу от семян преобладающей черной и коричневой окраски.

Не удалось уловить и определенной закономерности в изменении содержания семян и величины апофиза. Число семян иногда может быть больше у черносеменной расы, иногда у коричневосеменной, а зачастую у светлосеменной. В одних случаях апофиз крупнее на шишках с черными семенами, в других — на шишках с коричневыми семенами, в третьих — со светлыми Ниже приведено среднее значение балла, характеризующего величину апофиза:

Цветносеменная раса	Гайнский район Пермской обл.	Чайковский район Пермской обл.	Белорецкий район БАССР	Ивдельский район Свердловской обл.	Талицкий район Свердловской обл.
Черносеменная	3,21	3,02	2,84	2,47	3,16
Коричневосеменная	3,17	3,49	3,09	2,68	2,80
Светлосеменная	2,83	2,80	2,67	3,77	2,46

Достоверность различий для отдельных районов обычно характеризуется коэффициентом $t < 3$. Изменчивость этих признаков в пределах расы весьма значительная и не уступает амплитуде варьирования всей популяции.

У сосны обыкновенной изредка попадаются деревья с семенами, не имеющими темного пигмента в поверхностных слоях оболочки. По своей белой окраске они очень похожи на пустые партенокарпические семена, которые в небольшой примеси имеются почти в каждой шишке у обычных вариаций. При проращивании всхожесть таких белых («беловатых», по нашей классификации) семян, как правило, не уступает всхожести темноокрашенных особей. Эти деревья обычно относят к светлосеменной расе. Однако они отличаются по своему происхождению от других светлосеменных деревьев, поскольку могли, по-видимому, образоваться из любой другой расы вследствие какого-то нарушения в обмене веществ, приведшего к потере способности синтезировать пигмент в оболочке. В этом отношении белые семена

сходны с пустыми, у которых также нарушилась цепь реакций, ведущих к образованию пигмента. Белоцветные деревья почти не отличаются от других по среднему весу шишек и по числу полных семян в шишке, но, как правило, имеют более тяжелые семена. Так, из 19 изученных деревьев повышение веса семян по сравнению со средним наблюдалось у 13 моделей, а снижение — только у трех.

Качество семян, различающихся по окраске их оболочки

Семена сосны черной, коричневой, черно- и серо-коричневой и пестрой окраски, по существу, почти не отличаются друг от друга по абсолютной всхожести (табл. 57). Колебания этого показателя в отдельных районах достигают обычно величины 2—3%, что находится в пределах точности опыта. Лишь в Башкирской АССР наблюдается некоторое увеличение всхожести черноокрашенных семян сосны по сравнению с семенами коричневых оттенков. Однако эти различия относительно невелики.

Заметно отличаются по абсолютной всхожести семена серой и светлой окраски. Их всхожесть ниже на 20—25% по сравнению с семенами других оттенков. Такую же закономерность установил П. В. Антипин (1927) для сосны Бузулукского бора. Однако в опытах Н. П. Кобранова (1925) серые семена почти не отличались по всхожести от черных, а белые показали резкое снижение качества (на 25%) из-за большого числа пустых семян.

Пестрые семена в наших опытах имели высокую абсолютную всхожесть.

Таблица 57

Абсолютная всхожесть (*а. в.*) и энергия прорастания (*э. п.*) через 3—5 суток семян сосны обыкновенной, имеющих различную окраску

Окраска	Пермская обл.				Башкирская АССР				Свердловская обл.	
	Гайнский р-н		Чайковский р-н		Зилаирский р-н		Белорецкий р-н		Талицкий р-н	
	а. в.	*э. п.*	*а. в.*	*э. п.*	*а. в.*	*э. п.*	*а. в.*	*э. п.*	*а. в.*	*э. п.*
Черная	95,3	60,3	96,9	92,3	97,7	72,5	93,4	56,8	96,1	74,2
Коричневая	97,5	53,0	98,0	95,0	94,0	77,1	87,8	58,7	96,9	53,4
Черно-коричневая	93,3	63,0	—	—	95,5	48,5	88,7	58,7	—	—
Серо-коричневая	—	—	—	—	95,0	81,6	86,0	67,5	99,2	55,7
Серая	—	—	77,0	69,0	—	—	69,0	55,0	—	—
Пестрая	—	—	98,0	92,0	—	—	—	—	98,1	81,2

В отношении энергии прорастания семян сосны различной окраски мы не установили какой-либо определенной закономерности. Этот показатель имеет высокую амплитуду варьирования. Следует лишь отметить низкую энергию прорастания черно-коричневых семян, собранных в Зилаирском районе Башкирской АССР. В то же время семена этого оттенка, собранные в Белорецком районе, отличались достаточно высокой энергией прорастания. Это наводит на мысль о том, что энергия прорастания не коррелирует с окраской семян, а варьирует независимо. Действительно, в пределах одной цветносеменной расы встречаются индивидуумы как с высокой энергией прорастания, так и с низкой.

Так, в пределах черносеменной расы качество полнозернистых семян отдельных деревьев варьировало следующим образом:

Происхождение семян	Абсолютная всхожесть (лимиты), %	Энергия прорастания (лимиты), %	Число выборок, шт.
Пермская обл., Гайнский р-н	90—98	12—84	6
Башкирская АССР, Белорецкий р-н	94—99	22—88	8
Свердловская обл., Талицкий р-н . .	91—99	55—83	5

У свежесобранных семян в случае проращивания только полнозернистых семян абсолютная всхожесть очень редко падает ниже 90%. Поэтому и варьирование данного показателя невелико. Энергия прорастания имеет несравненно более высокую амплитуду изменчивости, о чем и свидетельствуют большие колебания этого показателя в пределах расы.

При проращивании семян (без отделения пустых) их всхожесть, естественно, снижается. Однако в данном случае это не имеет значения и не изменяет результаты опытов по изучению всхожести семян, ибо полнозернистость различных цветносеменных рас слабо различается:

Цветосеменная раса	Семена из Талицкого района Свердловской обл.	Семена из Чайковского района Пермской обл.
Черносеменная	66,7	77,3
Коричневосеменная . .	61,5	77,3
Светлосеменная	64,8	76,7

Многие авторы, как уже отмечалось, считают, что черные семена сосны дают более мощные сеянцы. Однако проведенные опыты (табл. 58) с выравненными по весу семенами не показали какого-либо преимущества черных семян перед коричневыми оттенками. В одних случаях небольшое преимущество в росте получают проростки из черных семян, в других — из коричневых семян. Различия невелики и статистически недостоверны. На значительные расхождения в длине корня обращать внимания не следует, так как его величина чрезвычайно вариабильна и зависит от случайных причин. Размеры проростков зави-

Таблица 58

Величина двухнедельных проростков сосны обыкновенной, выращенных в чашках Петри на водопроводной воде. Посев 16 февраля 1968 г.

Происхождение семян	Вес 1000 шт. семян, г	Окраска семян	Число семядолей, шт.	Размеры, мм			Число проростков
				подсемядольного колена	семядоли	корня	
Талицкий р-н (Свердловской обл.)	4,60	Черная	5,5	40,7	14,1	19,3	35
	4,60	Серо-коричневая	5,8	43,5	14,1	29,3	54
	5,10—5,20	Черная	5,9	44,5	13,6	24,5	45
	5,10—5,20	Светло-коричневая	5,6	43,8	13,1	30,6	15
	5,90—6,10	Черная	6,1	44,3	13,9	29,5	28
	5,90—6,10	Коричневая	6,0	47,4	14,0	26,7	40
Зилаирский р-н (БАССР)	5,60—5,80	Черная	6,1	41,8	13,7	31,9	180
	5,60—5,80	Черно-коричневая	6,0	46,4	13,5	21,8	133
Гайнский р-н (Пермской обл.)	3,30—3,50	Черная	5,3	38,6	10,5	27,3	145
	3,30—3,50	Коричневая	5,2	40,8	11,3	21,2	127
	3,90	Черная	5,7	44,6	11,1	24,3	156
	3,70	Черно-коричневая	5,4	36,9	10,4	18,1	108

сят, главным образом, от веса использованных семян. Флюктуации веса немедленно отражаются на размере гипокотиля, количестве и размере семядолей.

Подводя итоги, можно отметить, что цветносеменные расы сосны почти по всем изученным показателям сходны между собой. Кроме того, в пределах каждой расы наблюдается большая генотипическая неоднородность. Таким образом, цветносеменные расы представляют собой сложный конгломерат различных генотипов, и поэтому не следует во всех случаях ожидать наличия четких корреляций между окраской и другими признаками и свойствами деревьев.

Изменчивость окраски крылаток семян

Окраска крылаток семян также обнаруживает способность к варьированию, особенно сильно выраженную у сосны обыкновенной. Этот признак весьма устойчив, и основной оттенок окраски сохраняется, по-видимому, в течение всей жизни особи. Происходят лишь изменения, связанные с усилением или ослаблением пигментации основного фона или увеличением ее ярко-

сти (Мамаев, 1965в). Но изменение густоты окраски, по нашим данным, наблюдалось чаще и было выражено несколько резче, чем у семян. Шимак и Густафссон (Šimak, Gustafsson, 1954) установили, что окраска крылаток сосны обыкновенной в Швеции становится интенсивнее в более благоприятных климатических условиях. Эта закономерность сохраняется и для Урала — на севере общий фон окраски светлее. Однако мы наблюдали, что в один и тот же год у одних деревьев может наступить потемнение, а у других посветление окраски. При сравнении изменения окраски шишек, семян и крылаток в разные годы ясного параллелизма в варьировании оттенков не обнаружено. Условия, необходимые для образования пигмента у шишек, семян и крылаток, по-видимому, не совсем одинаковые, и климатические факторы могут влиять по-разному на каждый из этих органов растения.

У уральских видов хвойных мы выделили следующие основные вариации по окраске крылаток семян.

У сосны обыкновенной:

бледно- и светлоокрашенные крылатки, не имеющие ясно заметных продольных полос;

среднекоричневые с полосками средней интенсивности;

среднекоричневые, сильно полосатые;

густо-коричневые, сплошь окрашенные;

ярко-коричневые, сплошь окрашенные;

среднекоричневые с более темным окончанием.

Здесь перечислены только основные вариации. У сосны обыкновенной можно выделить еще целый ряд переходных типов, представляющих различные комбинации в зависимости от интенсивности общего тона окраски крылаток и интенсивности окраски полосок.

У ели сибирской:

светло-желтые (или охряно-желтые) крылатки;

светло-коричневые;

светло-коричневые с синевато-фиолетовым оттенком.

У пихты сибирской:

желто-бурые крылатки;

темно-бурые;

желто-бурые с синеватым окончанием;

синевато-бурые.

Проведенные нами исследования (Мамаев, 1965в) не дали определенных результатов, которые бы свидетельствовали о существовании взаимозависимости между окраской крылаток и другими особенностями деревьев, характеризующими их плодоношение. В пределах каждой группы вариации по окраске крылаток встречаются самые разнообразные биотипы.

Взаимосвязь окраски шишек, семян и крылаток

В природе довольно часто встречаются вариации с повышенным содержанием определенного пигмента одновременно в различных органах растения. Таковы, например, пурпурнолистная яблоня Недзвецкого, интенсивно окрашенные сорта пшеницы и некоторых цветочно-декоративных растений. С другой стороны, встречаются, хотя и редко, расы с ослабленной пигментацией. Можно предположить, что у видов хвойных существуют варианты с повышенным или пониженным содержанием красящего вещества одновременно в семенах, крылатках и шишках. К сожалению, среди деревьев сосны обыкновенной, у которой изучались вариации по окраске генеративных органов, очень редко встречаются экземпляры с интенсивно окрашенными шишками. Чаще всего шишки сосны имеют серо-зеленый цвет с различной степенью побурения. Однако повсеместно распространены индивидуумы с темно окрашенными семенами и крылатками. Тем не менее определенную корреляцию в степени пигментации шишек, семян и крылаток для коричневошишечной вариации можно установить. Средняя встречаемость деревьев, имеющих темно-коричневую (или черную) окраску одновременно и у семян, и у крылаток обычно колеблется в пределах 21% от общего числа особей популяции. Если же подсчет таких индивидуумов провести у коричневошишечных деревьев, то эта цифра резко возрастет и составит 51,4%. Таким образом, наблюдается взаимосвязь в пигментации различных генеративных органов. Однако вследствие перекрестного опыления она часто нарушается и нередко вообще не проявляется. Возможно, что нарушение корреляции определяется и другими причинами. В связи с этим нельзя не упомянуть об интересной точке зрения Соколовского (Sokolowski, 1931), который полагал, что некогда существовали две разновидности сосны — одна со светлыми, другая — с темноокрашенными семенами и крылатками. Правда, Соколовский не рассматривает коррелятивные связи в системе органов: шишки — семена — крылатки, а оценивает связи между окраской семян и крылаток. Но в этом случае, т. е. при изучении семян и крылаток, определенной зависимости между ними почти не обнаруживается. Данный вопрос был детально рассмотрен нами в соответствующей статье (Мамаев, 1965в). Приведем здесь лишь расчет итоговых показателей.

Ниже показан процент деревьев, имеющих ту или иную окраску крылаток во всей уральской макропопуляции сосны и отдельно в группах индивидуумов с сильно пигментированными (черными, темно-коричневыми и т. д.) и слабо пигментированными (светло-серыми, желтовато-белыми и т. д.) семенами:

Число деревьев с темными крылатками			Число деревьев со светлыми крылатками		
Во всей популяции	Среднее в группе с сильно пигментированными семенами	Средняя достоверность разницы долей	Во всей популяции	Среднее в группе светло-семенных деревьев	Средняя достоверность разницы долей
20,2%	20,7%	0,8	11,0%	18,4%	1,7

Оказалось, что в группе сильно пигментированных деревьев почти такой же процент особей с темноокрашенными крылатками, как и в среднем для всей популяции. В лесу можно встретить индивидуумы с темными крылатками, имеющие семена самой разнообразной окраски — от белой до черной. В группе же со светлыми крылатками доля особей со слабо пигментированными семенами немного повышена (18,4 против 11,0% при подсчете для всей популяции). Следовательно, вероятность сочетания светлой окраски одновременно и у семян, и у крылаток несколько выше. Но достоверность такого распределения невелика — разница долей составляет лишь 1,7, т. е. ниже допустимой.

Можно сделать заключение о том, что корреляция между окраской семян и окраской крылаток или отсутствует или крайне незначительна. Часто наблюдающиеся случаи взаимосвязи этих признаков в отдельных насаждениях, по-видимому, не что иное, как проявление случайных совпадений в окраске семян и крылаток, результат действия генетикоавтоматических процессов. Случайность таких совпадений подтверждается тем, что нам неоднократно приходилось наблюдать противоположное направление такой корреляции в соседних участках леса, в однотипных древостоях.

Другого рода закономерности проявляются у коричневошишечной сосны. Здесь взаимосвязь окраски отдельных органов, вероятно, уже является не случайной, а закономерной. Причину этого следует искать прежде всего в генетическом родстве пигментов, обусловливающих буро-коричневую окраску шишек и крылаток.

Общие закономерности индивидуальной изменчивости

Приведенные материалы свидетельствуют о том, что свойство индивидуальной изменчивости у видов Pinaceae проявляется в отношении самых разнообразных признаков — представителей любой группы — структурных, функциональных или качественных. В пределах однородного и одновозрастного насаждения варьируют размеры ствола, кроны, хвои, шишек, семян и пыльцевых зерен, характер анатомических структур и физико-механических свойств древесины, строение коры и семенных чешуй, содержание различных веществ и элементов в органах растения, биологические особенности семян и окраска генеративных органов и т. д. и т. п.

Варьирование большинства этих признаков характеризуется непрерывной изменчивостью — их количественное выражение у отдельных индивидуумов в пределах одновозрастного древостоя составляет близкий нормальному распределению вариационный ряд. Этот ряд можно представить в виде кривой распределения (рис. 18). Кривые разных признаков отличаются большей или меньшей крутизной, растянутостью и асимметрией. Одни признаки варьируют слабо, кривая распределения имеет сжатую форму и показатели большинства особей приближаются к средней величине ряда. Такое положение наблюдается, например, у размеров пыльцевых зерен. Кривая распределения других признаков более растянута, часто встречаются особи, у которых количественная характеристика признака сильно отличается от средней величины. Такой тип распределения у протяженности грубой коры, величины апофиза и т. д. В первом случае коэффициент вариации *C* относительно мал, а во втором он резко повышается. В связи с этим оказалось очень удобным использовать данный показатель для оценки амплитуды изменчивости особей в пределах популяции (и амплитуды изменчивости органов в пределах одного растения). Подобный способ позволяет исследователю получить достаточно надежную числовую характеристику уровней изменчивости организмов, причем в относительных показателях, что особенно важно при сравнении варьирования различных видов растений, разных популяций одного вида или неоднородных органов в пределах индивидуума.

Итак, индивидуальная изменчивость большинства признаков отличается ее непрерывностью. В популяции сосны можно встретить непрерывный ряд индивидуумов от мелкосеменных ($P_c = 3—3{,}5$ *мг*) до крупносеменных ($P_c = 6—7$ *мг*), от короткохвойных ($L_{хв} = 40—50$ *мм*) до длиннохвойных ($L_{хв} = 70—75$ *мм*), от тонкокорых ($L_{г.к.} = 10—15\%$) до грубокорых ($L_{г.к.} = 50—60\%$) и т. д. и т. п. Поэтому селекционер, проводя отбор на тот или иной признак, стоит перед проблемой отчленения крайних вариантов

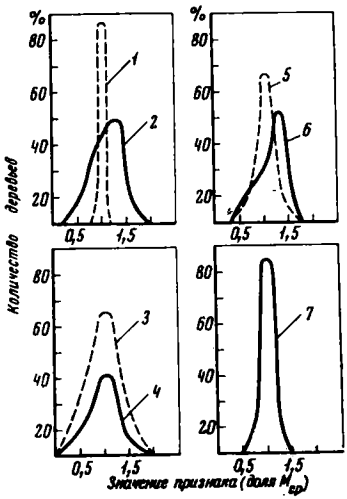


Рис. 18. Кривые распределения различных признаков сосны обыкновенной в одновозрастных насаждениях

1 — размер пыльцевых зерен; *2* — содержание семян в шишке; *3* — длина хвои; *4* — этап микроспорогенеза; *5* — вес шишки; *6* — размер апофиза; *7* — содержание золы в хвое

от основной массы древостоя. Он не может, как это нередко рекомендуется в руководствах по селекции, просто найти описанную в литературе «форму» и с ней работать. Он должен сначала оценить амплитуду изменчивости данного насаждения, а затем уже проводить селекцию, отсекая крайние отрезки вариационной кривой. Селекционеру всегда необходимо помнить о том, что крайние отрезки соединены между собой непрерывным переходом.

Подобная картина наблюдается, по-видимому, для всех количественных признаков. Она обусловлена полимерным наследованием этих признаков (Мюнтцинг, 1967). Однако к таким признакам, по существу, относятся почти все изученные нами и важные для оценки внутривидовой изменчивости древесных растений свойства. М. Е. Лобашев (1967) отмечает, что «темп роста, живой вес животного, яйценоскость кур, количество молока и его жирность, ...количество белка в эндосперме зерна кукурузы и пшеницы, содержание витаминов в растениях, скорость протекания биохимических реакций» также являются количественными признаками и их наследование определяется полимерными генами. В частности, Нильсон-Эле (1908) обнаружил, что красную окраску зерна пшеницы определяют две доминантные аллели двух разных генов. То же самое, вероятно, следует сказать и в отношении наследования окраски семян и крылаток сосны обыкновенной. Вряд ли можно согласиться с С. Соколовским (Sokolowski, 1931) в том, что у сосны наблюдается простое дигибридное расщепление по признакам окраски генеративных органов. Учитывая полимерный характер наследования признаков у древесных растений, необходимо с большой осторожностью относиться к упрощенным представлениям и соответствующим опытам по генетическому анализу популяций этой систематической группы.

Непрерывная изменчивость в популяции — закономерное явление. Особи, составляющие крайние элементы вариационной кривой, также характерны для структуры популяции, как и ее обычные средние представители. Они не являются чем-то необычным для популяции, хотя и встречаются много реже, чем промежуточные экземпляры. Эти индивидуумы характеризуются нормальной жизнеспособностью и мало отличаются от других элементов популяции. Их основное отличие — крайнее числовое значение того или иного свойственного им признака.

Несколько другое положение в случае возникновения крупных мутаций. Они, как правило, встречаются чрезвычайно редко. Так, у хвойных среди десятков тысяч растений можно встретить отдельные экземпляры змеевидной, карликовой или белохвойной ели, «воротничковой», свисающей и многошишечной сосны, плакучей лиственницы и т. д. Так, Эйзельт (Eiselt, 1964), описывая у лиственницы европейской вариацию «virgata», имеет в виду лишь одно дерево. То же самое и в отношении мутации

сосны обыкновенной «argentea compacta» — одно такое дерево найдено было около 70 лет назад в лесном питомнике в Богемии. Одним экземпляром, найденным в 1941 г. в Баварии (Аммерзее), ограничивается естественное распространение вариации ели европейской «Maria — Orffia» (Eiselt, 1964). Однако многие вариации распространены гораздо шире вследствие их разведения в парках и садах, а некоторые из них могут относительно часто встречаться и в дикой природе. Следует заметить, что многие из крупных мутаций обладают сниженной жизнеспособностью.

Индивидуальная изменчивость возникает в результате действия ряда факторов. Важнейшим из них является генотипическая изменчивость организмов. Возникновение различий по окраске и весу семян, форме чешуй и строению коры, типу ветвления и форме шишек и многих других определяется, прежде всего, генотипическими особенностями индивидуумов. Однако при этом одновременно действуют и факторы другого рода, не связанные с проявлением свойств генотипа. Среди них важное место занимает система ростовых корреляций в пределах организма, как бы перерабатывающая и фиксирующая в себе многолетнюю историю формирования признаков того или иного индивидуума. В зависимости от характера онтогенетического развития организма эта система претерпевает ряд превращений, в результате чего формируется ствол и крона определенных размеров и специфического типа, что, в свою очередь, не может не повлиять на анатомо-морфологические признаки и физиолого-биохимические особенности индивидуума. При этом могут изменяться такие признаки, как размеры шишек и листьев, характер ветвления и охвоенности, толщина побегов и содержание хлорофилла в хвое и т. д. Особенно сильно варьируют таксационные показатели и размеры кроны. Поскольку весь ход онтогенетического развития происходит под контролем среды, постольку и индивидуальная изменчивость одновременно отражает воздействие экологических факторов. Иногда бывает трудно отделить проявление генотипических потенций от экологической изменчивости.

Глава VI

Хронографическая (временная) изменчивость

Правильное представление о свойствах и признаках растения можно получить лишь на основе понимания их непрерывного изменения во времени. В процессе развития организма происходит трансформация его формы и функций. У однолетников такая трансформация происходит в течение одного вегетационного периода. У многолетних растений это явление осложняется взаимодействием возрастных и сезонных изменений. В итоге особи в популяции могут различаться чрезвычайно существенно в зависимости от хронологического фактора. В один и тот же момент популяция обычно представлена индивидуумами разного возраста и дифференцирована на возрастные группы. Кроме того, в пределах одной возрастной группы наблюдается неравномерное развитие отдельных особей и проявляется сезонная изменчивость.

Все это ведет к усилению варьирования признаков в древостое, повышает амплитуду изменчивости популяции. Возникает необходимость всестороннего и глубокого изучения хронографической изменчивости вида древесных растений.

Возрастная изменчивость

По мере старения дерева у него происходит увеличение размеров ствола, ветвей, стеблей и корневой системы. В старом возрасте рост сильно замедляется и начинается отмирание отдельных ветвей и верхушки ствола. Это общеизвестно. Но наряду с изменением общих размеров претерпевают определенные превращения и структурные признаки. Их возрастная динамика описана в работах Н. П. Кренке (1940), М. Д. Данилова (1950), Н. И. Дубровицкой (1961), А. С. Яблокова (1952) и др. Большой фактический материал и ценные теоретические соображения о возрастной изменчивости плодовых деревьев можно найти у И. В. Мичурина (1939).

У лесных пород наилучшим образом изучены возрастные изменения прироста ствола по высоте и диаметру. В литературе имеется масса данных, свидетельствующих о постепенной трансформации этого показателя, начиная от ювенильных этапов жизни дерева до периода его старения и отмирания. Ход при-

роста, в общем, может быть охарактеризован одновершинной кривой, максимальный подъем которой у хвойных пород приходится обычно на II—III классы возраста.

Форма кроны также меняется на различных возрастных этапах. Вначале она выглядит более узкой и характеризуется островершинностью, затем, разрастаясь, становится более широкой. У видов сосен и лиственниц она может в старости быть даже зонтиковидной, у ели и пихты становится пирамидальной. По форме кроны можно приблизительно оценить возраст деревьев (Правдин, 1963).

По мере старения у хвойных деревьев изменяется структура грубой коры. Так, у сосны обыкновенной в возрасте III — IV класса кора в верхней части ствола становится тонко-листоватой, а в нижней грубой, толстой и приобретает темно-бурую или темно-серую окраску. В глубокой старости пластинки коры в нижней части ствола обычно имеют более крупные размеры и несколько светлеют.

У ели обыкновенной и сибирской с возрастом наблюдается некоторое утолщение коры и увеличение ее пластинок. У пихты сибирской кора также утолщается и меняется ее окраска. Однако возрастные изменения у пихты и ели выражены слабее, чем у сосны обыкновенной.

Как показали А. И. Ирошников (1964) и М. Г. Семечкина (1965), отчетливая корреляция между возрастом деревьев и строением коры наблюдается и у кедра сибирского. Чем выше возраст, тем шире и длиннее пластины коры, тем глубже трещины в ней.

Наиболее детально изучены возрастные изменения интенсивности плодоношения хвойных пород. С возрастом увеличивается доля плодоносящих деревьев. Так, по О. Г. Капперу (1926), число плодоносящих сосен в I классе возраста достигало 17, а во II — 64%. На одном дереве (из числа наиболее крупных) О. Г. Каппер насчитывал в I классе 94 шишки, во II 384, в III 936, в IV 1261, в V 653 шишки. Однако такое снижение интенсивности плодоношения в насаждениях V класса возраста наблюдается далеко не всегда. В. Г. Нестеров (1954) приводит данные о том, что ослабление плодоношения сосны начинается с VII—X классов возраста, а по Линдроту (Lindroth, 1953), старые 300-летние сосны в Швеции давали шишек не меньше, чем 100-летние. У кедра сибирского интенсивность плодоношения нарастает до 150—230 лет и может оставаться высокой в возрасте 230—250 лет (Некрасова, 1961; Ирошников, 1963; Воробьев, Перцев, 1966) и даже 400 и более лет (в лесах Лено-Илимского междуречья, Ирошников, Лебков, Чередникова, 1963). Но в общем следует отметить, что большинство авторов приводит данные о снижении интенсивности плодоношения кедра сибирского примерно после 300 лет. Такая же картина и у кедра корейского (Измоденов, 1967).

При старении деревьев наблюдается сдвиг их половой дифференциации. У сосны обыкновенной в средневозрастных и приспевающих насаждениях образуется относительно меньшее число мужских шишек, чем женских, тогда как в перестойном лесу, наоборот, преобладает мужской тип «цветения» (Тольский, 1932; Мамаев, 1956б, и др.). Переход старых деревьев к мужскому цветению характерен и для кедра сибирского (Некрасова, 1967).

Довольно много исследований посвящено изучению качества семян и шишек у деревьев разного возраста. Д. И. Морохин (1923), С. З. Курдиани (1932) и другие считают, что размер шишек с возрастом дерева уменьшается. Имеются данные (для сосны и ели) о том, что и вес семян при этом постепенно падает (Курдиани, 1912; Каппер, 1954; Engler, 1913; Schmidt, 1923). Однако значительное снижение веса, по мнению большинства исследователей, происходит в очень старом возрасте (Акаемова, 1954; Lindroth, 1953, и др.). У кедра сибирского не найдено различий в шишках, собранных со 140—280 и 400—570-летних деревьев (Ирошников и др., 1963). Не ясен вопрос об изменении посевных свойств семян по мере увеличения возраста деревьев. По сведениям Ю. Н. Азниева (1960), абсолютная всхожесть семян сосны обыкновенной может достигать величины 90% и выше даже при возрасте деревьев в 240 лет. Об отсутствии преимущества во всхожести семян у деревьев того или иного возраста свидетельствуют и опыты Д. Я. Гиргидова (1949). А. А. Баценко (1964) собрал с 400-летнего дерева лиственницы сибирской семена со средней всхожестью 93% (не считая пустых). Сеянцы из семян 600-летней криптомерии имели даже лучший рост, чем из семян с молодых деревьев (Nakamura, 1956). В то же время С. А. Ростовцев (1958) и В. И. Сельчуков (1959) наблюдали явное превосходство в приживаемости сеянцев, полученных из семян с деревьев I—II классов возраста по сравнению с IV—V классами. В общем, вопрос о возрастной изменчивости плодоношения с его качественной стороны пока еще остается неясным. Следует лишь отметить, что хвойные породы сохраняют способность к продуцированию большого количества шишек с высококачественными семенами неопределенно длительное время.

По мере старения деревьев изменяются физико-механические свойства древесины, размеры листьев, их обводненность, содержание в них пигментов, аскорбиновой кислоты и других веществ. Обзор этих данных приведен в работе М. Д. Данилова (1950). Позднее появилось еще довольно много исследований, в которых освещаются возрастные изменения отдельных признаков хвойных растений. Однако эти исследования, как правило, не обладают достаточной полнотой и глубиной для создания общей картины возрастной изменчивости древесных пород.

Исследование возрастной изменчивости древесных растений

осложняется неравномерностью развития различных особей в пределах одновозрастного насаждения.

Так, Бакман (Backmann, 1943) выделил три характерных типа роста: 1) быстрый в раннем возрасте, затем постепенно снижающийся; 2) равномерный в течение всей жизни дерева и 3) медленный вначале, усиленный позднее. Бакман считает их наследственно обусловленными. Эта неравномерность, существующая у всех видов, для древесных пород особенно ярко проявляется в связи с длительностью индивидуальной жизни особей этой группы растений. Лесоводы еще в прошлом столетии отметили повсеместное проявление неравномерности развития деревьев в лесу, что и вызвало разработку классификации деревьев по степени их господства. Таксационные особенности деревьев разных классов (классов Крафта или классов роста) описаны в любом учебнике лесоводства. Общеизвестны также данные о большом различии деревьев разных классов роста по обилию плодоношения (Соболев, Фомичев, 1908; Стратонович, Заборовский, 1930; Правдин, 1936; Тимофеев, 1939). Деревья высших классов в течение сезона отличаются повышенной энергией и продолжительностью роста (Тимофеев, 1961; Харитонович, 1963). По качеству древесины имеют преимущество особи средних классов (Носков, 1954; Данилов, Пчелин, 1958). В то же время не установлено определенной зависимости размера и качества семян от принадлежности дерева к тому или иному классу роста (Фомичев, 1908; Стратонович, Заборовский, 1930; Разумов, 1940а, и др.).

В 50-х годах появился ряд новых классификаций деревьев, авторы которых стремились более детально отразить дифференциацию особей в насаждении. Из них следует отметить классификации М. Д. Данилова (1951 и др.), П. В. Воропанова (1954), В. Г. Нестерова (1951 и др.). В работах этих авторов, а также и их последователей приведено много важных данных о возрастной изменчивости древесных растений.

Как показали работы, проведенные в связи с оценкой указанных классификаций, процессы роста и развития деревьев неразрывно связаны и практически неотделимы друг от друга. Наблюдавшаяся одно время тенденция противопоставлять эти два явления друг другу не выдержала проверки временем. Реализация этапов развития осуществляется на основе прохождения ростовых процессов. Поэтому быстро развивающиеся деревья обычно являются в то же время и быстрорастущими на более ранних этапах жизни. Это было, например, установлено нами для сосны обыкновенной (Мамаев, 1956а). Деревья ускоренного развития захватывают в молодом возрасте большую площадь питания, развивают мощную крону и дают большой прирост по толщине. Но впоследствии темпы прироста снижаются и разрыв между типами уменьшается, а по высоте медленно развивающиеся особи даже перегоняют соперников.

Такие особенности разных типов развития распространяются лишь на нормально развивающиеся экземпляры I—III классов роста. Отставшие в росте деревья IV—V классов, находящиеся в состоянии сильного угнетения, растут очень слабо, почти не плодоносят, плохо цветут. Принадлежность к тому или другому классу роста имеет прямое отношение к степени развития особи. Деревья высших классов обычно быстрее развиваются, раньше переходят к плодоношению. Однако это не всегда наблюдается в природе. Особенно часты отклонения от данной закономерности в старых насаждениях, где быстро развивающиеся индивидуумы почти прекратили рост в высоту, а медленно развивающиеся еще продолжают расти, в связи с чем их нередко относят при перечете к I классу.

У немецких и шведских лесоводов издавна существует мнение о том, что ускоренный рост деревьев в молодом возрасте влечет к более раннему наступлению кульминации прироста, половой зрелости и отмиранию. По-видимому, это следствие ускорения процесса развития. Многие исследователи, в частности Фегели (Voegeli, 1953), опровергают этот вывод. Проблема формирования у деревьев различных типов развития пока еще недостаточно разработана. Большинство исследований проведено на основе изучения роста и развития сосны обыкновенной, гораздо меньше ели европейской и дуба черешчатого. Другие виды деревьев и тем более кустарников почти не изучались.

Сезонная (фенологическая) изменчивость

В течение года все растения претерпевают существенные изменения в связи с их сезонным циклом развития. Эти изменения выражаются прежде всего в закономерном прохождении растением определенных фаз развития и изучаются специальными фенологическими методами. Литература по данному вопросу большая. Хорошо изучена динамика физиолого-биохимических процессов, лежащих в основе фенологических сдвигов.

На любом отрезке времени в популяции растений можно наблюдать различия особей по их фенологическому состоянию. Весной одни индивидуумы только начинают цвести, другие находятся в фазе усиленного цветения, третьи уже отцвели. Осенью, например, у разных растений листва желтеет и опадает по-разному. Так, изменчивость деревьев ясеня пенсильванского по фенологическим показателям в посадках на территории Ботанического сада в Свердловске характеризуется следующей величиной коэффициента вариации:

Признак	1961 г.	1962 г.
Распускание листьев	27,3	26,2
Опадание листьев	55,4	38,0

Изменчивость фенологических показателей весьма значительна, причем в разные годы она неодинакова.

У сеянцев сосны обыкновенной, выращиваемых в оранжерее, величина коэффициента вариации начала роста изменялась от 43,5—55,9 в 1964 г. до 27,5—59,3% в 1965 г. (в зависимости от происхождения семян). У взрослых деревьев ели сибирской (район г. Ревды) коэффициент вариации того же признака в первые 2—3 дня распускания почек достигал значения 27,3% (наблюдения 23 мая 1968 г.). Так же как и у ясеня, уровень изменчивости признака во всех случаях превышал средний ($c > 20\%$). Постепенно уровень изменчивости падает и через 5—10 дней не превышает величины 10—15%. Так, у деревьев сосны обыкновенной уровень варьирования при формировании мужских генеративных органов 30.V 1966 г. достигал 20,6—21,9% в зависимости от участка, а 8—10.VI 1966 г.—9,4—9,7% (Мамаев, 1969).

Большая вариабильность проявляется и для других показателей, характеризующих сезонную изменчивость, например, для ритмики роста. Так у молодых сосен 20-летнего возраста колебания суточного прироста из-за неравномерности сезонного развития очень значительны, особенно на начальных и заключительных периодах роста (рис. 19).

Период роста сосны можно разделить в связи с этим на три части.

I. Начальный этап (обычно приходится на вторую половину мая). Коэффициент вариации имеет большую величину (35—56%), что означает сильную изменчивость прироста у отдельных деревьев.

II. Этап основного роста (июнь). Величина коэффициента вариации снижается до 15—30%, прирост у разных особей по относительным показателям варьирует слабо.

III. Этап завершения роста (первая декада июля). Коэф-

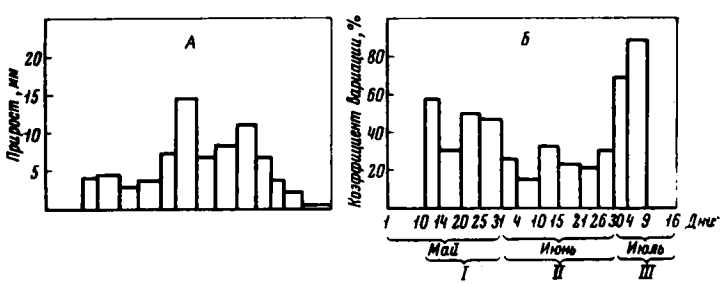


Рис. 19. Среднесуточный прирост по высоте (*А*) и величина коэффициента вариации прироста (*Б*) у деревьев сосны I класса возраста в различные периоды роста

I, II, III — этапы роста побега. Лесная опытная дача ТСХА, 1955 г.

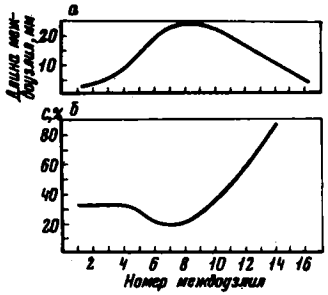


Рис. 20. Кривые распределения длины междоузлий (*а*) и величины коэффициента вариации (*б*) у одногодичных побегов боярышника сибирского. Еткульский р-н Челябинской обл., 1965 г.

фициент вариации резко увеличивается (до 65—84%), что отражает значительную неравномерность роста различных деревьев в указанный период.

Таким образом, индивидуальная изменчивость по энергии прироста проявляется неодинаково в зависимости от этапов роста.

Снижение абсолютной величины коэффициента вариации в июне свидетельствует, с одной стороны, о том, что в данный период погодные факторы оказывают решающее влияние на ростовые процессы, а с другой стороны о том, что в этот момент жизни растения в максимальной степени выражаются его наследственные особенности, реализованные и фиксированные в так называемой «биологической кривой» прироста.

Наблюдается закономерная связь величины прироста с величиной коэффициента вариации: чем выше энергия прироста, тем меньше значение коэффициента, слабее изменчивость признака, и наоборот. Связь весьма тесная и оценивается коэффициентом корреляции $r = 0{,}622$, поэтому в годы с менее благоприятными погодными условиями следует ожидать усиления дифференциации деревьев по их приросту.

Обратная зависимость между величиной прироста и коэффициента вариации подтвердились и на примере изучения роста побегов боярышника сибирского (рис. 20). Первые междоузлия его побегов всегда имеют небольшую длину и им соответствует высокий коэффициент вариации (29—38%). Затем длина междоузлий увеличивается и значение коэффициента падает (до 20—27%). В конце вегетации размеры междоузлий снова снижаются и варьирование увеличивается ($C = 37 \div 89\%$). Однако в этом случае корреляция несколько усложняется и проявляется менее четко, чем у сосны (Мамаев, Яценко, 1968).

Некоторое сходство с типом варьирования прироста показывает и характер изменения содержания хлорофилла в хвое сосны (показано значение коэффициента вариации):

Содержание	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Январь
Хлорофиллов *а*+*в* .	20,0	13,8	13,8	11,5	17,0
Хлорофилла *а* . . .	19,2	13,3	13,4	9,3	19,5
Хлорофилла *в* . . .	23,4	16,2	16,3	19,3	23,9

Максимальное значение коэффициента вариации наблюдается в начале вегетации, когда только что закончилось формирование хвои (июль). Вероятно, еще выше был уровень варьирования в период начала формирования хвои (в июне). В августе — октябре происходит снижение амплитуды изменчивости, а в зимний период она снова повышается.

Проблемы возрастной и сезонной изменчивости древесных растений очень обширны и требуют специального обсуждения. В свое время мы посвятили некоторым аспектам возрастной изменчивости специальную работу (Мамаев, 1956а), в которой было показано изменение ряда анатомо-морфологических признаков сосны обыкновенной по мере прохождения деревьями возрастных этапов. В частности, были описаны основные особенности индивидуумов, относящихся к различным типам развития. Не останавливаясь на результатах этой работы, отметим некоторые выводы, касающиеся общих вопросов хронографической изменчивости древесных растений.

1. Хронографическая изменчивость охватывает, по-видимому, все функциональные, структурные и химические признаки организмов. Материалов, которые раскрывали бы картину возрастных и сезонных изменений, однако пока еще недостаточно для правильного представления о данной форме изменчивости.

2. При изучении и оценке возрастной изменчивости популяции необходимо учитывать, кроме существования различных возрастных групп, также и дифференциацию одновозрастных деревьев по типам развития. Принадлежность к тому или иному типу развития может определяться и генетическими особенностями индивидуума и (чаще) условиями его существования в древостое, историей его развития.

3. В древостое всегда наблюдается сезонная (фенологическая) изменчивость особей. Она определяется условиями среды и генетическими причинами. Ее амплитуда весьма велика и обычно превышает средний уровень ($C > 20\%$).

4. Для хронографической изменчивости присуще свойство дифференцирования амплитуды варьирования признака по различным этапам развития. Для процессов, ход которых может быть выражен одновершинной кривой (рост побегов), амплитуда варьирования имеет наибольшую величину на ранних и заключительных этапах развития.

Глава VII

Экологическая изменчивость

Экологические факторы оказывают мощное воздействие на все признаки и свойства растения. Изменчивость внешнего облика растений одной «породы» хорошо представляли еще натуралисты древности. Феофраст (см. Сочинения, 1951, кн. I, II, III, V) указывал, например, на различную прочность древесины сосны на южных и северных склонах гор. Лукреций (1945) отметил, что образование вариаций — непременное свойство таких культур, как хлебные злаки. В Японии способность растений к сильному изменению формы и размеров с незапамятных времен использовалась для выращивания карликовых садов. Позднее Линней в своей классификации дал специальный внутривидовой таксон — разновидность, под которым он понимал модификации, возникшие под влиянием внешней среды (Linnaeus, 1775). Существование экологической изменчивости, обусловливающей появление различного рода уклонений от нормы, признавали Адансон (Adanson, 1763, цит. по Комарову, 1940), Август Пирам и Альфонс Декандоль (De Candolle, 1819; De Candolle, 1824—1868, и др.). Нельзя не упомянуть здесь и о выдающихся трудах Ламарка, Гумбольдта и Дарвина, уделявших особое внимание изучению формообразующего воздействия внешней среды.

Во второй половине XIX столетия исследование экологической изменчивости растений приобрело широкий размах. В этот период работали Кернер и Боннье, Фехтинг и Варминг, Сакс и Шимпер, Клебс и Гёбель, Мичурин и Тимирязев и многие другие выдающиеся ботаники. Они показали, что самые разнообразные анатомо-морфологические и физиолого-биохимические признаки вида сильно варьируют в зависимости от притока тепла и света, влажности воздуха и почвы, физико-химических свойств почвы и других факторов.

Еще более глубокие и разносторонние исследования проведены в XX в. Благодаря им были раскрыты особенности проявления экологической изменчивости различных признаков и свойств растений и внесена ясность в характер наследования изменений, приобретенных под воздействием внешней среды.

Однако до сих пор целый ряд проблем экологической изменчивости еще не решен. Особенно заметно это проявляется

в отношении столь важной группы растительного мира, как древесные растения. Фактический материал и теоретические представления в области экологии древесных пород в ряде случаев весьма противоречивы. Довольно часто исследователи переоценивают или, наоборот, недооценивают формообразующую роль тех или иных экологических факторов. Поэтому важнейшей задачей в экологии древесных пород является установление степени воздействия интенсивности и качества света, атмосферных осадков, увлажнения и плодородия почвы, температуры воздуха или почвы, биотических влияний и других факторов на анатомо-морфологическое строение органов дерева и на его физиолого-биохимические свойства.

Как справедливо отметил А. П. Шенников (1950), экологические факторы действуют всегда в более или менее сложном комплексе и неразрывно связаны с географическим расположением местности. В связи с этим экологическая изменчивость тесно переплетается с географической. Последняя также представляет собой итог действия экологических факторов, дифференцированных в пространстве. Однако географическая изменчивость организмов имеет очень важную характерную черту, отличающую ее от экологической формы. Географическое формообразование по самой сути является пространственно определенным феноменом. Его обязательной предпосылкой служит та или иная степень пространственной обособленности отдельных частей вида, что обеспечивает их генетическую изоляцию и способствует усилению формообразовательных процессов.

Под экологической изменчивостью следует понимать итог изменения признаков вида, происходящего под влиянием мозаично распределяющихся в пространстве экологических факторов, не имеющих хорологического градиента. К таковым, например, относятся флюктуации в освещенности, тепловом режиме и влажности воздуха микроучастков под пологом леса или на открытом месте, варьирование влажности, химического состава и физических свойств почвы в связи с дифференциацией микро- и мезорельефа, различия в скорости ветра в насаждении и на опушке, неодинаковое содержание углекислоты на разных уровнях древесного и кустарникового ярусов в лесу и т. д. и т. п. Большое значение имеет и флюктуирование биотических воздействий, которые также включаются в категорию экологических факторов (Поплавская, 1948, и др.).

Мозаичность распределения в пространстве указанных экологических факторов не может не оказывать сильнейшего воздействия на процессы генетического формообразования у растений, вызывая, по-видимому, снижение его темпов у перекрестноопыляющихся видов, к которым относится большинство древесных пород северной части Евразии. Причина такого влияния кроется в непрерывной панмиксии внутри популяции, в постоянном перемешивании ее генетического материала, что и препят-

ствует отбору зафиксировать то или иное возникающее в пределах данной части вида генетическое образование.

Однако следует отметить, что данное заключение в основном базируется на логических построениях, фактического материала в подтверждение этой точки зрения пока недостаточно. Многие исследователи, наоборот, считают установленным фактом образование мелких наследственных экологических форм при наличии незначительных пространств, по существу, не обеспечивающих определенной генетической изоляции элементов вида. Можно сослаться, например, на сторонников гипотезы возникновения так называемых «типологических форм» у лесных деревьев. Представители этого направления иногда переоценивают формообразующую роль экологических факторов.

Для доказательства генетической или, наоборот, модификационной сущности экологических форм необходимо иметь материалы о степени их отличия друг от друга и от основной массы популяции. Наиболее достоверные сведения может дать непосредственное изучение потомства этих форм в условиях культуры. Данный метод чрезвычайно сложен в связи с тем, что он требует продолжительного времени.

О влиянии экологических факторов на формообразование можно судить и путем непосредственной оценки фенотипической изменчивости особей вида в различных условиях среды. Из представителей семейства Pinaceae в этом отношении, пожалуй, лучше других подходит сосна обыкновенная. Эта порода произрастает и на богатых дренированных почвах различного механического состава, и на бедных сухих песках, и на слабо сформировавшемся элювии горных пород (иногда почти на скалах, рис. 21), и на переувлажненных сфагновых торфяниках. Исследователи данного вида достаточно хорошо показали высокую степень изменчивости абсолютных размеров (обычно это высота и диаметр ствола) растений в зависимости от того или иного сочетания климатических и эдафических факторов. Достаточно лишь упомянуть работы Г. Ф. Морозова (1912, 1922 и др.), А. П. Тольского (1913, 1932), В. Н. Сукачева (1905, 1938а, б и др.), А. А. Молчанова (1953, 1960), Л. Ф. Правдина (1958, 1964), А. П. Шиманюка (1962), Г. В. Крылова (1961), П. Шотта (Schott, 1904), Э. Мюнха (Münch, 1924, 1925), К. Рубнера (Rubner, 1955, 1959), А. Скамони (Scamoni, 1954) и многих других авторов.

Однако в этих работах не дается конкретных показателей, характеризующих общий уровень изменчивости популяций на ограниченной территории с помощью коэффициента вариации, что позволило бы сравнить амплитуду экологической изменчивости с амплитудой других форм и, таким образом, глубже понять их сходство и различие. Нет во многих из указанных исследований и параллельных сведений об изменчивости генеративных органов сосны, их авторы чаще касаются лишь таксационных

показателей. Такие данные, однако, имеются в ряде других работ, из которых следует, что крайние пессимальные условия существования влекут снижение интенсивности плодоношения и размеров генеративных органов. Подобная картина наблюдается у сосняков на болотах или на очень бедных и сухих почвах. Что же касается условий существования, не являющихся крайним пределом жизни сосны, то имеются довольно противоречивые сведения об их роли для формирования органов дерева. Так, в Бузулукском лесхозе, по данным А. П. Тольского (1950) и Е. Д. Годнева (1953), в низкопродуктивном сухом сосновом бору вес семян был на 20—25% ниже, чем в более влажных типах леса. В Негорельском лесхозе (БАССР) вес семян и шишек оказался наиболее высоким в самом низкопродуктивном типе леса — сосняке вересковом (Смолянко, 1967). То же самое наблюдалось и в отношении урожайности деревьев. А. А. Шахов (1952) заметил увеличение веса семян при усилении сухости почвы, а А. В. Кушников и А. Д. Гаврилов (1958) показали, что болотная сосна дает семена такого же веса, как и сосна высших классов бонитета. А. И. Ильин (1953) установил приуроченность самых легких семян к наиболее высокопродуктивным типам леса (сосняк липовый), тогда как многие другие авторы указывают на образование в лучших условиях местопроизрастания более тяжелых семян.

Число этих примеров можно было бы увеличить. Они свидетельствуют о том, что вопрос о влиянии экологических (в данном случае эдафических) факторов на процессы формирования генеративных органов нуждается в дальнейшей разработке. В отношении же воздействия этих факторов на другие органы дерева, в частности листья, сведений еще меньше. Считается, что размеры листа сильно снижаются по мере ухудшения условий существования вида. Однако степень этого снижения не так велика, как обычно полагают. Так, А. К. Махнев для Полевского лесхоза Свердловской обл. показал, что уменьшение размеров листьев березы пушистой при снижении класса бонитета от II до IV, когда средняя высота дерева падает на 25—30%, выражается величиной, не превышающей 10%. Резкое ухудшение почвенного плодородия слабо сказывается на размере листьев.

Рассмотрим некоторые примеры оценки экологической изменчивости сосны на специальных опытных площадях. Первая из них была заложена в Чайковском лесхозе Пермской обл. (кв. 32 Голевского лесничества), на песчаной всхолмленной террасе р. Камы. Она разделена на восемь участков, различающихся по совокупности почвенно-грунтовых факторов, определявшихся условиями рельефа. На них были срублены все деревья, за исключением отставших в росте особей IV—V классов Крафта. Насаждение было одновозрастным. Как видно из рисунка (рис. 22), высота деревьев довольно четко отражает

Рис. 21. Сосна на выходах гранита. Джабык-Карагайский бор. Челябинская обл.

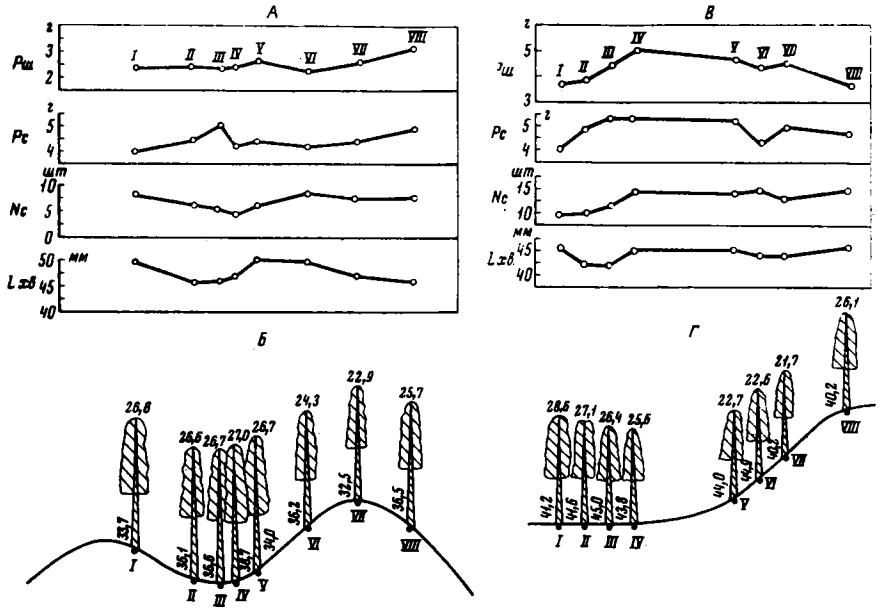


Рис. 22. Морфологические особенности деревьев сосны обыкновенной в зависимости от условий местопроизрастания.

А, Б — терраса р. Камы (Чайковский р-н); *В, Г* — горный склон (Белорецкий р-н БАССР) *Б* и *Г* — схемы расположения участков (I—VIII), на которых отмечена средняя высота деревьев (цифра у кроны) и средний диаметр (цифра у ствола); $P_ш$ — средний вес шишек; P_c — средний вес семян; N_c — среднее количество полнозернистых семян в шишке; L — средняя длина хвои на ростовых побегах у деревьев, произрастающих в разных частях дюны или склона

условия произрастания, складывающиеся на том или ином участке. Наилучший рост наблюдается в понижении между всхолмлениями и на пологом склоне низкой дюны. Гораздо хуже условия на склонах высокой дюны, превышающей котловину на 8—12 *м*, и еще хуже на вершине высокой дюны. При сопоставлении среднего веса шишек и семян с градиентом высоты дерева какой-либо синхронности в изменении этих признаков не наблюдается. Размеры генеративных органов варьируют независимо от условий местопроизрастания той или иной группы деревьев. Они могут быть более высокими в худших условиях и снижаться в более благоприятных. В общем же вес шишек и семян колеблется очень сильно, но в зависимости от индивидуальных особенностей деревьев.

Среднее количество полнозернистых семян в одной шишке также обнаруживает значительную вариабильность. Логический вывод, сделанный многими исследователями, о том, что в лучших почвенно-грунтовых условиях шишка содержит больше семян, на данной пробной площади не подтверждается. Наоборот,

в междюнном понижении семян образуется даже меньше, чем на песчаном всхолмлении. Не обнаружено также какой-либо зависимости окраски семян и крылаток от экологических факторов. Вторая пробная площадь заложена в квартале 85 Белорецкого лесхоза Башкирской АССР (см. рис. 22). Она расположена на горном хребте, в сильно пересеченной местности. Отдельные ее участки занимают разные части склона неодинаковой крутизны. Средняя высота дерева (угнетенные экземпляры здесь также не учтены) довольно четко фиксирует изменение условий местообитания. Наилучшей производительностью характеризуются участки, размещающиеся в нижней части склона, наихудшей — в средней. Однако здесь, как и на опытной площади в Пермской обл., мы не нашли изменения веса шишек и семян, среднего содержания семян в шишке и длины хвои, которые были бы синхронны трансформации экологических факторов. Нет различий и в отношении окраски шишек, семян и крылаток. Все рассмотренные признаки варьируют неопределенно и отражают действие разнообразных причин и обстоятельств, перекрывающих влияние экологических факторов. Так же неопределенно колеблется и значение некоторых других признаков. На рассматриваемой пробной площади длина грубой темной коры (в % от высоты ствола) составляла: в нижней части склона 31,6 ± 1,91; в средней 31,3 ± 1,01, верхней 29,0 ± 1,66. Протяженность грубой коры на стволе сосны, по-видимому, вообще не связана каким-либо образом с условиями местопроизрастания.

Сомнений в том, что экологические факторы (в нашем случае, прежде всего, богатство и режим влажности почвы) играют важную роль в формировании генеративных органов и хвои, быть не может. Но нельзя и преувеличивать их значение. На величину шишек, семян, хвои и другие признаки дерева влияет масса иных, зачастую трудно учитываемых факторов.

Большую роль, по-видимому, играют причины генетического характера, связанные с существованием индивидуумов, обладающих свойством образовывать шишки или семена (а также в ряде случаев и хвою) определенной величины. Это свойство особи довольно стабильно в разных условиях существования. Приведем пример. В Ивдельском районе в насаждениях сосны VI—VII классов возраста нами были заложены два опытных участка, находящихся друг от друга на расстоянии 20—25 *км*. Первый располагается на хорошо дренированных плодородных почвах слабо всхолмленного плато правобережной части р. Ивдель. Второй занимает пониженную заболоченную котловину левобережья р. Лозьвы. Соответственно их продуктивность оценивается II/III и V/Va классами бонитета. При столь заметных различиях в продуктивности многие изученные морфологические признаки, за исключением размера ствола и кроны, практически оказываются мало связанными с условиями место-

Таблица 59

Характеристика морфологических особенностей деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в различных условиях местообитания (Ивдельский лесхоз Свердловской обл.).

Приведены средние величины

Показатель	Суходольный участок	заболоченный участок
Ствол		
высота ($H_д$), *м*	26,3±0,25	13,5±0,12
диаметр, *см*	43,4±0,74	20,5±0,34
Протяженность грубой коры, % от $H_д$	26,8±0,72	24,2±0,71
Протяженность кроны, % от $H_д$	41,6±0,90	31,0±0,73
Диаметр кроны, *м*	5,5±0,21	3,3±0,14
Длина хвои, *мм*	42,3±0,60	50,2±0,76
Шишки		
вес, *г*	2,87±0,06	3,21±0,10
длина, *мм*	34,5±0,30	34,7±0,50
Величина апофиза, балл	2,5±0,11	3,1±0,18
Содержание полнозернистых семян, шт.	7,6±0,35	7,1±0,48
Окраска шишек	Все оттенки от песочного до коричневого	
Вес 1000 семян, *г*	4,60±0,08	6,25±0,14
Число деревьев с семенами, %		
черной окраски	44,7	44,2
коричневой окраски	23,3	11,6
пестрой окраски	2,0	5,3
светло-серой „	2,9	2,6
прочей „	27,1	36,3
Число деревьев с крылатками, %		
темной окраски	20,2	26,0
светлой „	14,4	3,9
промежуточной окраски	65,4	70,1

произрастания (табл. 59). Одинаковыми показателями характеризуются относительная протяженность кроны, длина шишек и содержание в них семян. Варьирование окраски шишек и семян находится в одних пределах. Основную массу составляют деревья с черноокрашенными семенами, их количество одинаково на обоих участках. Коричневосеменные особи чаще встречаются на суходольном участке. В распределении деревьев по окраске крылаток семян имеются различия, заключающиеся в том, что на заболоченном участке гораздо реже можно найти деревья со светлыми крылатками. Однако как на суходольном, так и на заболоченном участке встречаются все типы окраски семян и крылаток, и основную часть популяций составляют

одинаковые вариации (с черными семенами и крылатками, имеющими промежуточную окраску). Напомним, что имеются весьма противоречивые данные о зависимости окраски семян от условий местообитания. Так, В. Л. Черепнин (1964) для сосны, произрастающей в Красноярском крае, считает установленным существование тесной связи окраски семян с влажностью условий местопроизрастания. Чем выше влажность участка, тем больше встречается на нем деревьев с черными семенами. В то же время другие исследователи (например, Грибанов, 1959, и др.) такой зависимости не нашли.

В нашем опыте вес шишек, и особенно семян, и длина хвои на заболоченном участке оказались более высоким, чем на суходольном. Таким образом, для данных участков динамика большей части признаков или не показывает связи с экологическим градиентом, или, в ряде случаев, даже свидетельствует о существовании зависимости, противоположной той, о которой говорит большинство исследователей. Как известно, существует мнение, что размеры органов дерева уменьшаются по мере падения продуктивности почвы. В Ивдельском районе на болоте, наоборот, сосна имеет более длинную хвою и более тяжелые шишки и семена, чем на суходольном участке.

Обратимся к другой опытной площади. Она находится вблизи г. Свердловска (ст. Гать Нижне-Тагильской ж. д.). Сосновый бор (тип леса сосняк-брусничник) располагается по соседству с сосняком багульниковым, довольно сильно заболоченным, а в 3—4 *км* от него находится сосняк сфагновый. Возраст этих насаждений примерно одинаков (120—150 лет).

Морфологические особенности деревьев, произрастающих в данных насаждениях, характеризуются следующими показателями (табл. 60). По мере увеличения заболачивания местности

Таблица 60

Среднее значение величины морфологических признаков деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в различных почвенно-грунтовых условиях
(пригородный район г. Свердловска, Уралмашевский лесхоз, ст. Гать)

Участок, тип леса	Ствол		Длина хвои на ростовых побегах, *мм*	Охвоенность ростовых побегов (шт/*см*)					Длина шишки, *мм*	Вес шишки, *г*
	высота, *м*	диаметр, *см*		1*	2	3	4	5		
Сосняк										
брусничниковый	26,0	32	44,6	11,4	10,4	9,9	6,9	3,5	34,8	3,36
багульниковый	12,5	13	33,4	18,1	14,4	7,7	Нет	Нет	29,9	2,38
сфагновый . .	2,8	5	25,3	15,6	10,4	4,2	2,3	»	27,1	1,52

* Указан возраст хвои (годы).

резко снижается общая высота древостоя (в 2—10 раз). Очень сильно (в 3—6 раз) уменьшается средний диаметр. Заметно падает длина и вес шишек и длина хвои. Правда, снижение уже не столь сильное, как у таксационных показателей,— всего на 25—45% для хвои, 15—30% для размера и 30—55% для веса шишки. Однако снижение всех абсолютных величин, характеризующих признаки дерева, здесь проявляется совершенно определенно в противоположность предыдущему (Ивдельскому) участку. При этом, чем сильнее степень заболачивания, тем заметнее снижение. Исключение составляет густота охвоенности побегов (т. е. число хвоинок на 1 *см* длины побега) — в первые годы она даже несколько выше у деревьев, произрастающих в худших условиях существования (за счет резкого уменьшения длины годичного побега при менее сильном сокращении количества брахибластов на нем). Но продолжительность жизни хвои у деревьев с заболоченных участков заметно короче. В этих условиях она держится на побеге лишь около 3 лет, тогда как в лучшей обстановке период сохранения хвои на побеге увеличивается до 4—5 лет.

Таким образом, ухудшение условий местопроизрастания, происходящее при заболачивании почвы, вызывая резкое уменьшение прироста деревьев сосны и, следовательно, уменьшение их диаметра и высоты, может по-разному отражаться на величине других органов — хвои, шишек, семян. В некоторых случаях наблюдается снижение их величины, в других такое снижение отсутствует. Это объясняется, по-видимому, особенностями структуры популяций, неодинаковой в разных частях ареала сосны. Оговоримся, что данная закономерность сохраняет свою силу лишь в условиях, когда сосна может относительно нормально произрастать (т. е. еще достигает IV—V классов бонитета). При очень сильном ухудшении почвенно-грунтовых условий (на сфагновых болотах) почти всегда наблюдается резкое уменьшение размеров хвои, шишек и семян.

У ели сибирской при ухудшении почвенно-грунтовых условий в сторону заболачивания также наблюдается уменьшение размеров и снижение срока жизни хвои. Проиллюстрируем это на примере насаждений ели в Комсомольском леспромхозе Ханты-Мансийского национального округа. Здесь были изучены два одновозрастных участка — а) суходольный (бор брусничниковый) и б) заболоченный (бор багульниково-сфагновый), в которых вместе с сосной произрастала ель сибирская. На первом еловый древостой характеризовался IV классом бонитета и имел среднюю высоту 19 *м*, на втором — Vб классом и высотой 6 *м*. Разница средних высот достигала 70%. Длина же хвои различалась незначительно и была на суходольном участке 12,1 *мм*, на заболоченном 10,8 *мм*, что составляет 10—12%. Если на суходольном участке хвоя начинает интенсивно опадать в данном районе на 9—10-й годы жизни, то на заболоченном уча-

стке это происходит на 7—8-м году (рис. 23). Полное опадение в первом случае происходит на 12—13, а во втором — на 10—12-м году. По-видимому, ель обладает по сравнению с сосной способностью к повышенной стабилизации размеров и продолжительности жизни хвои.

Коснемся вопроса об изменении анатомического строения хвои сосны на заболоченных участках. Шатерникова (1929) показала, что хвоя сосны на болоте несколько изменилась. У нее уменьшилось количество устьиц, меньше стало склеренхимных волокон в центральном цилиндре, снизился диаметр смоляных ходов, но увеличилось их число. По данным Смоляка и Майсеенко (1961), на осушенном верховом болоте возрастает размер центрального цилиндра.

Для уточнения представлений об изменении анатомического строения хвои сосны под влиянием экологических факторов мы взяли хвою с 10 деревьев сосны, произраставших на различных по степени заболоченности участках (в районе ст. Гать вблизи г. Свердловска), и сравнили ее с хвоей деревьев, выросших на суходольном участке в бору брусничниковом. Во всех случаях использована однолетняя хвоя с ростовых побегов. В табл. 61 представлены материалы изучения поперечных срезов, сделанных на середине иглы. Сначала сравним средние данные для поперечных размеров иглы и центрального проводящего цилиндра.

Таблица 61

Абсолютные и относительные размеры хвои и центрального проводящего цилиндра на поперечном срезе иглы

(ст. Гать)

Участок (тип леса)	Длина хвои, *мк* (*L*)	Ширина иглы, *мк* (*A*)	Высота (толщина) иглы, *мк*, (*B*)	Центральный цилиндр		Индексы				
				ширина *мк* (*A*)	высота *мк* (*B*)	*B*/*A*	*a*/*A*	*в*/*B*	*A*/*L*	*B*/*L*
Сосняк										
брусничниковый	47	1280	620	768	306	0,50	0,60	0,49	0,028	0,013
багульниковый	30	1350	659	885	332	0,49	0,63	0,50	0,045	0,022
сфагновый	30	1495	722	884	372	0,48	0,59	0,52	0,049	0,024

Как видно, в заболоченных типах леса хвоя на поперечном срезе имеет гораздо большую ширину и толщину. Это является следствием свободного произрастания деревьев на болотах — их хвоя формируется по световому типу. При расчете относительных показателей оказалось, что особых изменений формы

хвои не наблюдается в отношении индекса B/A, т. е. на поперечном срезе форма хвои довольна стабильна. Однако величина индексов A/L и B/L при заболачивании почвы сильно возрастает в связи с уменьшением длины хвои. Относительная величина центрального цилиндра на заболоченных и суходольном участках примерно одинакова, хотя по абсолютной величине и наблюдается явное превосходство у болотных образцов.

Теперь обратимся к данным о размерах и количестве анатомических элементов на поперечном срезе иглы (табл. 62). При их оценке можно сделать следующие выводы:

а) размеры клеток покровных тканей в неблагоприятных условиях заболачивания несколько возрастают;

б) размеры клеток эндодермы мало изменяются, но их общее количество увеличивается;

в) размеры и форма клеток хлорофиллоносной ассимиляционной паренхимы почти не изменяются. Не меняется и число ее слоев — оно равно обычно двум на плоской и трем — на выпуклой стороне иглы независимо от условий местообитания. Не наблюдается каких-либо различий и в складчатости стенок у клеток внутреннего слоя паренхимы;

г) количество устьиц и смоляных ходов немного снижается на заболоченных участках, а диаметр смоляных ходов несколько увеличивается;

д) заметные изменения претерпевает в своем строении центральный цилиндр — уменьшается количество трахеидных клеток в трансфузионной паранхиме; проводящие пучки как бы раздвигаются в стороны, а количество находящихся в них ксилемных клеток падает. Несколько увеличивается число склеренхимных клеток и размер проводящего пучка, что объясняется, по-видимому, увеличением общей ширины иглы.

Таким образом, изменения, происходящие в анатомическом строении хвои сосны при переходе от сухого местообитания к сильно заболоченному, сводятся к усилению механической прочности иглы (об этом свидетельствует увеличение размеров клеток эпидермиса и гиподермы) и ослаблению развития водопроводящих элементов (уменьшение числа ксилемных и трахеидных клеток). Экологические факторы оказывают сильное воздействие на процессы образования генеративных органов у древесных растений. Это было

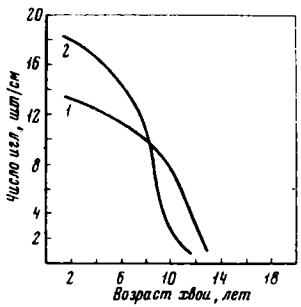


Рис. 23. Изменение охвоенности ели сибирской по годам на суходольном (*1*) и заболоченном (*2*) участках (Ханты-Мансийский национальный округ)

Таблица 62

Анатомическое строение хвои сосны обыкновенной в различных условиях местообитания
(средние данные для поперечного среза)

Признак	Сосняк брусничниковый	Сосняк багульниковый	Сосняк сфагновый
Толщина кутикулы, *мк*	6,4	5,4	5,8
Покровные ткани			
Клетки эпидермиса, *мк*			
длина	13,8	19,0	17,2
толщина	13,0	15,4	17,7
Клетки гиподермы, *мк*			
длина	14,6	17,8	18,2
толщина	7,4	8,5	8,0
Клетки эндодермы, *мк*			
длина	36,6	39,0	38,4
толщина	19,6	22,7	24,0
число на срезе, шт.	45,5	50,6	50,8
Число устьиц на срезе, шт.	15,5	9,4	13,3
Клетки внутреннего слоя складчатой паренхимы			
максимальная длина, *мк*	46,3	48,0	41,0
складчатость, %	14,5	12,6	16,2
Смоляные ходы			
общее число, шт.	9,8	8,2	8,5
диаметр хода, *мк*			
углового	113,8	123,6	142,0
срединного	91,4	88,7	114,2
Центральный проводящий цилиндр			
число ксилемных клеток, шт.	82,5	41,0	62,3
то же склеренхимных клеток, шт.	73,5	75,2	121,8
„ трахеидных клеток, шт.	152,2	97,6	121,8
„ крахмалоносных клеток, шт.	36,1	30,4	50,5
размер проводящего пучка, *мк*	101,1	116,5	118,5
расстояние между пучками, *мк*	234,7	271,8	278,5

Таблица 63

Сроки вылета зрелой пыльцы и их зависимость от некоторых экологических факторов в весенний период

Год	Срок вылета пыльцы	Число дней до вылета пыльцы со средней температурой			Сумма температур дней со средней температурой			Сумма положительных температур почвы на глубине 20 *см*	Осадки за теплый период, *мм*
		выше 0°	выше 5°	выше 10°	выше 0°	выше 5°	выше 10°		
1960	8—12. VI	60*	45	11	453,4	401,5	130,1	256,0	88,4
1961	30. V—2. VI	58	33	18	430,7	374,9	264,2	283,0	60,6
1963	2. VI—4. VI	55	40	18	460,4	421,8	249,3	299,7	55,0
1965	1—3. VI	54	35	19	453,0	401,6	297,9	286,5	109,6
1967	12—15. V	40	34	17	382,4	361,4	245,1	217,7	13,2
Среднее	29—31. V	54	38	17	436,0	392,4	237,3	286,6	65,4

* Суммированы дни после наступления устойчивой погоды с положительной среднесуточной температурой.

прослежено нами на примере весеннего развития микростробилов сосны обыкновенной.

Пыление сосны на Среднем Урале обычно происходит в последние числа мая—начале июня, хотя колебания могут быть довольно большими (табл. 63). Время вылета пыльцы в очень сильной степени зависит от условий погоды, складывающихся в период после таяния снега и установления среднесуточной положительной температуры. Т. П. Некрасова (1960) указывает, что раннее зацветание сосны в Западной Сибири бывает в годы с теплым и сухим маем, позднее — в годы с холодным и влажным маем. Роль тепла при этом больше роли влаги. По Некрасовой, для зацветания сосны необходимо от 348 до 386° тепла, охарактеризованного суммой эффективных температур (температур выше 5°). Для уральской сосны, по нашим наблюдениям, требуется несколько больше тепла — 361—421°.

Количество выпавших осадков не играет особой роли в процессе подготовки сосны к цветению, поскольку ее запасы, имеющиеся в почве после таяния снега и в стволе дерева, достаточны для транспирации и биохимических превращений. Общая сумма тепла (выше 0°), необходимая для образования пыльцы, достигает 382—460°. В разные годы требуемое количество тепла неодинаково, что объясняется многими причинами — чередованием теплых и холодных периодов, соотношением максимальных значений температуры и т. д. В итоге от момента установления устойчивой положительной среднесуточной температуры до пыления сосны проходит от 40 до 60 дней. Для образования пыльцы нужно от 33 до 45 дней со средней температурой выше 5° Большая корреляция наблюдается между сроком вылета пыльцы и количеством дней со средней темпера-

турой выше 10°. Обычно, прежде чем начнет высыпаться пыльца, проходит 17—19 таких дней. Исключение представлял лишь 1966 г. с чрезвычайно затянувшейся холодной весной. В этот период сосна очень долго не зацветала, до периода вылета пыльцы прошло 60 дней с положительной температурой и только 11 — с температурой выше 10°. В годы с теплой весной развитие происходит гораздо быстрее. Так было в 1967 г., когда наблюдалось много теплых дней ($\Sigma t_{ср.} > 5°$).

В связи с тем, что определенный режим погоды на Урале в весенний период охватывает большие пространства, в один год цветение сосны наблюдается сразу на значительной территории. В 1963 г. вылет пыльцы сосны происходил: около Свердловска — 2—4.VI, у Перми — 27—30.V, в Березниках (север Пермской обл.) — 27—30.V, в Припышминских лесах (Талицкий район Свердловской обл.) — 1—3.VI. Разница в динамике развития относительно невелика, если учесть протяженность территории (более 600 *км* с северо-запада на юго-восток). В 1967 г. одна и та же стадия микроспорогенеза (мейоз) наблюдалась 30—31 апреля вблизи Свердловска и на Южном Урале (Джабык-Карагайский бор около Магнитогорска).

В одном и том же году этапы микроспорогенеза у сосны могут проходить, однако, неравномерно в зависимости от характера экологических факторов, воздействующих на растение. Для более детального изучения этого явления мы подразделили весь период развития микроспор от мейоза до формирования зрелых пыльцевых зерен на восемь условных стадий (этапов), выделенных по анатомо-морфологической картине гаметогенеза:

1) образование диад. Размер их 25—30 *мк*; 2) образование тетрад. Размер 35—40 *мк*; 3) начало распадения тетрад; 4) образование свободных пыльцевых зерен со слабо заметными зачатками воздушных мешков. Длина зерен 20—30 *мк*; 5) растущие пыльцевые зерна длиной 35—55 *мк*, угловатой формы, с воздушными мешками. Ядро слабо выражено; 6) пыльцевые зерна еще не достигли нормальной величины (длина 55—60 *мк*). В них хорошо сформировано ядро; 7) пыльцевые зерна достигли нормальной величины (65—75 *мк*). Ядро начало делиться, образуются проталлиальные клетки, которые затем резорбируются; 8) деление ядра в пыльцевом зерне закончилось, образовалась антеридиальная клетка.

Фиксация этих стадий проводилась у 30 сосен, произрастающих в сухом бору на Уктусских горах вблизи Свердловска, и у 18 деревьев, произрастающих около ст. Северка (также поблизости от Свердловска) в сосняке черничнике. Наблюдения велись 2 раза на обоих участках, в период с 30 мая по 10 июня 1960 г.

Они показали большую разновременность в прохождении стадии микроспорогенеза на разных участках (табл. 64).

На Уктусских горах наблюдается опережение в развитии муж-

Таблица 64

Стадии микроспорогенеза у деревьев сосны из разных условий местопроизрастания. Весна 1960 г.

Участок	Группа деревьев	Число деревьев	30* мая – 1 июня**		8* – 10 июня**	
			лимиты	среднее значение	лимиты	среднее значение
Уктусские горы	*а*	5	2—4	3,0	6—7	6,2
	б	6	4—5	4,7	6—8	7,5
	в	9	5—6	5,2	7—8	7,8
	г	10	3—6	4,3	6—8	7,2
	Среднее	30	2—6	4,4	6—8	7,2
Ст. Северка	*а*	7	2—4	3,1	5—8	6,1
	б	4	2—5	3,5	6—8	7,2
	в	7	1—4	2,3	5—7	6,1
	Среднее	18	1—5	2,9	5—8	6,5

* Уктусские горы.
* Ст. Северка.

ского гаметофита. Здесь все стадии проходят на 3—5 дней раньше, чем в лесу у ст. Северки. По-видимому, влияет опушечное положение деревьев первого участка, а также сухость почвы, которая к тому же раньше освободилась из-под снегового покрова. В результате, если 30 мая на Уктусских горах у большинства деревьев уже закончилось распадение тетрад и наблюдаются свободные пыльцевые зерна с ясно заметными воздушными мешками, то на Северке, наряду с образованием свободной пыльцы, у многих деревьев еще только идет формирование тетрад. Позднее эта разница сглаживается, но все еще хорошо заметна.

Имеются различия по быстроте протекания микроспорогенеза и в одном типе леса, в пределах одного и того же участка. На Уктусских горах мы выделили четыре группы деревьев. В группе «а» деревья расположены на узкой просеке и с юга закрыты от солнечных лучей кронами других деревьев. В группах «*б*», «*в*», «*г*» почти все деревья расположены на опушке леса южной и юго-восточной экспозиции. Это определяет относительное отставание хода микроспорогенеза в первой группе. В группе «*г*» имеются два дерева, растущие вдали от опушки, в глубине леса. Они гораздо хуже освещены, чем остальные 8 деревьев. Данное обстоятельство незамедлительно сказывается на прохождении микроспорогенеза: 30 мая при общем фоне 5, реже 4-й стадии в почках этих двух деревьев наблюдается лишь 3-я стадия (начало распадения тетрад). Отставание сохраняется и 8 июня. Аналогичная картина и на участке у ст. Северка.

Однако встречаются и трудно объяснимые случаи значительного расхождения в стадиях микроспорогенеза при однозначной

как будто характеристике экологических факторов. Так, в группе «*в*» участка «Северка» деревья № 2 и 3, расположенные настолько близко, что их ветви переплетаются друг с другом, имели мужские стробилы, резко различающиеся по стадии развития. У дерева № 2 1 июня все тетрады уже распались, тогда как у дерева № 3 только что образовались диады. Оба дерева стоят на середине поляны и хорошо освещены. Такое соотношение (но в менее резкой форме) наблюдалось и во второй срок наблюдения. На Уктусских горах хорошо освещенное дерево № 4 значительно отставало в развитии от своих соседей. Возможно, что нами не учтено воздействие каких-либо экологических факторов. Но вернее всего предположить, что здесь мы имеем дело с индивидуальной изменчивостью по скорости течения микроспорогенеза.

Несмотря на сильные различия в характере протекания процесса формирования мужского гаметофита в разных условиях, экологические факторы относительно слабо влияют на его конечные продукты. В частности, заболачивание почвы мало сказывается на величине клеток и ядер первичного археспория, тапетума и материнских клеток пыльцы (табл. 65). Несколько заметнее различия по величине элементов пыльцевого зерна — последние крупнее у пыльцы, сформировавшейся на суходольном участке. На обоих участках наблюдались небольшие откло-

Таблица 65

Размеры клеток и ядер на различных этапах развития мужских генеративных органов сосны обыкновенной в зависимости от экологических факторов

Показатель	Срок взятия образца	Размеры (минимальный и максимальный), *мк*	
		сосняк разнотравный	сосняк багульниково-долгомошниковый
Первичный археспорий (профаза)			
клетка	6.IX	20,7×27,9	22,5×28,0
ядро	6.IX	16,1×19,1	15,5×18,6
Материнские клетки пыльцы (профаза мейоза)			
клетка	14—16.V	36,8×44,4	34,5×40,5
ядро		20,6×23,5	20,3×22,5
Тапетум			
клетка	6.IX	11,6×34,9	21,8×35,2
ядро	6.IX	8,6×23,5	12,3×16,7
Зрелые пыльцевые зерна			
общая длина тела	1—3.V	69,7	62,7
длина »	1—3.V	47,6	43,4
высота »	1—3.V	40,8	35,7

Таблица 66

Характеристика морфологических особенностей деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в различных условиях местообитания
(Гайнский лесхоз Пермской обл.) Приведены средние величины

Признак	Сосняк черничник (Веслянское лес-во)	Сосняк вересковый (Гайнское лес-во)
Ствол		
высота, *м*	23,0	19,0
диаметр, *см*	30	24
Шишки,		
вес, *г*	3,36	2,02
длина, *мм*	34,1	29,2
Величина апофиза, балл	3,0	3,2
Содержание полнозернистых семян в шишке, шт	13,4	7,0
Вес 1000 семян, *г*	4,50	3,17
Число деревьев с семенами, %:		
черной окраски	83,1	49,0
коричневой	10,7	18,4
светло-серой	1,5	3,1
прочей	4,7	29,5
Число деревьев с крылатками, %:		
темной окраски	29,7	34,3
светлой »	12,3	3,0
промежуточной »	58,0	62,7

нения от нормального хода мейоза, в частности отставание в движении бивалентов к экваториальной пластинке, разброс нескольких бивалентов, образование мостиков и выбрасывание бивалента за пределы действия ахроматинового веретена. Иногда встречалось образование кольцеобразной хромосомы. Количество клеток с нарушенным процессом деления достигает 3—5%, почти независимо от того, на каком участке произрастали опытные деревья. В большинстве случаев из этих клеток в дальнейшем образуются нормальные тетрады и пыльцевые зерна. Однако при образовании хромосомного кольца и мостиков нередко происходит возникновение дефектной пыльцы, не способной к нормальному оплодотворению. Число таких более серьезных нарушений процесса мейоза невелико (от 5 до 20% от общего количества отклонений от нормы), причем на заболоченном участке оно обычно выше, чем на суходольном (до 20 против 5—10%). Но несмотря на некоторое увеличение числа отклонений от нормы в условиях заболачивания, сосна продолжает сохранять высокую способность к эффективному образованию полноценной пыльцы. Процесс протекания микроспорогенеза у данного вида достаточно надежно заблокирован от всякого рода неблагоприятных воздействий. Чтобы нарушить его нормальный ход, необходимо более сильное влияние.

На примере опытных участков, заложенных в Пермской обл. и Башкирской АССР, было показано относительно слабое воздействие иссушения почвы на многие морфологические признаки деревьев. На вершинах дюнных всхолмлений и на верхних частях склонов, где наблюдается недостаток почвенной влаги и падение общих размеров ствола дерева, остальные признаки изменяются мало.

На рассмотренных участках мы имели дело с мозаичным расположением участков с различной степенью увлажнения и плодородия почвы, где между всеми или большинством деревьев осуществляется панмиксия. Рассмотрим другой пример, когда крупные участки с различным увлажнением почвы располагаются в относительно удаленных друг от друга районах. В Гайнском лесхозе Пермской обл. были заложены две пробные площади, каждая из которых типична для довольно значительной территории, занимающей несколько квадратных километров. Первая площадь расположена в Гайнском лесничестве (кв. 71) в борах-верещатниках (IV класс бонитета, VII класс возраста) на прирусловых песках Камы. Вторая — в Веслянском лесничестве (кв. 85) — представляет участок боров-черничников (II класс бонитета, VII класс возраста), размещающихся на отрогах Северных Увалов. Расстояние между опытными участками достигает примерно 90 *км*. Особи, слагающие древостой этих площадей, заметно отличаются друг от друга (табл. 66).

В сосняке черничнике размеры шишек и семян гораздо больше, чем в сухом вересковом бору. Для веса шишек это различие составляет, например, 168%, для веса семян — 142%. Наблюдаются различия и в отношении окраски семян и крылаток. В сосняке черничнике Веслянского лесничества абсолютно преобладают черносеменные деревья (83,1%), тогда как в вересковом сосняке Гайнского лесничества их доля достигает лишь 49%. Выше на первом участке и процент деревьев, имеющих светлую окраску крылаток семян.

Следовательно, для данного района как будто бы более рельефно проявляется влияние экологических факторов на формирование признаков шишек и семян. Возникает противоречие между высказанным нами выше предположением об относительной независимости генеративных признаков от факторов внешней среды и материалами исследований, полученными в Гайнском районе. Это противоречие достаточно легко разрешается, если иметь в виду существование некоторого пространства (90 *км*), разделяющего два лесных массива. По-видимому, это случай, когда, кроме экологического влияния, имеет место также действие хорологического фактора и проявляется, хотя и в слабой степени, географическая изменчивость. Расстояние, разделяющее два массива, не столь велико. Однако, как уже отмечалось, они расположены в различных орфографических условиях.

Один массив занимает бедные прикамские пески, протянувшиеся вдоль русла Камы на сотни километров, а второй расположен на возвышенном (абсолютная высота более 200 *м* над ур. моря) плато Северных Увалов. Этого оказалось достаточно для формирования некоторых генотипических различий между указанными древостоями.

Таким образом, экологическая изменчивость у хвойных пород может проявиться более сильно и отражаться на генотипической структуре популяции в том случае, если ей сопутствует одновременно действие географических факторов, создающих определенную степень изоляции лесных массивов. Интересно определить амплитуду экологической изменчивости признаков. Для этой цели наиболее удобно использовать расчет амплитуды изменчивости по величине коэффициента вариации. Для расчета последнего необходим большой и специально подобранный статистический материал по характеристике изучаемых признаков. Наиболее репрезентативный материал такого рода можно получить при оценке данных учета лесного фонда, в которых приводится распределение насаждений разных пород по классам бонитета. Эти данные можно трансформировать при помощи таблиц хода роста для расчета по ним коэффициентов вариации высоты деревьев. Такой метод, конечно, дает приблизительные показатели. Однако последние в определенной степени отражают объективно существующие закономерности в варьировании средних высот деревьев.

Таблица 67

Коэффициент вариации средней высоты деревьев сосны обыкновенной и ели сибирской рассчитанный по лесоустроительным данным, в некоторых лесхозах Пермской обл.

Лесхоз	Сосна обыкновенная		Ель сибирская	
	общая площадь насаждений, *га*	*C*, %	общая площадь насаждений, *га*	*C*, %
Красновишерский	42 696	21,3	835 940	17,8
Юрминский	63 927	19,0	165 792	9,9
Кудымкарский	6 017	17,6	196 693	7,6
Колвинский	43 079	21,6	638 983	13,9
Соликамский	47 246	19,7	387 974	13,0
Косинский	43 581	18,8	67 963	12,3
Гайнский	586 177	15,6	423 156	15,7

Проведенная данным методом оценка амплитуды изменчивости (табл. 67) показывает, что варьирование, обусловленное разнородностью экологических ниш в пределах территории лесхоза, т. е. значительного лесного массива (от 6 до 586 тыс. га),

выражается у сосны обыкновенной в весьма высоком значении коэффициента C, достигающего 17,6—21,6%. Это заметно превышает величину коэффициента вариации для однородного участка ($C = 7 \div 12\%$ — см. главу «Индивидуальная изменчивость»). У сосны очень велика экологическая пластичность, эта порода может произрастать и на сухих песках и на болотах, что и определяет столь высокий уровень экологической изменчивости. Другое дело у ели. Из табл. 87 совершенно отчетливо видно снижение амплитуды изменчивости данного вида, коэффициент $C = 7{,}6—17{,}8\%$, что даже несколько ниже амплитуды изменчивости в пределах однородного насаждения (16—20% для ели обыкновенной, по данным М. Л. Дворецкого, 1964). Ель редко встречается в крайних условиях местообитания — общеизвестна ее большая требовательность к почвенно-гидрологической среде (Сукачев, 1938). Повышенная стенотопность вида и определяет некоторое снижение (по сравнению с сосной) амплитуды изменчивости по таксационным признакам.

Все приведенные примеры свидетельствуют о том, что любые изменения условий местопроизрастания заметно отражаются на приросте деревьев по высоте. В зависимости от экологических факторов варьирует также и скорость прохождения процессов морфогенеза. Исследования многих авторов показывают, кроме того, высокую степень лабильности физиолого-биохимических процессов в меняющихся условиях среды. В то же время строение, форма и размеры важнейших органов (особенно репродуктивных) у видов хвойных, в частности у сосны обыкновенной, по-видимому, характеризуются более высокой стабильностью и относительной устойчивостью к действию различных экологических факторов. Заметные отклонения от нормы в строении и размерах этих органов возможны лишь при резких изменениях в неблагоприятную сторону комплекса эдафических, климатических и других факторов. Наблюдаемые же обычно различия в морфологических признаках отдельных насаждений или индивидуумов довольно часто обусловливаются генотипической структурой того или иного древостоя, хронографической и эндогенной изменчивостью и другими причинами.

Глава VIII

Географическая изменчивость

Понятие о географической изменчивости растений начало складываться в период, когда совершались великие географические открытия XVI—XVIII столетий. Но гораздо более мощный толчок для развития этих представлений дало усиление взаимосвязей между отдельными государствами, когда стал производиться интенсивный обмен продуктами сельского и лесного хозяйства и из одной страны в другую начали поступать разнообразные сорта и формы культурных растений. В результате в большинстве крупных работ по систематике растений, изданных в первой половине XIX в., уже можно найти описания различных географических подвидов, вариаций и форм. Жаку (Jacques, 1837) в своей «Монографии семейства Coniferales» дает три разновидности сосны обыкновенной, выделенные по географическому принципу: Pin de la Haute-Écosse (шотландская сосна), Pin Genève (женевская сосна), Pin de Riga (рижская сосна).

Лоудон (Loudon, 1838) описал четыре географических вариации этого вида (rigensis, haguenensis, genevensis, altaica), две — для лиственницы (dahurica и sibirica) и две — для кедра (sibirica и helvetica). Разновидности лиственницы и кедра впоследствии были признаны самостоятельными видами.

В 20—30-х годах XIX столетия Филипп Андре де Вильморен начал во Франции первые опыты по выращиванию сосны из семян различного происхождения. На основе испытания образцов, полученных из 30 пунктов Европы, он показал, что семена северного и восточного происхождения (особенно так называемая рижская сосна из Прибалтики) дали насаждения с лучшей формой ствола по сравнению с южным и западными образцами. Однако их рост оказался более медленным. Опыты Вильморена были первыми из огромной серии экспериментальных работ, давших научно обоснованные доказательства о существовании наследственно закрепленных свойств у различных географических вариаций. Тем самым были заложены предпосылки для широкого изучения географической изменчивости растений Правда, опыты Вильморена не получили широкой известности и интерес к ним пробудился уже позднее, когда в Германии,

России и других странах началось создание географических культур лесных пород.

Вторая половина XIX в. ознаменована глубоким проникновением идей Дарвина об изменчивости и эволюции видов во все области биологии. Под их влиянием формируются и представления о географической изменчивости в пределах вида. Географический подход к понятию о виде пронизывал основные научные работы конца XIX — начала XX в. Трудами А. Кернера, С. И. Коржинского, Веттштейна, В. А. Комарова была обоснована так называемая морфолого-географическая концепция вида. Она оказала огромное воздействие на исследования по внутривидовой систематике. Теперь каждый ботаник считал своим долгом при полевых исследованиях оценить хорологическую специфику вида и тем самым вносил свой вклад в изучение его географической дифференциации.

В этот период параллельно развивался и экспериментальный метод исследования географической изменчивости. В 1868—1869 гг. Декандоль (De Candolle, 1872) проводил опыты по изучению наследования признаков растений одного вида, собранных в разных частях ареала, и показал при этом различия в длине вегетационного периода и времени цветения в зависимости от происхождения образца. В 1877 г. на территории Мюнденского ботанического сада Кинитц заложил географические культуры сосны, бука и дуба (Kienitz, 1911, 1922). В 1877—1878 гг. и особенно в 1883—1892 гг. М. К. Турский высадил в Лесной даче бывшей Петровской земледельческой и лесной академии сеянцы сосны, происходящей из различных губерний Европейской России, а также из Германии (Нестеров, 1912; Тимофеев, 1965). Опыты Кинитца и Турского показали, что в пределах вида у древесных пород существуют заметные различия в интенсивности роста и устойчивости, связанные с географической дифференциацией. В результате исчезли какие-либо сомнения в необходимости учета географического происхождения семян при лесоразведении. И, наконец, в 80-е годы XIX в. начал свои работы Цизляр (Cieslar, 1895, 1899, 1907). Он заложил опытные посевы ели обыкновенной, сосны обыкновенной и лиственницы европейской из семян различного происхождения и на основании их изучения сделал ряд важных теоретических выводов. Он отметил, что виды в природе дифференцируются на ряд «физиологических» (т. е. климатических) разновидностей или рас. Разновидности, указывал Цизляр, адаптированы к длине вегетационного периода соответствующих местообитаний и передают это свойство потомству.

После работ Кинитца, Турского, Цизляра началось широкое изучение географических рас (климатипов) древесных растений экспериментальными методами. По специальной программе, разработанной Международным союзом лесных обществ в 1900 г., а также по инициативе отдельных ученых во многих

странах Европы в начале 900-х годов были заложены географические культуры сосны, ели, пихты, дуба и других пород. В 20—30-е годы наблюдается вторая волна опытов, охватившая как европейские государства, так и США, Японию и другие страны. В 40-е годы географические культуры продолжали создавать повсюду — от Европы до Австралии и Латинской Америки.

Географические культуры дали ценные результаты. Они подтвердили правильность взглядов на вид как совокупность географических или климатических рас, отличающихся некоторыми специфическими морфолого-биологическими особенностями. В результате получила научное обоснование новая наука — лесная селекция.

Одновременно с изучением географических посадок продолжались всесторонние исследования изменчивости признаков и свойств вида в дикорастущих популяциях. Итогом экспериментальных и полевых исследований явилось создание целого ряда схем внутривидовой структуры древесных пород, основанных на проявлении феномена географической изменчивости. Для видов семейства Pinaceae достаточно упомянуть здесь лишь основные из них, те, которые изложены в работах Хеги (Hegi, 1908), Шотта (Schott, 1904, 1907), Мюнха (Münch, 1924, 1925), С. А. Самофала (1925), В. Н. Сукачева (1928), В. Л. Комарова (1934), Фитшена (Fitschen, 1930), Ф. И. Фомина (1940), В. М. Обновленского (1940), Свободы (Svoboda, 1953, 1955), «Флора СССР» (1934), «Деревья и кустарники СССР» (1948—1966), Рубнера (Rubner, 1936, 1959), Госсена (Gaussen, 1960), Л. Ф. Правдина (1964) и др.

Но при всех успехах в отношении исследования географической изменчивости древесных растений в этой проблеме чрезвычайно много неясных вопросов. В частности, пока еще мало полноценных данных о характере изменения признаков в различных природно-климатических районах. Чаще имеются лишь отрывочные сведения о динамике некоторых морфологических особенностей и ритме жизненных процессов.

Далее, неясны градиенты изменения признаков и в связи с этим весьма спорным является вопрос о границах между отдельными географическими расами. Противоречивый характер варьирования признаков организма, при которых наблюдается и скачкообразный и клинальный тип их динамики, вызывает и противоречивые суждения о самом существовании климатипов. Даже некоторые из авторов схем внутривидовой структуры (Обновленский, 1960) приходят иногда к выводу об отсутствии географических рас. Все это заставило нас детально изучить основные аспекты географической изменчивости видов семейства Pinaceae в пределах Урала и Приуралья.

Изменчивость общих размеров деревьев и их кроны в различных географических районах

Наиболее четко географическая изменчивость у древесных растений проявляется в отношении общих размеров ствола деревьев (высоты и диаметра и зависящего от них объема ствола). Эти признаки очень заметно реагируют на смену условий местообитания, о чем уже говорилось в главе «Экологическая изменчивость». Поскольку при переходе от одного природно-климатического района к другому всегда происходит трансформация совокупности экологических факторов, то и в древостое всегда наблюдается изменение его таксационных показателей. Это общеизвестно. Однако конкретных данных, подтверждающих эту закономерность и раскрывающих ее специфику, не так много, как это кажется на первый взгляд. Для сосны обыкновенной, произрастающей в европейской части СССР, В. М. Обновленским (1951а) разработана карта продуктивности, показывающая постепенное уменьшение класса бонитета от района, где этот вид имеет оптимальные условия (лесостепь, подзона широколиственных лесов), к северу и югу. Имеются также неопубликованные материалы А. Л. Кащеева, в которых приводятся карты изобонитетов различных древесных пород на территории европейской части СССР. Следует отметить, что указанные карты весьма схематичны и составлены, по-видимому, на основе оценок средних бонитетов по крупным районам. В то же время данные лесоустроительных отчетов, в которых приводятся средние классы бонитетов различных пород для лесхозов и лесничеств, могут послужить основой для изучения географической изменчивости таксационных показателей. На рис. 24, 25 приведены карты изобонитетов для сосны обыкновенной и ели сибирской, произрастающих на Урале и в Приуралье. Материалом для них послужили лесоустроительные отчеты по всем лесхозам этой территории.

При рассмотрении карты изобонитетов можно установить следующие основные закономерности географической изменчивости изученных видов.

1. У сосны обыкновенной оптимальные условия местопроизрастания, а следовательно, наибольшие значения высоты и диаметра, наблюдаются в подзонах смешанных лесов, широколиственно-хвойных и широколиственных лесов, южной тайги Предуралья, а также в лесостепи Зауралья и Предуралья. Здесь средний бонитет колеблется от II до I класса. Достаточно высокую продуктивность показывают и сосняки сосново-березовых лесов Зауралья и горных лесов Южного Урала. К северу и югу от указанных территорий размеры ствола уменьшаются. В северной тайге сосновые насаждения характеризуются бонитетом ниже V класса. При этом в Предуралье область низких бонитетов соответственно сдвигается к северу и югу от оптимума

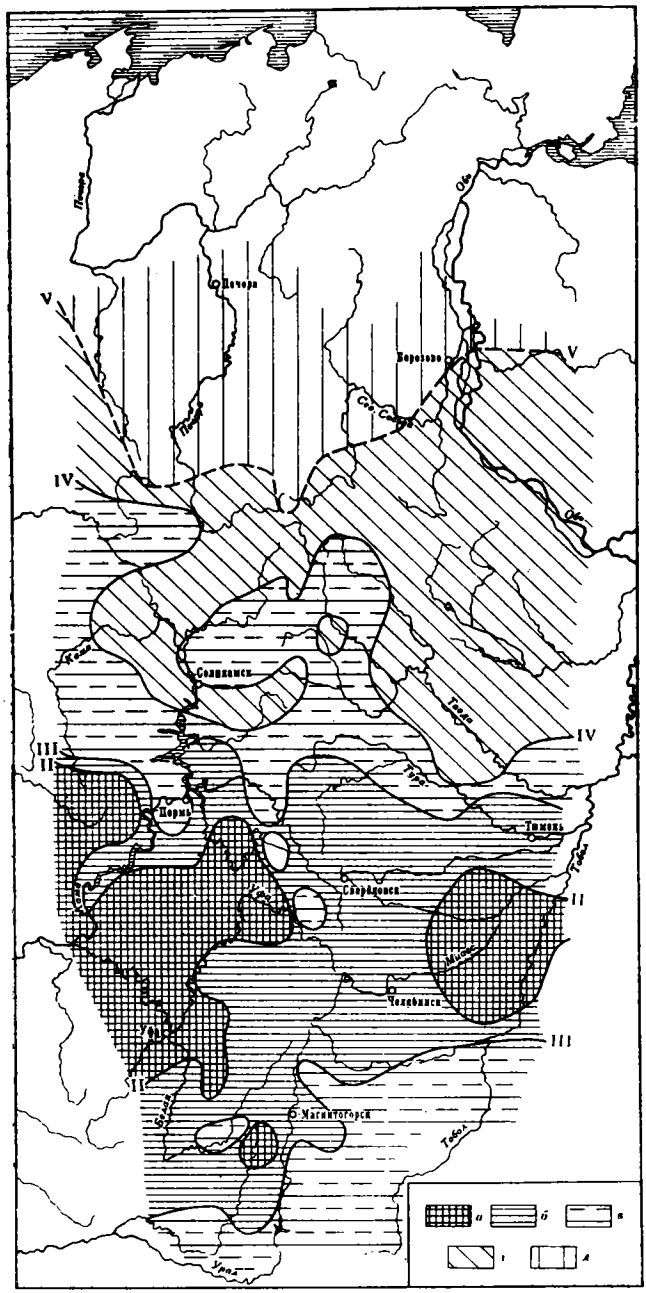


Рис. 24. Карта изобонитетов сосны обыкновенной на Урале

Классы бонитета: *а* — I–II; *б* — II–III; *в* — III–IV; *г* — IV–V; *д* — ниже V

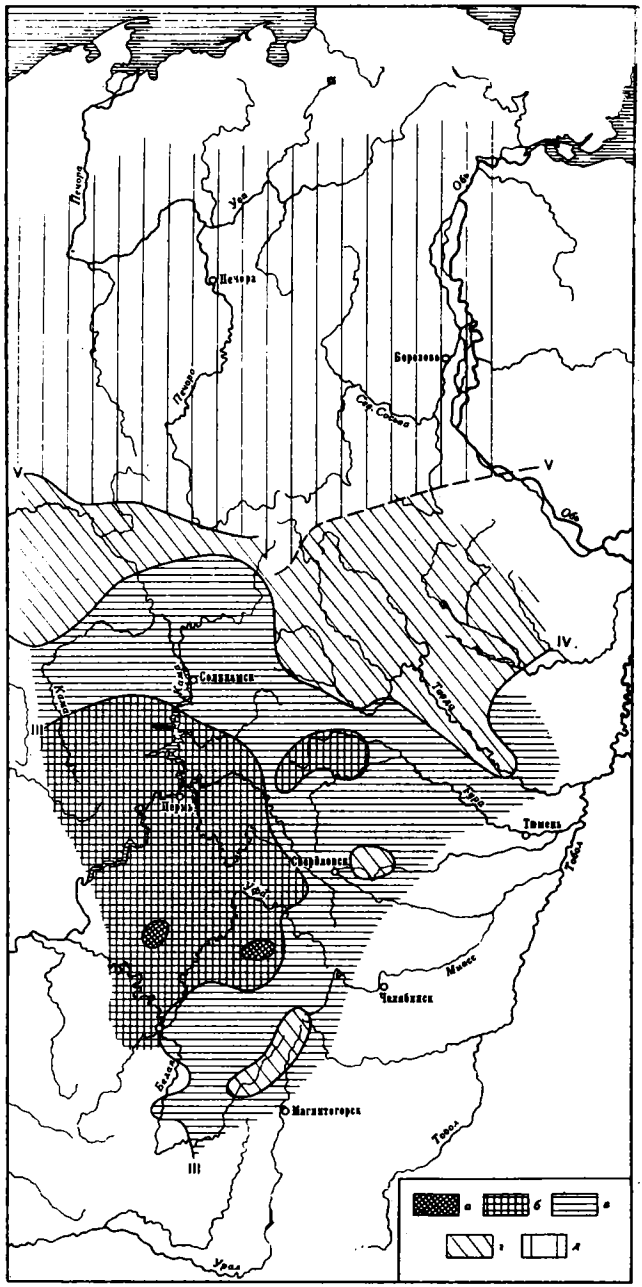


Рис. 25. Карта изобонитетов ели сибирской на Урале

Классы бонитета: *а* — I—II; *б* — II—III; *в* — III—IV; *г* — IV—V; *д* — ниже V

более заметно, чем в Зауралье и сосновые леса первого района характеризуются, в общем, более высокой продуктивностью, чем леса Зауралья.

2. У ели оптимум условий произрастания находится в подзонах южной тайги, широколиственно-хвойных и широколиственных лесов и в лесостепи Предуралья. Здесь произрастают ельники II—III бонитета. К востоку и северу от этого района продуктивность еловых лесов постепенно снижается. Второго района оптимума, как это имеет место у сосны, у ели нет. Необходимо отметить, что максимум продуктивности у ели совпадает в основном с территорией, на которой произрастает ель европейская и ель уральская (переходная между европейской и сибирской). В северной части средней тайги Предуралья и в средней тайге Зауралья еловые насаждения характеризуются продуктивностью от IV до V классов бонитета. В северной тайге и предлесотундровых лесах продуктивность леса падает ниже V класса.

3. Изолинии бонитетов соответствуют зональным особенностям лишь в самых общих чертах. В основном же они определяются конкретной констелляцией условий местопроизрастания и их соответствием биологическим особенностям того или иного вида. В силу этого изолинии бонитетов приобретают очень сложный характер, что особенно заметно у сосны обыкновенной. У ели ход изолиний более плавный в связи с тем, что ель представляет стенотопный вид, избирающий весьма специфические экологические ниши. Отличительной чертой изолиний является образование отдельных изолированных участков с насаждениями, отличающимися по продуктивности от окружающей территории. Таковы, например, белорецкие сосняки и кигинские ельники повышенной продуктивности; и наоборот, острова ельников (в районе верховьев рек Белой, Исети и Пышмы) и сосняков (в верховьях Сылвы, Сосьвы, в Бурзянском лесхозе) пониженного бонитета.

4. Сосна на изученной территории, в общем, имеет более высокую продуктивность, чем ель. Ее насаждения могут довольно часто характеризоваться I—II классами бонитета, тогда как для ели такие насаждения являются исключением. Для сосны, судя по лимитам, характерна также более высокая амплитуда географической изменчивости таксационных показателей. Средняя высота ее насаждений изменяется от 8—9 до 29—31 *м*, а средний диаметр от 8—12 до 35—38 *см* в возрасте 100—120 лет. У ели колебания меньше: от 10—11 до 25—26 *м* по высоте и от 10—12 до 26—30 *см* по диаметру. Мы провели расчет коэффициента вариации средней высоты и диаметра в географическом плане по меридиональным профилям, из которых I—I проходит в Предуралье, а II—II в Зауралье (см. рис. 1). Измерения брались через каждый 1° с севера на юг. В итоге получены следующие результаты:

Вид	Предуралье			Зауралье		
	n	Высота	Диаметр	n	Высота	Диаметр
Сосна обыкновенная . . .	15	38,2	35,0	15	36,6	33,1
Ель сибирская	14	32,9	36,0	11	29,3	32,1

n — число выборок.

Географическая изменчивость высоты и диаметра как сосны, так и ели характеризуется высоким уровнем варьирования (обычно $C>30\%$). Однако для ели характерно снижение (на 6—7%) коэффициента вариации средней высоты из-за меньшего колебания продуктивности еловых насаждений Урала по сравнению с сосновыми древостоями. На варьировании среднего диаметра данное обстоятельство почти не сказывается. Заметно также некоторое ослабление варьирования высоты и диаметра насаждений сосны и ели в Зауралье. Это явление достаточно ярко наблюдается и на картах изобонитетов, где сплетение изолиний выглядит более сложным на западных склонах Урала, чем на восточных. Весьма интересно также, что значение коэффициентов вариации средней высоты и среднего диаметра примерно одинаково.

Одновременно с размерами ствола в широтном направлении изменяются и связанные с ними размеры длины и диаметра кроны. На севере крона имеет меньшую протяженность, чем на юге. Однако заметные отличия наблюдаются только при переходе от средней тайги к подзоне северной тайги. В более южных районах протяженность кроны и ее диаметр примерно одинаковы. Варьирование этих показателей определяется, прежде всего, полнотой насаждения, а также экологическими факторами. Так, на сильно заболоченных участках длина кроны уменьшается на 10—15%, то же самое происходит и при загущенности дре-

Таблица 68

Относительная протяженность (% от высоты дерева) грубой темной коры у сосны обыкновенной в лесах Урала VI—VII класса возраста

Географический район	Ботанико-географическая зона и подзона	Административный район	$M_{ср.} \pm m$
	Тайга		
Предуралье	Северная	Ухтинский	25,9 ±1,48
	Средняя	Гайнский	24,7 ±0,68
	Южная	Чайковский	29,5 ±1,11
	Северная	Кондинский	28,8 ±1,94
Зауралье	Средняя	Ивдельский	26,8 ±0,72
	Южная	Верхотурский	24,2 ±0,68
	Сосново-березовые леса	Талицкий	28,2 ±0,92
Горный Урал	То же	Курганский	26,3 ±1,07
	»	Белорецкий	30,8 ±0,80

востоя. В пределах насаждения длина и диаметр кроны варьируют в зависимости от положения (класса Крафта) дерева. В связи с большой дифференциацией особей в насаждении эти признаки показывают высокий уровень изменчивости (коэффициент вариации достигает обычно 30—35%).

Как было показано, относительная протяженность по стволу сосны грубой темной коры мало зависит от условий местообитания. При изучении географического градиента этого признака мы также не установили его дифференциации в зависимости от того, в какой природно-климатической зоне находится тот или иной древостой (табл. 68).

Протяженность грубой коры колеблется в различных районах Урала от 24,2 до 30,8%. Характер варьирования признака определяется, по-видимому, прежде всего генетическими закономерностями, а также отражает частично и возрастную динамику организма.

Изменчивость продолжительности жизни, количества и размеров хвои

Важной физиологической особенностью климатических разновидностей у сосны обыкновенной считается продолжительность жизни хвои (Правдин, 1964). Считают, что к северу она возрастает (Steven, Carlisle, 1959). Л. Ф. Правдин, подтверждая данное положение, указывает, кроме того, на увеличение продолжительности жизни хвои сосны к северо-востоку и востоку. Он связывает данное обстоятельство с генотипической изменчивостью этого признака, вызванной сменой внутривидовых таксонов сосны на северо-востоке Европейской равнины, в Предуралье.

Следует отметить, что продолжительность жизни хвои обычно изучалась путем осмотра ветвей на деревьях и подсчета мутовок, имеющих хвою. Этот метод не позволяет оценить динамику опадения хвои и является весьма приблизительным. Мы применили поэтому другой способ, который заключается в подсчете числа игл, приходящихся на 1 *см* длины побега. При таком методе исследователь получает материал о величине охвоенности побегов различных лет жизни и, следовательно, может проследить динамику опада хвои в различные периоды ее жизни. Этот способ для изучения продолжительности жизни хвои, насколько нам известно, никем не использовался. Однако подсчет числа хвоинок на однолетних побегах деревьев ели производили в Германии Айхмюллер (Aichmüller, 1962) и Пфаух (Pfauch, 1964) при оценке густоты охвоенности вариаций, различающихся по типу ветвления.

Колебания средней охвоенности побегов сосны, вычисленной по побегам последних двух лет, с которых хвоя обычно еще

Таблица 69

Средняя охвоенность одно-двухлетних побегов сосны обыкновенной в различных природно-климатических зонах Урала (число игл на 1 *см* длины побега)

Ботанико-географическая зона и подзона	Число ветвей	Тип побега					
		ростовые		женские		мужские	
		лимиты	среднее	лимиты	среднее	лимиты	среднее
Предуралье							
Северная тайга	500	20—28	24,1	20—28	24,8	10—14	12,0
Лесостепь	50	22—24	22,8	14—20	16,6	8—10	9,0
Зауралье							
Северная тайга	340	16—22	20,2	16—18	18,8	10—14	13,2
Сосново-березовые леса	470	18—25	22,2	18—23	21,0	10—12	10,1
Степь	190	18—24	21,4	15—20	16,5	11—13	13,2
Горный Урал							
Сосново-березовые леса	430	18—24	22,2	18—22	21,2	11—13	12,5

не опадает, достигают весьма значительной величины (табл. 69). Для ростовых побегов они выражены лимитами 16—28 штук на 1 *см*. При рассмотрении отдельных деревьев колебания становятся еще более сильными. При этом они высоки даже в пределах одного географического района — различия между средними величинами для отдельных насаждений достигают 30—40%. Особенно значительные колебания наблюдаются в северной тайге Предуралья. Следует отметить несколько более высокий показатель охвоенности в северотаежной части Предуралья, что, возможно, объясняется сниженным приростом побегов деревьев, произрастающих в заболоченных районах Коми АССР, где закладывались пробные площади. Охвоенность побегов является весьма лабильным показателем, варьирующим в зависимости от условий жизни деревьев и их прироста. Кроме того, она зависит и от места расположения побега. Сильно влияют также погодные условия того или иного года. Так средняя охвоенность однолетних ростовых побегов в лесах Ухтинского района Коми АССР достигала в год наблюдения (1964 г.) 27,6±0,64 шт., а на побегах предыдущего (1963 г.) года — 35,0±0,90 шт. Увеличение охвоенности на побеге второго года (вместо ожидаемого снижения) объясняется очень низким приростом побегов по длине в 1963 г. при нормальной закладке брахибластов в 1962 г.

Расчет коэффициентов корреляции между величиной охвоенности и длиной побегов дает следующие значения *r*: для сосны обыкновенной из Ухтинского района: —0,418, из Кондинского района: —0,114, для ели сибирской из Тавдинского района: —0,163. Абсолютная величина *r* обычно не велика, но по-

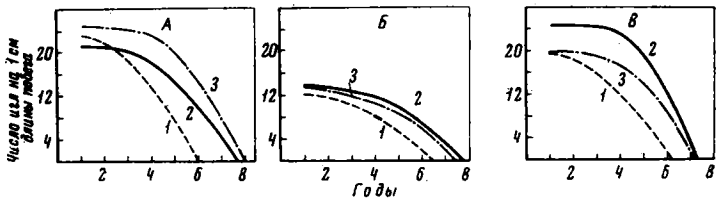


Рис. 26. Кривые охвоенности побегов сосны обыкновенной разного пола в различных ботанико-географических районах

А — ростовые побеги; *Б* — мужские; *В* — женские; *1* — степь; *2* — северная тайга Предуралья; *3* — северная тайга Зауралья

стоянный отрицательный знак свидетельствует о несомненном существовании зависимости охвоенности от линейного прироста побегов.

Табл. 69 показывает средние величины охвоенности побегов сосны, вычисленные по количеству хвои на побегах двух лет. Видно, что охвоенность сильно варьирует в пределах каждого района и географический градиент этого признака относительно невелик. Исключение представляет сосна северной тайги Предуралья, где деревья имеют повышенную охвоенность побегов. Это касается как ростовых, так и женских ветвей. Мужские побеги имеют всюду охвоенность более низкую, причем географической закономерности в изменении количества хвои на побеге не подмечено.

Более интересной представляется картина изменения охвоенности по годам. На рис. 26 показаны выравненные кривые динамики признака для трех природных областей Урала. Здесь совершенно четко проявляется значительное превышение продолжительности жизни хвои в северных районах. На севере хвоя начинает заметно облетать с побегов старше 3—4 лет. На пяти-шестилетних побегах ее остается обычно не более половины от первоначального количества. Полностью облетает хвоя при достижении ею возраста в среднем 7—8 лет.

В степной зоне хвоя сосны начинает интенсивно облетать уже с побегов старше 2 лет. Ее остается не более $^1/_2$ на побегах в возрасте 4 лет, а по достижении 6 лет хвоя полностью опадает.

Таким образом, наблюдаемая картина заметно уточняет схему Л. Ф. Правдина. На юге Урала (в лесостепи и степи) хвоя сосны обыкновенной живет около 5—6 лет (но не 3—4 года, как отмечает Правдин), а на севере — 7—8 лет. При этом мы не установили сколько-нибудь заметных различий между сосной Предуралья и Зауралья. Кривые охвоенности для лесостепи Предуралья (Белебеевский район БАССР) и для зауральской степи (Брединский район Челябинской обл.) идентичны друг другу. Такую же форму имеет кривая охвоенности со-

сны, произрастающей в горных лесах Южного Урала (Зилаирский район БАССР). Охвоенность побега отражает, по-видимому, прежде всего характер экологической обстановки местности, где произрастает то или иное насаждение. Все три описанных участка характеризуются некоторой общностью климатических условий — жарким и сухим летом, малоснежной и суровой зимой.

Менее согласуются с этим предположением заметные различия по степени охвоенности сосны северных районов Предуралья и Зауралья. Не исключено, что здесь имеют значение большие различия в увлажненности климата указанных районов. Повышенная влажность воздуха и ослабление солнечной радиации на севере Предуралья по сравнению с Зауральем снижают прирост побегов, увеличивая тем самым величину их охвоенности. В то же время тип опадения хвои на западных участках мало отличается от динамики охвоенности на востоке Урала. Общая продолжительность жизни хвои здесь и там почти одинакова. Вполне допустимо и влияние факторов, связанных с возможным неодинаковым происхождением предуральской и зауральской популяций сосны. Эти популяции разделены меж собой мощной и трудно преодолимой на севере преградой Уральского хребта, обеспечивающего определенную изоляцию указанных частей ареала сосны.

Предположение о том, что продолжительность жизни хвои сосны зависит в сильной степени от природных условий района местопроизрастания, частично доказывается и на примере географических посевов сосны. Они были заложены нами в 1959 г. и в возрасте 10 лет имели своеобразную характеристику динамики охвоенности побегов. В условиях загущенных посевов, когда наблюдается сильное взаимовлияние особей друг на друга, хвоя быстро опадает. К третьему году жизни ее остается лишь около 50% от первоначального количества, на 4-й год она почти полностью опадает. При этом кривые опадения хвои у северо-западных популяций (из Московской, Владимирской и Вологодской обл.) и у юго-восточных (Челябинская и Оренбургская обл.) мало различаются.

Зависимость скорости опадения хвои от эколого-географических факторов подтверждается и в отношении ели сибирской. Кривая, изображающая динамику охвоенности по годам жизни хвои, для северных популяций ели располагается на графике гораздо выше, чем кривая южных популяций (рис. 27). Хвоя ели из северной тайги Предуралья может удерживаться на побегах до 12—13 лет (иногда и более), а у деревьев, произрастающих в южной тайге и смешанных лесах,— до 9—10 лет. Интересно, что опадение хвои ели происходит более равномерно, чем у сосны. Кривые регрессии приближаются по форме к прямой линии. При этом опадение начинается уже на второй год жизни хвои. Плато на графике, характерное для сосны обыкно-

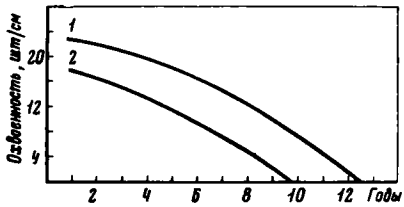


Рис. 27. Кривые охвоенности побегов ели сибирской в лесах Урала

1 — в северной тайге; *2* — в смешанных широколиственно-хвойных лесах

венной в первые 3—4 года жизни хвои, здесь отсутствует. У ели ежегодно опадает в среднем около двух игл на каждый сантиметр длины побега. На 7—8-й год жизни в районах севера на побеге остается около половины первоначального количества игл. Этот этап в южных районах наступает примерно на два года раньше.

Охвоенность побегов на Северном Урале выше. Если на южном пределе ель сибирская имеет начальную охвоенность в среднем 18—19 игл на 1 *см*, то на северной границе этот показатель достигает величины 22—23 (табл. 70). Объяснение этому также следует искать в сильном торможении линейного прироста побегов при менее значительном ослаблении процессов новообразования хвои. В Зауралье охвоенность (как и у сосны) несколько ниже по сравнению с Предуральем. Однако различия обычно статистически недостоверны ($t<2{,}1$) в связи с большим разбросом показателей.

Таблица 70

Средняя охвоенность однолетних побегов ели сибирской в различных природно климатических зонах Урала

Ботанико-географическая зона и подзона	Число ветвей	Охвоенность, шт. на 1 *см*	
		лимиты	среднее
Тайга Предуралья			
Северная	150	18—26	23,3
Южная	300	16—20	18,1
Смешанные широколиственно-хвойные леса	165	17—20	18,7
Тайга Зауралья			
Северная	205	19—24	22,1
Южная	140	16—18	16,9

Следует отметить, что, несмотря на очень большие различия в почвенно-климатических условиях южных и северных районов произрастания ели, колебания средней охвоенности побегов невелики — 15—20%. То же самое наблюдается и у сосны: максимальная разница в охвоенности сосны в северной тайге и степных борах достигает обычно 15 и лишь иногда 25—30%. Следовательно, этот признак в географическом аспекте относительно устойчив.

Обращают на себя внимание близкие абсолютные величины максимальной охвоенности на побегах последнего года у таких

различных видов хвойных, как сосна обыкновенная и ель сибирская. У первой среднее количество игл на ростовых и женских побегах колеблется от 16,5 до 24,1 шт. на 1 *см* в различных зонах, а у второй — от 17,2 до 22,5.

Кедр сибирский заметно отличается от сосны и ели по густоте охвоенности. Она достигает у этого вида 45—50 игл на 1 *см* длины побега за счет большого числа игл на одном брахибласте. Количество брахибластов, приходящихся на единицу длины побега, у сосны обыкновенной в среднем 9—12 шт., тогда как у кедра 7—10 шт. на 1 *см*. Оба представителя рода Pinus в этом отношении близки между собой.

Пихта сибирская характеризуется примерно таким же уровнем охвоенности побегов последнего года. Охвоенность достигает в среднем 18—22 иглы на 1 *см*.

Следует, однако, помнить, что сосна обыкновенная при ее равной с представителями рода Picea и Abies максимальной охвоенности тем не менее имеет гораздо более слабую общую охвоенность побегов из-за более быстрого опадения хвои.

Рассмотрим географическую изменчивость размеров хвои. Ее длина у сосны обыкновенной неуклонно увеличивается по мере движения с севера на юг от одной природно-климатической подзоны к другой (табл. 71). Наименьшую среднюю величину (35,4 *мм*) хвоя имеет в предлесотундровых редкостойных лесах. В северной тайге длина возрастает до 38—39, в средней тайге — до 39—45 *мм*. При переходе в подзону южной тайги наблюдается довольно резкий скачок до 49 *мм*. И, наконец, в лесостепной и степной зонах и в сосново-березовых лесах средняя длина хвои колеблется от 52 до 63 *мм*. Почти для всех районов различия статистически достоверны. Здесь следует отметить следующее.

1. Градиент нарастания длины хвои различен в разных природных районах. В подзонах северной и средней тайги на каждый градус широты наблюдается изменение длины хвои примерно на 1 *мм*, а при переходе в южную тайгу нарастание размера хвои достигает в среднем уже 2—3 *мм*. Как известно, Л. Ф. Правдин (1964) показывает величину широтного градиента 1,4 *мм*.

2. Хвоя сосны Зауралья обычно длиннее, чем в предуральской части ареала в соответствующих зонах. Достоверность различий (t) составляет: для северной тайги — 0,7, для средней тайги — 6,1, для южной тайги — 0,3, для лесостепи — 5,3. В средней тайге и лесостепи это превышение очень ощутимо.

3. В степных и лесостепных борах Зауралья наблюдаются резкие и на первый взгляд незакономерные отклонения длины хвои от средней величины. Это объясняется, по-видимому, изолированным положением островных боров, что определяет возникновение специфического облика отдельных популяций. Кроме того, большое значение имеет напряженный баланс влаго-

Таблица 71

Средняя длина хвои сосны обыкновенной в различных районах Урала

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Географическая широта, град. с. ш.	Число ветвей	Средняя длина, мм		
				побеги		
				ростовые	женские	мужские
Предуралье						
Предлесотундровые редкостойные леса	Коми АССР, Интинский	66°	200	35,4	38,7	35,6
Тайга						
Северная	Коми АССР, Ухтинский	64°	2320	38,5	—	—
Средняя	Пермская обл., Гайский	60° 17′	300	39,1	44,3	36,8
Южная	Пермская обл., Чайковский	56° 51′	2000	49,0	53,6	44,7
Лесостепь	БАССР, Белебеевский	54° 7′	200	53,0	58,6	51,3
Зауралье						
Тайга						
Северная	Тюменская обл., Березовский	64°	420	39,1	42,5	36,5
Средняя	Свердловская обл., Ивдельский	60° 40′	2000	45,1	49,1	44,8
Южная	Свердловская обл., Верхотурский	58° 45′	2000	49,1	53,9	45,7
Сосново-березовые леса	Свердловская обл., Н. Тагильский	58°	200	48,1	—	44,5
	Свердловская обл., Талицкий	57° 30′	960	54,6	62,2	52,9
Лесостепь	Курганская обл., Юргамышский	55° 28′	880	52,1	59,3	50,8
	Курганская обл., Звериноголовский	54° 30′	260	60,1	—	—
Степь	Челябинская обл., Анненский	53° 10′	100	52,5	53,2	48,0
	Челябинская обл., Брединский	52° 30′	400	54,3	59,9	51,5
	КазССР, Семиозерный	52° 28′	100	63,2	71,7	64,4
Горный Урал						
Северная тайга	Свердловская обл., Ивдельский	60° 40′	400	45,5	54,8	43,3
Сосново-березовые леса	БАССР, Белорецкий	53° 40′	2000	44,4	50,5	41,3
То же	БАССР, Зилаирский	52° 20′	640	57,1	61,8	55,1

обеспеченности, что также вызывает варьирование морфологических признаков древостоев.

4. В горных сосняках Башкирии также наблюдается сильное варьирование длины хвои в близко расположенных районах. Здесь, вероятно, сказывается относительная изоляция отдельных сосновых массивов в горах и большая дифференциация условий местопроизрастания.

5. Средняя длина хвои ростовых, женских и мужских побегов изменяется во всех случаях синхронно. Средняя длина

Таблица 72

Средняя длина хвои ели сибирской в различных районах Урала

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Географическая широта	Число ветвей	$M_{ср} \pm m$
Предуралье				
Лесотундра и предлесотундровые леса	Коми АССР, Интинский	67°05′	103	10,3±0,13
	Коми АССР, Интинский	66°	97	11,2±0,16
Тайга				
Северная	Коми АССР, Ухтинский	63°40′	120	12,2±0,16
	Коми АССР, Троицко-Печорский	62°45′	48	12,9±0,20
Средняя	Пермская обл., Гайнский	60°30′	117	12,8±0,16
	Пермская обл. Кудымкарский	59°	26	14,1±0,42
Южная	Пермская обл., Чайковский	56°50′	70	13,7±0,28
	Свердловская обл., Шалинский	57°15′	314	15,0±0,11
	Свердловская обл., Красноуфимский	56°30′	48	12,2±0,33
Смешанные широколиственные леса	БАССР, Красноключевский	55°20′	750	13,7
Зауралье				
Предлесотундровые редкостойные леса	Тюменская обл., Приуральский	66°30′	63	12,1±0,23
	Тюменская обл., Шурышкарский	65°30′	56	12,0±0,14
Тайга				
Северная	Тюменская обл., Березовский	64°	90	12,8±0,19
	Тюменская обл., Кондинский	61°35′	84	12,3±0,18
Средняя	Свердловская обл., Ивдельский	60°40′	104	12,8±0,18
Южная	Свердловская обл., Тавдинский	58°30′	175	14,6±0,16

хвои женских побегов всегда больше, чем ростовых на 3—5 *мм* (иногда на 7—8 *мм*). Длина хвои мужских побегов, наоборот, меньше на 2—4 *мм*.

6. Хвоя уральской сосны по своим размерам несколько меньше, чем у западноевропейских популяций. По данным Соколовского в Польше (хвойно-широколиственные леса), она колеблется от 53 до 63 *мм*. На Урале в аналогичных условиях длина хвои не превышает 54—55 *мм*.

У ели сибирской (табл. 72) также наблюдается некоторое изменение длины хвои в широтном направлении. В лесотундре ее размеры достигают 10—11 *мм*, в предлесотундровых лесах 11—12 *мм*, в северной тайге 12—12,8 *мм*, в средней тайге око-

ло 13 *мм*, в южной тайге 14—15 *мм*. В смешанных широколиственно-хвойных лесах длина хвои несколько уменьшается и равна 12—14 *мм*. Как видно, при общей закономерной трансформации хвои с севера на юг имеются заметные отличия от предыдущего вида.

1 Географический градиент для ели выражен несколько слабее, чем у сосны. У ели на каждый градус широты наблюдается изменение длины хвои в среднем на 0,3—0,5 *мм*, что составляет 2—4% от общей длины, тогда как у сосны величина изменения достигает 3—6%.

2. Средняя длина хвои ели достигает максимальной величины в подзоне южной тайги и не увеличивается при дальнейшем продвижении на юг.

3. В Предуралье и Зауралье длина хвои ели сибирской примерно одинакова. От ели европейской, произрастающей в западных районах, сибирская ель отличается по длине хвои всего лишь на 1—2 *мм*. По нашим данным, в горных лесах Чехословакии длина хвои ели достигает в среднем 15,3 *мм*, а в лесах южной части Владимирской обл. 15,4 *мм*.

Географическую изменчивость длины хвои можно оценить следующей величиной коэффициента вариации:

	Предуралье	Зауралье
Для сосны обыкновенной, %	13,4	17,6
Для ели сибирской, %	10,9	8,8

Изменчивость размеров хвои сосны выше, чем у ели, что подтверждает высказанное выше соображение.

Изменчивость анатомических признаков хвои

Форма поперечного сечения иглы сосны почти не зависит от географического местоположения насаждений (табл. 73). Основной индекс, характеризующий форму иглы B/A (отношение высоты иглы к ее ширине), колеблется в пределах 0,48—0,51, причем наблюдаемые различия определяются случайными причинами и статистически не достоверны.

В то же время абсолютные размеры хвои, как отмечено выше, возрастают в направлении к югу. Вместе с увеличением общей длины происходит синхронное разрастание хвои по ширине, а параллельно этому — утолщение сосудисто-проводящего цилиндра (табл. 74). При этом в сухих районах Зауралья — подзоне сосново-березовых равнинных и горных лесов — утолщение выражено более заметно. В результате значение индекса a/A здесь достигает величины 0,62—0,63, тогда как в таежной зоне оно не превышает 0,60. Различия эти в большинстве случаев достоверны (коэффициент t обычно равен 2—4).

Таблица 73

Изменчивость размеров хвои (*А*, *В*) и центрального цилиндра (*а*, *в*) однолетней хвои ростовых побегов сосны обыкновенной в различных районах Урала

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Средние размеры, *мк*			
		А	*В*	*а*	*в*
Зауралье					
Средняя тайга	Ивдельский (Свердловская обл.)	1330	648	780	316
Сосново-березовые леса	Талицкий (Свердловская обл.)	1480	710	910	340
Степь	Семиозерный (КазССР)	1510	757	950	360
Горный Урал					
Сосново-березовые леса	Белорецкий (БАССР)	1520	730	940	350

Произрастание сосны в различных почвенно-климатических условиях накладывает отпечаток на внутреннюю структуру иглы. Происходят некоторые изменения в соотношении различных анатомических элементов и тканей.

Обратимся сначала к характеристике покровных тканей (табл. 75). Средняя толщина кутикулы обычно изменяется от 5,5 до 6,5 *мк* в пределах средней и южной тайги, сосново-березовых и светлохвойных лесов. Эти различия относительно невелики. На северных и южных пределах ареала (северная тайга и степные боры) кутикула несколько утолщается — до 7,3—7,6 *мк*. Подобную закономерность можно наблюдать и в отношении клеток эпидермиса и гиподермы, которая также выполняет функции защитной покровной ткани. Толщина эпидермиса в северной тайге и степи увеличивается на 1—2 *мк*, а толщина гиподермы — на 0,5—2 *мк*. Примерно на 1 *мк* удлиняются клетки гиподермы. Количество слоев не меняется — всегда встречается только однослойная гиподерма. Наблюдаемые изменения размера клеток покровных тканей в ряде случаев объясняются общим разрастанием иглы (что имеет место, например, в степных борах). Различия абсолютных показателей при этом обычно статистически достоверны. Однако при расчете относительных показателей (T/B) степень достоверности резко падает, что еще раз свидетельствует о том, что величина покровных клеток коррелирует, прежде всего, с общими размерами иглы. Более крупная толстая игла характеризуется и более сильным развитием покровных тканей.

Сосна, произрастающая на крайних пределах ареала, формирует хвою с повышенным количеством склеренхимных клеток. Такую же особенность имеет и горная сосна. Данное свойство

Таблица 74

Величина индексов, характеризующих анатомическое строение однолетней хвои сосны (на поперечном срезе) в различных районах Урала

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Индекс					
		B/a			a/A		
		P	♀	♂	P	♀	♂
Предуралье							
Тайга							
Северная	Ухтинский (Коми АССР)	0,50	—	—	0,57	—	—
Средняя	Гайнский (Пермская обл.)	0,51	0,50	0,50	0,58	0,59	0,57
Южная	Чайковский (Пермская обл.)	0,48	0,49	0,49	0,60	0,60	0,60
Зауралье							
Средняя тайга	Ивдельский (Свердловская обл.)	0,49	0,48	0,50	0,59	0,60	0,60
Сосново-березовые леса	Талицкий (Свердловская обл.)	0,48	0,48	0,49	0,62	0,63	0,61
То же	Курганский (Курганская обл.)	0,50	0,50	0,51	0,60	0,64	0,63
Степь	Семиозерный Каз. ССР)	0,51	0,50	0,51	0,63	0,65	0,63
Горный Урал							
Сосново-березовые леса	Белорецкий (БАССР)	0,48	0,47	0,50	0,62	0,63	0,62

Примечание. *P*—хвоя ростовых, ♀—женских, ♂—мужских побегов.

подтверждается при расчете коэффициента достоверности ($t=2{,}3$—$8{,}8$). Однако расчет относительного количества склеренхимных волокон (N_c/S в табл. 75) показывает, что повышенное число их в степной зоне на горном Урале обусловлено просто разрастанием иглы в ширину и высоту и увеличением площади поперечного сечения. В то же время для северной тайги факт усиленного образования склеренхимных волокон подтверждается и относительными показателями. Отметим, что почти во всех случаях околопучковая склеренхима располагается рядом с флоэмой двуслойно, а рядом с ксилемой — однослойно и нередко не на всем протяжении последней.

Рассмотрим теперь показатели, характеризующие особенности ассимиляционной деятельности растений: количество устьиц на периметре поперечного среза, форму клеток ассимиляционной складчатой хлорофиллоносной паренхимы и количество ее слоев (табл. 76).

Таблица 75

Характеристика покровных и механических тканей хвои сосны обыкновенной в различных ботанико-географических зонах Урала
(Приведены средние значения)

Признак	Предуралье			Зауралье		Горный Урал
	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Сосново-березовые леса	Степь	Сосново-березовые леса
Толщина кутикулы, $T_к$, *мк*	7,35±0,33	5,78±0,22	6,40±0,28	6,00±0,71	7,61±0,72	5,34±0,58
Отношение $T_к/B$	0,008	0,009	0,008	0,009	0,010	0,007
Клетки эпидермиса, *мк*						
длина	14,85±0,35	14,8±0,52	13,81±0,64	—	—	—
толщина, $T_э$	14,70±0,17	14,35±0,16	13,00±0,33	13,02±0,46	15,00±0,23	14,02±0,36
Отношение $T_э/B$	0,022	0,021	0,021	0,020	0,019	0,019
Клетки гиподермы, *мк*						
длина	15,06±0,69	14,10±0,42	14,56±0,64	14,89±1,39	15,65±1,64	13,06±0,41
толщина, $T_г$	7,93±0,32	7,31±0,35	7,42±0,28	8,04±0,40	9,56±0,75	6,89±0,33
Отношение $T_г/B$	0,011	0,011	0,012	0,010	0,010	0,009
Число склеренхимных клеток, N_c, шт.	92,5±3,03	63,2±1,53	73,5±1,88	78,9±5,4	99,0±6,70	93,8±5,30
Отношение N_c/s	130,0	89,7	122,9	114,0	99,0	109,1

Примечание. Административные районы те же, что и в табл. 74. B—высота иглы, *мк*. s—площадь поперечного сечения иглы, *мм*^{2}. То же самое и в таблицах, расположенных ниже.

Таблица 76

Количество устьиц на поперечном срезе и „степень складчатости“ хлоренхимы в различных районах Урала
(приведены средние значения)

Ботанико-географическая зона и подзона	Устьица			Складчатость клеток наружного слоя паренхимы, %	
	$M_{ср} \pm m$	лимиты	количество на 1 *см* периметра	$M_{ср} \pm m$	лимиты
Предуралье					
Тайга					
Северная	14,00±0,32	12—15	66,3	28,86±0,76	25,60—32,96
Средняя	13,78±0,52	12—16	65,6	29,82±0,89	24,44—33,36
Южная	15,50±0,55	14—18	79,5	34,13±1,02	30,44—38,99
Зауралье					
Сосново-березовые леса	12,60±0,90	9—15	60,3	Не измерялось	
Степь	16,4±0,91	14—20	74,6	То же	
Горный Урал					
Сосново-березовые леса	16,10±0,60	14—20	69,3	»	

Среднее число устьиц колеблется от 12,6 до 16,4 шт. на периметре иглы. Оно несколько снижено в подзоне сосново-березовых лесов и повышается в степной зоне. Расчет относительных индексов, нивелирующий влияние неодинаковой величины периметра у хвои из разных зон, показывает возрастание количества устьиц в более засушливых областях. В Предуралье наблюдается резкое увеличение числа устьиц в южной тайге, а в Зауралье — в степи. Различия статистически достоверны.

Клетки хлорофиллоносной паренхимы хвои сосны очень разнообразны по своей форме и величине. В данном случае мы остановимся на оценке лишь одного их показателя — степени складчатости, который может, по нашему мнению, характеризовать потенциальные возможности клеток хлоренхимы к ассимиляции углекислоты и обменным процессам внутри листа. Чем более выражена складчатость клеток, тем больше их поверхность и выше степень соприкосновения с межклетным пространством. Кроме того, образование выступов внутри полости клетки позволяет разместиться большему числу хлорофилловых зерен (Раздорский, 1949).

Как видно из таблицы 76, степень складчатости возрастает от северной тайги к южной. Разница достигает 4—5% и достоверна ($t > 3{,}0$). Паренхимные клетки хвои деревьев, сформировавшихся в более благоприятных условиях, отличаются лучшими потенциальными возможностями к усвоению углекислоты.

Проводящая система иглы сосны обыкновенной, как извест-

Таблица 77

Число клеток ксилемы проводящих пучков хвои сосны обыкновенной в различных географических районах Урала

Ботанико-географическая зона и подзона	Число клеток			$\frac{\Sigma M_{ср}}{S, мм^2}$
	1-й пучок	2-й пучок	Суммарное число в 2 пучках $\Sigma M_{ср}$	
	$M_{ср} \pm m$	$M_{ср} \pm m$		
Предуралье				
Тайга				
Северная	59,6±2,59	59,9±2,86	119,5	165,5
Средняя	38,2±1,67	40,6±1,37	78,8	111,8
Южная	41,0±1,44	41,5±1,64	82,5	136,8
Зауралье				
Сосновые березовые леса	46,6±2,11	46,9±3,62	93,5	135,1
Степь	65,0±5,53	65,0±8,61	130,0	130,0
Горный Урал				
Сосново-березовые леса	43,4±3,80	47,8±3,50	91,2	106,0

но, представлена двумя проводящими пучками. С ними тесно связаны своими функциями трахеидные клетки трансфузионной ткани, передающие воду с минеральными и другими веществами из ксилемы проводящих пучков в хлоренхиму, а также живые крахмалоносные клетки, по которым идет ток органических веществ из хлоренхимы во флоэму проводящих пучков.

Проведенные подсчеты (табл. 77) свидетельствуют о большой равномерности развития обоих проводящих пучков — в том и другом случае имеется почти абсолютно одинаковое количество клеток. Общее количество ксилемных клеток в игле достигает в среднем 80—90 шт. Оно заметно повышается на крайнем северном и южном пределах произрастания сосны. Расчет индексов показывает, что усиление развития ксилемы проводящих пучков на юге (степь и горные леса) обусловлено разрастанием хвои в ширину. В условиях же северной тайги увеличилось не только абсолютное, но и относительное число клеток ксилемы.

Параллельно с увеличением числа клеток ксилемы умножается и количество трахеидных клеток (табл. 78), развитие которых, по-видимому, тесно связано с развитием первых. Наибольшее их число наблюдается в горных лесах и степи Южного Урала, а наименьшее — в южной и средней тайге Предуралья. При пересчете на единицу площади поперечного сечения у степного участка, наоборот, отмечается наименьшее относительное количество трахеидных клеток.

Насыщенность центрального цилиндра крахмалоносными клетками варьирует в среднем от 52 до 55 шт. на попереч-

Таблица 78

Число трахеидных и живых крахмалоносных клеток в трансфузионной ткани хвои сосны в различных районах Урала

Ботанико-географическая зона и подзона	Трахеидные клетки		Крахмалоносные клетки	
	$M_{ср} \pm m$	$M_{ср}/S$, *мм*²	$M_{ср} \pm m$	$M_{ср}/S$, *мм*²
Предуралье				
Тайга				
Северная	172,8±3,30	243	52,3±2,00	74
Средняя	160,2±4,70	227	55,3±2,39	78
Южная	152,2±4,40	236	36,1±1,58	60
Зауралье				
Сосново-березовые леса	178,0±4,38	257	50,6±3,02	73
Степь	206,4±12,53	206	67,0±12,08	67
Горный Урал				
Сосново-березовые леса	224,6±5,20	260	54,9±4,40	64

ном срезе иглы. У степных образцов она резко возрастает (67,0), а у южно-таежных — падает (36,1). Расчет индекса M/S подтверждает снижение количества крахмалоносных клеток у южнотаежного образца. У остальных образцов разница обычно несущественна, но можно, в общем, утверждать, что в южных районах относительное число указанных клеток меньше.

Известный монограф рода Pinus Госсен (Gaussen, 1960) придает определенное значение как диагностическому признаку измерению расстояния между проводящими пучками. Проведя такие замеры (табл. 79), мы установили значительное увеличение расстояния между пучками в южных и юго-восточных районах Урала. Это подтверждают как абсолютные, так и относительные показатели. В северной и средней тайге среднее расстояние колеблется от 185,3 до 191,9 *мк*, что составляет 0,140—0,143 от общей ширины иглы. В южной тайге, сосново-березовых равнинных и горных лесах и лесостепи оно увеличивается до 225—331 *мк*, что составляет 0,165—0,197 от поперечника хвои A.

Почти все монографы рода Pinus считают важным диагностическим признаком число смоляных каналов в ее хвое. Еще в прошлом веке было показано, что число смоляных каналов изменяется в широтном направлении (Holmerz, Ortenblad, 1888). По последним данным, на севере европейской части СССР и на севере Сибири хвоя имеет пониженное количество смоляных ходов, а в Армении и островных борах — повышенное (Правдин, 1964).

Таблица 79

Расстояние между проводящими пучками на поперечном срезе иглы сосны обыкновенной в различных районах Урала

Ботанико-географическая зона и подзона	Абсолютная величина, *мк*		Относительная величина
	$M_{ср} \pm m$	лимиты	$M_{ср}/A$
Предуралье			
Тайга			
Северная	191,9±9,32	146—235	0,143
Средняя	185,3±3,89	170—199	0,140
Южная	234,7±6,60	207—256	0,189
Зауралье			
Сосново-березовые леса	225,6±16,16	185—292	0,165
Степь	321,3±25,67	244—414	0,197
Горный Урал			
Сосново-березовые леса	288,7±13,4	219—353	0,190

Приведем сводную характеристику числа смоляных каналов в различных частях ареала сосны (табл. 80). Как видно, данные весьма разнородны. Но резюмируя их, можно считать, что в лесах Западной Европы (в Испании, Франции, Шотландии) в хвое сосны насчитывается меньше смоляных каналов, чем в районах от Польши к востоку. Детальных исследований анатомического строения хвои сосны, произрастающей в Азии, проведено очень немного. Имеющиеся небольшие данные по Зауралью, Западной Сибири и Казахстану как будто свидетельствуют о слабом различии в насыщенности хвои сосны этого района смоляными каналами.

Подсчет числа смоляных каналов для сосны, произрастающей на Урале (табл. 81), показывает, что, действительно, заметных различий в зависимости от природно-климатического района нет. На территории Урала, от северных районов Коми АССР до Челябинской и Курганской обл. и юга Башкирии в игле сосны насчитывается в среднем 9—12 смоляных каналов, что при пересчете на единицу площади поперечного сечения дает еще менее колеблющуюся величину — 13,5—16,2 канала на 1 *мм*². Исключение представляет сосна островных боров Казахстана, где количество смоляных ходов увеличивается до 14—21 шт. на срезе или 18,8 шт. на 1 *мм*².

У сосны обыкновенной, как правило, встречаются лишь периферические смоляные каналы. Редко можно увидеть промежуточные и срединные и очень редко — центральные смоляные ходы (табл. 82). Такая картина наблюдается всюду в лесной зоне. И лишь в степных борах очень заметно частое образование промежуточных и особенно срединных смоляных каналов.

Таблица 80

Среднее число смоляных каналов в хвое сосны обыкновенной (поперечный срез) в различных частях ареала

Район	Среднее количество смоляных каналов, шт.	Автор
Западная и Центральная Европа		
Северная Испания	3—8	Gaussen, 1960
Пиренеи	3—8	То же
Франция (Центральный Французский массив)	5—8	„
Восточные Альпы	9—13	„
Карпаты	4—7	„
Шотландия	8,6	Steven a. Carlisle, 1959
Польша	12—12,5	Sokolowski, 1931
Восточная Европа		
Латвийская ССР	8,0—13,8	Калниньш, Рупайс, Милютина, 1955
Новгородская обл.	13,5	Соколов, 1928
Украинская ССР	6,3—13,7	Моисеева, 1938
Крымская обл.	7,0	Соколов, 1928
Зауралье		
Челябинская обл.	12,8	Правдин, 1964
Курганская обл.	12,7	„
Западная Сибирь		
Новосибирская обл.	12,2	Мишуков, 1966
Казахстан		
Наурзумский бор	12,8	Правдин, 1964
Кустанайская обл.	15,6	„

На это указывает и Л. Ф. Правдин (1964). Не исключено, что частое появление срединных каналов представляет собой аномалию, вызванную сложными условиями существования сосны в степных районах.

Таким образом, сравнение анатомического строения хвои сосны обыкновенной, произрастающей в различных природно-климатических зонах, позволяет установить следующее.

1. В широтном направлении, с севера на юг, особенно при переходе от лесной зоны к лесостепи и степи, наблюдается сильное увеличение ширины и высоты иглы в связи с общим увеличением ее длины.

Таблица 51

Число смоляных каналов в однолетней хвое ростовых побегов сосны обыкновенной, произрастающей на Урале

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Среднее число каналов	
		на поперечном срезе иглы, шт. (в скобках — лимиты)	на 1 *мм*² поперечного среза, шт.
Предуралье			
Тайга			
Северная	Ухтинский (Коми ССР)	10,9 (8—15)	15,3
Средняя	Гайнский (Пермская обл.)	9,6 (6—12)	14,1
Южная	Чайковский (Пермская обл.)	9,7 (8—12)	16,2
Зауралье			
Средняя тайга	Ивдельский (Свердловская обл.)	9,1 (6—11)	13,5
Сосново-березовые леса	Талицкий (Свердловская обл.)	11,0 (9—13)	14,6
	Курганский (Курганская обл.)	10,0 (8—12)	16,0
Лесостепь	Аненнский (Челябинская обл.)	12,2	—
Степь	Семиозерный (КазССР)	17,8 (14—21)	18,8
Горный Урал			
Сосново-березовые леса	Белорецкий (БАССР)	12,0 (9—17)	13,9

При этом форма поперечного сечения иглы весьма константна и почти не связана с особенностями природно-климатических регионов. Относительная величина центрального цилиндра имеет тенденцию к возрастанию в юго-восточном направлении.

2. Изменения в анатомическом строении иглы сосны, наблюдаемые при переходе от одного географического района в другой, касаются, главным образом, количественных показателей — размеров тканей и клеток, количества отдельных клеток или анатомических элементов и т. д. Каких-либо новообразований, характерных для того или иного района, не подмечено. Все изученные количественные признаки обнаруживают достаточно тесную прямую связь с общими размерами иглы — ее высотой и шириной. Поэтому при увеличении поперечника хвои происходит увеличение толщины покровных тканей, количества клеток эндодермы, ксилемы, паренхимы, склеренхимы и др., увеличе-

Таблица 82

Число смоляных каналов разного типа на поперечном срезе хвои у сосны обыкновенной и ели сибирской

Ботанико-географическая зона	Район	Среднее число смоляных каналов			
		периферических	промежуточных	срединных	центральных
Сосна обыкновенная					
Предуралье					
Тайга					
Северная	Ухтинский (Коми АССР)	10,4	0,2	0,2	0,1
Средняя	Гайнский (Пермская обл.)	9,0	0,3	0	0
Южная	Чайковский (Пермская обл.)	9,2	0,1	0,1	0
Зауралье					
Сосново-березовые леса	Талицкий (Свердловская обл.)	10,7	0	0,1	0
Степь	Семиозерный (Каз.ССР)	11,9	1,7	4,0	0,3
Горный Урал					
Сосново-березовые леса	Белорецкий (БАССР)	11,6	0,3	0,2	0
Ель сибирская					
Предуралье					
Тайга					
Северная	Ухтинский (Коми АССР)	0,5	0,7	0,1	0
Южная	Чайковский (Пермская обл.)	0,5	0,5	0	0

ние числа смоляных каналов, размера центрального цилиндра и т. д. Данное обстоятельство нередко не учитывается исследователями. Для правильной оценки характера перестройки анатомических структур необходимо сочетание измерений абсолютных показателей с расчетом относительных индексов.

3. На юго-восточном и частично на северном пределах ареала сосны наблюдается установленное некоторыми авторами увеличение размеров клеток покровных тканей, эндодермы и количества склеренхимных волокон. В большинстве случаев это объясняется уже отмеченным фактом разрастания иглы и коррелирующим с ним изменением размера клеток. Исключение представляет достоверное увеличение развития склеренхимы в образцах из северной тайги.

В более засушливых и инсолированных районах юга и юго-востока в хвое сосны образуется несколько повышенное коли-

чество устьиц и усиливается степень складчатости стенок у клеток хлорофиллоносной паренхимы. Такая особенность анатомического строения хвои южных образцов свидетельствует о наличии у них лучших потенциальных особенностей к ассимиляции углекислоты.

4. В северотаежных образцах хвоя отличается лучшим развитием водопроводящей системы по сравнению с более южными, особенно степными образцами. Эта особенность направлена на регулирование водоснабжения хвои — некоторое ослабление развития ксилемных и трахеидных клеток в степных образцах позволяет лучше переносить обезвоживание тканей в летний период путем сокращения транспирации.

При оценке только абсолютных показателей оказывается, что общее количество клеток, обеспечивающих хвою водой и растворенными веществами, больше у образцов как из северной тайги, так и из степи в связи с большей толщиной последних.

5. По направлению к югу наблюдается увеличение как абсолютного, так и относительного размера среднего расстояния между проводящими пучками.

6. Количество смоляных каналов в хвое сосны мало зависит от географического района произрастания сосны. Расчеты показывают весьма близкие относительные показатели числа каналов на единицу площади поперечного сечения. Некоторое увеличение наблюдается лишь в островных степных борах Зауралья.

Хвоя сосны степных боров отличается, кроме того, часто встречающимися случаями развития смоляных каналов непосредственно в паренхиме, так называемые срединные каналы.

Этим выводам, полученным при изучении анатомического строения хвои сосны обыкновенной, не противоречат материалы измерений анатомических элементов ели сибирской (табл. 83). У данного вида в более южных районах также наблюдается некоторое разрастание хвои в толщину и высоту, в связи с чем происходит уменьшение величины индексов A/L и B/L (табл. 84). Имеет место и усиление развития покровных тканей (кутикулы и эпидермиса) и эндодермы у более толстой хвои южной тайги в связи с ростовыми корреляциями, имеющими место в пределах иглы. По той же причине увеличивается и размер центрального цилиндра. При расчете относительных показателей намечавшиеся различия в основном теряются. Однако у ели сибирской по сравнению с сосной заметно выражено упрочнение покровов на севере в связи с увеличением длины и ширины клеток гиподермы в результате усиления развития второго гиподермального слоя, что наблюдается обычно в углах хвоинок. На южном участке, как и у сосны, образуется больше устьиц.

У ели сибирской на поперечном срезе иглы встречается лишь 1—2 смоляных канала. При этом одинаково часто развиваются как периферические, так и промежуточные каналы. Срединные

Таблица 83

Характеристика анатомического строения однолетней хвои ели сибирской, произрастающей в Предуралье (поперечный срез на середине иглы)

Ботанико-географическая подзона	Район	Длина хвои, *мм*	Ширина (*А*), *мм*	Высота (*В*), *мм*	Толщина кутикулы и эпидермиса (*КЭ*), *мк*	Клетки гиподермы			Клетки эндодермы			Диаметр центрального цилиндра (*Ц. ц.*) *мк*	Число устьиц (*У*), шт.	Смоляные каналы		
						длина (*Гд*), *мк*	ширина (*Гш*), *мк*	число во 2-м слое, *Гк*	длина (*Эд*), *мк*	ширина (*Эш*), *мк*	число (*Эк*) шт			число шт. периферийных и промежуточных	число шт. срединных	ширина канала (наружная), *мк*
Тайга																
Северная	Ухтинский (Коми АССР	10,8	0,95	0,96	14,63	16,95	17,07	26,8	37,8	15,85	22,4	284,1	4,9	1,25	0,08	98,2
Южная	Чайковский (Пермская обл.)	13,4	1,12	1,03	16,12	17,74	15,85	12,7	40,6	19,02	22,8	334,8	6,3	1,04	0	90,5

Таблица 84

Относительные размеры анатомических элементов хвои ели сибирской

Район	*А/L*	*В/L*	*В/А*	*КЭ/В*	Гиподерма			Эндодерма			*Ц. ц/А*	*У/А*
					Гд/А	*Гш/В*	*Гк/А*	*Эд/А*	*Эш/В*	*Эк/А*		
Ухтинский (Коми АССР)	0,088	0,089	1,01	0,0153	0,0178	0,0178	0,028	0,040	0,016	0,023	0,030	5,7
Чайковский (Пермская обл.)	0,092	0,083	0,92	0,0156	0,0159	0,0154	0,013	0,036	0,018	0,020	0,030	5,6

и центральные почти никогда не встречаются. Различий по числу смоляных каналов у ели из северной и южной тайги не установлено.

Изменчивость содержания в хвое и шишках различных минеральных элементов и общей золы

Исследования, проведенные с сельскохозяйственными культурами, показали наличие географического градиента биохимического состава растений. В широтном направлении изменяется содержание белков в зерне злаков, масла в семенах масличных культур, сахаров в корнеплодах свеклы и т. д.

Закономерности химической изменчивости культурных растений, по-видимому, далеко не всегда можно экстраполировать на дикорастущие виды, особенно древовидные. Кстати, и материалов о географической изменчивости химического состава в отношении последней систематической группы почти нет. Можно считать лишь более или менее доказанным увеличение у древесных растений по мере продвижения к северу содержания в листьях деревьев и кустарников аскорбиновой кислоты (Альбенский, 1947; Пименов, Шретер, 1964; Гром, 1967, и др.). В то же время некоторые исследователи (например, Руке, Melville, 1942) такую закономерность не обнаружили.

Л. Е. Родин и Н. И. Базилевич (1965), синтезировав исследования большого числа авторов, пришли к выводу, что в пределах лесной зоны зольность листьев таких видов, как береза и ель обыкновенная, повышается в лучших почвенных условиях и южных районах.

По нашим данным (табл. 85), содержание золы в хвое сосны обыкновенной в связи с изменением физико-географической среды колеблется в среднем от 2,00 до 2,88%. Обычно оно достигает 2,30—2,60%. Это несколько выше средней величины, которую приводит Л. А. Иванов (1936),— 1,93%. В пределах природно-климатического района процент золы сильно изменяется в зависимости от различных причин. Он может составлять всего лишь 1,4—1,7% и может подниматься до 3—3,5%. Такая сильная степень варьирования не позволяет установить достоверных различий колебания процента золы в зависимости от того, в какой природно-климатической подзоне произрастает сосна. Да и в пределах подзоны возможны сильные колебания. В общем можно заметить некоторое увеличение зольности хвои по мере продвижения на юг, от предлесотундровых лесов к лесостепи. Увеличение достигает 0,5—0,8%. Заметное снижение содержания золы, однако, наблюдается лишь на крайних северных пределах произрастания сосны.

Содержание общей золы в шишках сосны гораздо меньше, чем в ее хвое (табл. 86). Оно достигает обычно 0,5—0,7%.

Таблица 85

Содержание общей золы в однолетней хвое сосны обыкновенной в различных районах Урала (среднее за два года)
% от сухого веса

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Число модельных деревьев	Среднее содержание золы	
			$M_{ср}$	лимиты
Предуралье				
Предлесотундровые редкостойные леса	Интинский (Коми АССР)	13	2,00	1,40—3,18
Тайга				
Северная	Ухтинский (Коми АССР)	28	2,11	1,41—2,68
Средняя	Гайнский (Пермская обл.)	11	2,60	1,72—3,47
Южная	Чайковский (Пермская обл.)	19	2,72	2,21—3,52
Лесостепь	Дюртюлинский (БАССР)	10	2,88	2,07—3,93
Зауралье				
Тайга				
Северная	Березовский (Тюменская обл.)	10	2,27	1,66—3,36
Средняя	Ивдельский (Свердловская обл.)	21	2,48	1,68—3,38
Сосново-березовые леса	Талицкий (Свердловская обл.)	65	2,60	1,95—3,53
Лесостепь	Звериноголовский (Курганская обл.)	10	2,24	1,89—3,13
Горный Урал				
Сосново-березовые леса	Белорецкий (БАССР)	26	2,47	1,78—3,22
То же	Зилаирский (БАССР)	10	2,83	1,62—3,59

Примечательно, что в шишках сосны, произрастающей в Предуралье и в горах Южного Урала, содержание золы выше по сравнению с зауральской сосной. Различия в основном достоверны

$$t_{3-1} = 3{,}0 \qquad t_{3-5} = 4{,}3$$
$$t_{4-2} = 1{,}5 \qquad t_{4-5} = 2{,}9$$

Нам не удалось найти данных других авторов о содержании золы в шишках сосны.

В хвое сосны обыкновенной было определено также содержание общего фосфора (табл. 87). Оно колеблется в среднем от 0,092 до 0,124%, что соответствует данным Эбермайера (Ebermayer, 1876) для Германии, Броуна и других для Англии (Brown, Carlisle, White, 1966) и Поргасаара (1966) для Эстонской ССР. Однако эта цифра меньше величины, приводимой Зражевским и Крот (1955).

Таблица 86

Содержание общей золы в спелых шишках сосны обыкновенной в различных районах Урала (в % от абсолютно сухого веса)

Ботанико-географическая зона и подзона*	Среднее содержание золы	
	$M_{ср} + m$	лимиты
Предуралье		
Тайга		
Средняя	0,72±0,056	0,50—1,02
Южная	0,65±0,069	0,54—0,75
Зауралье		
Средняя тайга	0,52±0,034	0,44—0,63
Сосново-березовые леса	0,52±0,060	0,44—0,72
Горный Урал		
Сосново-березовые леса	0,72±0,031	0,58—0,94

* Административные районы те же, что и в табл. 85.

Таблица 87

Содержание общего фосфора в однолетней хвое и спелых шишках сосны обыкновенной в различных районах Урала, % к абсолютно сухому весу

Ботанико-географическая зона и подзона	Хвоя $M_{ср} + m$	лимиты	Шишки $M_{ср} + m$	лимиты
Предуралье				
Северная тайга	0,124±0,0042	0,113—0,138	—	—
Средняя	0,092±0,0046	0,089—0,100	0,058±0,0060	0,032—0,071
Южная	0,098±0,0029	0,088—0,114	0,106±0,0074	0,057—0,153
Зауралье				
Средняя тайга	0,121±0,0065	0,099—0,142	0,058±0,0035	0,032—0,077
Сосново-березовые леса	0,092±0,0055	0,079—0,115	0,051±0,0041	0,030—0,076
Степь	0,105±0,0063	0,089—0,147	0,061±0,0050	0,038—0,103
Горный Урал				
Сосново-березовые леса	0,118±0,0055	0,094—0,155	0,128±0,0055	0,084—0,156

Для сосны не подтверждается соображение об увеличении накопления фосфора по мере улучшения почвенно-климатических условий, которое высказывают многие авторы (Родин, Базилевич, 1965). Повышенное содержание фосфора в хвое сосны можно наблюдать в подзоне северной тайги, а сниженное —

в более благоприятных условиях южной тайги и сосново-березовых лесов. По-видимому, большое влияние оказывают такие факторы, как содержание фосфора в почвообразующей породе, динамика его оттока из плодов и листьев, которые нивелируют проявление географического градиента.

Содержание фосфора в спелых шишках сосны колеблется от 0,031 до 0,128%. Обычно оно на 10—50% ниже, чем в хвое. Определенной закономерности в варьировании этого признака не подмечено. Следует лишь указать на повышенное накопление этого элемента в шишках сосны, произрастающей в горах Южного Урала. Кстати, в этом районе наблюдается повышенное содержание фосфора и в хвое.

Фосфор является важнейшим макроэлементом, без которого невозможно осуществление основных процессов жизнедеятельности зеленого листа. Интересно проследить также географическую изменчивость в содержании элемента, являющегося во многих случаях относительно инертным веществом, кальция. Последний обладает меньшей реагентностью и особенности его накопления в тканях гораздо слабее отзываются на жизнедеятельности растений.

В различных районах Урала среднее содержание кальция в шишках колеблется от 0,12 до 0,25% (табл. 88). Оно, кроме того, сильно варьирует у отдельных деревьев. По направлению с севера на юг заметно некоторое увеличение накопления данного элемента, что, однако, слабо доказывается статистически (коэффициент достоверности $t < 2$).

Таблица 88

Содержание общего кальция в спелых шишках сосны обыкновенной в различных районах Урала
(% к абсолютно сухому весу)

Ботанико-географическая зона и подзона	$M_{ср} + m$	Лимиты
Предуралье		
Тайга		
Северная	0,12±0,002	0,09—0,12
Средняя	0,16±0,006	0,11—0,19
Южная	0,15±0,005	0,12—0,19
Зауралье		
Средняя тайга	0,20±0,011	0,11—0,33
Сосново-березовые леса	0,23±0,017	0,15—0,35
Степь	0,24±0,009	0,16—0,28
Горный Урал		
Сосново-березовые леса	0,25±0,007	0,21—0,30

Более отчетливо проявляются различия в содержании кальция у деревьев сосны, произрастающих в западной и восточной частях изученной территории. В Предуралье в шишках сосны накапливается 0,12—0,16% кальция, тогда как в Зауралье и на Горном Урале гораздо больше — 0,20—0,25%. Различия всегда достоверны, $t = 2{,}5—4{,}4$.

По-видимому, более сухой климат Зауральской равнины способствует интенсивному накоплению кальция в шишках сосны. Большое значение имеет также насыщенность почвы кальцием — она выше на юго-востоке, в подзоне сосново-березовых лесов, в степи, а также и на Горном Урале, где распространены горные породы, обогащенные кальцием.

Таким образом, закономерности географической изменчивости химического состава органов древесных растений весьма сложны. Общая зольность хвои у сосны обыкновенной обнаруживает весьма незначительную связь с географическим местоположением участка. Этот показатель относительно устойчив в пространственном аспекте. Его варьирование обусловливается наличием разнообразных мало изученных, слабо связанных с природно-климатическим расчленением территории факторов. То же самое можно сказать и в отношении содержания общего фосфора в хвое сосны.

Накопление минеральных элементов в спелых шишках сосны характеризуется более заметной корреляцией с местоположением древостоя. При этом основную роль играет не широтная зональность, а принадлежность участка к определенной физико-географической области. Сосна в Предуралье имеет повышенное содержание общей золы и, наоборот, пониженное содержание кальция в шишках по сравнению с зауральской сосной. Сосна горной части Южного Урала накапливает в шишках много золы и общего кальция.

Изменчивость содержания хлорофилла в хвое сосны обыкновенной

Суммарное содержание хлорофилла в однолетней хвое ростовых побегов сосны обыкновенной на Урале колеблется в среднем от 0,83 до 1,18% в зависимости от природно-климатического района (табл. 89). Такие колебания в общем невелики, они перекрываются размахом индивидуальной изменчивости. Наиболее заметно выделяется степной район Зауралья, где наблюдается довольно сильное снижение содержания зеленых пигментов. Это объясняется повышенной инсоляцией в степи, а как известно, усиление интенсивности освещения вызывает ослабление синтеза хлорофилла. Та же самая причина обусловливает повышенное накопление пигмента в древостое, расположенном в Пермской обл. Более значительное количество пасмурных

Таблица 89

Содержание хлорофилла в однолетней хвое сосны обыкновенной в различных районах Урала, % к абсолютно сухому веществу

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Сроки определения	$M_{ср} \pm m$	Лимиты	Отношение *а* к *б*
Тайга					
Средняя	Ивдельский (Свердловская обл.)	31.VII-2.VIII 1963 г.	0,98±0,035	0,87—1,19	3,08
Южная	Пермский (Пермская обл.)	30.VII—1.VIII—1963 г.	1,18±0,026	1,06—1,30	3,21
•	Пригородный г. Свердловск (Свердловская обл.)	1—3.VIII 1962 г. 23—25.VII 1964 г.	1,02±0,041	0,74—1,38	2,78
Степь	Анненский (Челябинская обл.)	11—14.VIII 1963 г.	0,83±0,043	0,63—1,03	3,36

дней, общее снижение инсоляции по сравнению с сухим Зауральем определяет усиленный синтез хлорофилла. В обоих случаях различия достоверны ($t_{2—3} = 3,1$; $t_{3—4} = 3,4$ и т. д.). Насаждения сосны, произрастающие в пригородном районе Свердловска и в Ивдельском районе, занимают промежуточное положение по сравнению с Пермским и Анненским участками, что и определяет для них среднее значение содержания хлорофилла.

В целом же рассматриваемый признак весьма стабилен и необходимы резкие отклонения в метеорологической обстановке, чтобы возникли изменения в содержании пигментов. В связи с этим трудно согласиться с Н. А. Ларионовой (1968), обнаружившей очень сильное (на 38—46%) варьирование содержания хлорофилла в хвое сеянцев кедра сибирского из семян разного происхождения.

Количество отдельных пигментов изменяется в основном параллельно общему их содержанию. Наибольшее накопление хлорофилла *а* и хлорофилла *б* наблюдается в южной тайге Предуралья, а наименьшее — в степной зоне. Два других участка занимают промежуточное положение. Однако полной синхронности в изменении содержания хлорофиллов разных типов нет, в связи с чем и наблюдается колебание отношения *а/б*. Этот показатель имеет наибольшую величину (3,36) в борах степной полосы, несколько ниже величина *а/б* в сосняках средней тайги Зауралья, южной тайги Предуралья и особенно на южнотаежном участке Зауралья (*а/б* = 2,78). Однако различия не столь значительны, чтобы можно было говорить о какой-либо географически обусловленной дифференциации пигментного комплекса по указанному признаку. Величина *а/б* колеблется около среднего значения 3,0.

Изменчивость размера мужских шишек и пыльцевых зерен

Размеры мужских шишек (колосков) тесно связаны с условиями, в которых они формируются. Среди этих условий важнейшую роль играет месторасположение шишки в кроне дерева, что определяет ее снабжение питательными веществами. Так, у сосны обыкновенной (деревья IV класса возраста, произрастают у ст. Палкино, пригородная зона г. Свердловска) размеры колоска достигали на ветвях III порядка 33,1±0,8 *мм*; на ветвях IV порядка —28,4±1,05 *мм*. Разница достоверна ($t = 3,2$).

Значительное влияние оказывают и экологические факторы — тепло, свет, влага. На более освещенных местах и плодородных почвах сосна чаще образует более крупные мужские шишки. По той же причине в южных районах Урала, где сосна имеет лучшие условия репродукции, на деревьях формируются более мощные шишки (табл. 90). В 1967 г. в степном бору (Анненский р-н Челябинской обл.) длина мужских колосков превышала таковой у сосны из средней тайги примерно на 20%, а ширина на 10%. Соответственно, в колоске образовалось больше стробилов (на 10%), имевших к тому же увеличенный размер. Очень заметно увеличилось количество микроспорофилов, приходящееся на один стробил: с 39,3 до 57,2 шт. Разница в большинстве случаев достоверна.

Однако такие различия возникают между отдаленными территориями. При меньшей разобщенности сосновых древостоев величина шишек колеблется мало, Так, в южнотаежной полосе Зауралья длина мужских колосков в районе Свердловска достигает в среднем 7,9 *мм*, а в районе пос. Шаля, расположенном в 130 *км* от Свердловска, в среднем 8,3. Разница составляет не более 5%.

Абсолютные размеры пыльцевых зерен колеблются слабо (табл. 91). Общая длина пыльцевого зерна (L) варьирует в пределах 68,5—72,5 *мк*; длина тела (A) 47,0—50,2 *мк*; высота (B) 34,3—38,8 *мк*. Незначительно и варьирование размеров пыльцевого мешка: $C = 23,9—26,3$ *мк*, $D = 29,6—31,4$ *мк*. При низких и средних уровнях вероятности достоверные отличия по общей длине тела пыльцевого зерна имели во многих случаях образцы из Башкирского заповедника и частично Ивдельского района. У них пыльцевые зерна крупнее, чем на остальных участках. У остальных образцов достоверных различий по величине пыльцевых зерен не наблюдалось.

Такое же положение и в отношении других показателей, характеризующих размеры пыльцевых зерен. На всем протяжении изученной части ареала — от северной тайги до степи размеры пыльцевых зерен остаются почти неизменными, за исключением Башкирского образца. Соответственно, и значение коэффициента вариации признаков, характеризующих размеры пыльце-

Таблица 90

Характеристика мужских шишек сосны обыкновенной в период мейоза в средней тайге и степных борах Урала

Сбор IV–V 1967 г.

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Число модельных деревьев, шт.	Размеры колоска, мм			
			Общая длина	t	Толщина	t
Средняя тайга Горного Урала	Шалинский (Свердловская обл.)	17	8,25±0,25	6,12	5,10±0,20	1,68
Зауральская степь	Анненский (Челябинская обл.)	22	10,84±0,34		5,47±0,10	

вых зерен, в целом по Уралу очень невелико. *C* достигает по Зауральской части для показателя *L* — 2,4%, для *A* — 2,5%, для *B* — 2,9%, для *C* — 4,6%, для *D* — 3,2%.

С нашими данными хорошо согласуются показатели, приводимые для многих других областей СССР. Однако в Западной Сибири общий размер тела пыльцы несколько ниже, чем на Урале и прилегающих территориях. Не исключено, что это обусловлено спецификой применяемой методики. Остальные признаки западносибирской сосны почти идентичны показателям, вычисленными нами. Марсе (Marcet, 1951) для Франции дает размеры пыльцы *A* = 44—55 *мк*, *B* = 38—45 *мк*. Пыльца сосны, выросшей во Франции, не отличается от уральской по длине тела, но имеет большую ширину его.

Обратимся к относительным показателям, характеризующим форму пыльцевых зерен (табл. 92). Индексы пыльцы, происходящей из разных районов Урала, близки между собой. Индекс *A/L* колеблется в пределах 0,68—0,71, *A/B* — от 1,24 до 1,38. Различия величины *A/L* обычно статистически недостоверны. Однако заметно некоторое превышение значения *A/L* в районах Предуралья, а также и в Западной Сибири.

По индексу *A/B* имеются достоверные отличия у пыльцы, происходящей из горных районов Урала, от пыльцы равнинных областей. При этом у горной пыльцы может наблюдаться как повышенное, так и пониженное значение данного показателя. Пыльца горной сосны, следовательно, более вариабильна по форме тела, чем равнинная. Она может быть более округлой и, наоборот, более вытянутой. Пыльцевые зерна равнинной сосны отличаются гораздо более однообразной формой. Пыльца французской сосны характеризуется округлостью формы, у нее индекс *A/B* = 1,11—1,25, тогда как для Урала средняя величина *A/B* = 1,24—1,33.

Число стробилов, шт.	t	Средняя длина стробила, мм	t	Число спорофиллов в стробиле, шт.	t
37,8±1,88	2,52	2,13±0,167	2,32	39,3±1,24	7,52
43,8±1,46		2,55±0,069		57,2±2,03	

Высокую степень устойчивости показывает так называемая «парусность» пыльцевых зерен. Как правило, ее величина всюду одна и та же — 0,63—0,64. Заметное отклонение от нормы дает лишь насаждение сосны в районе заповедника «Денежкин Камень». Суровой природе Горного Севера сопутствует относительное разрастание пыльцевых мешков. Это определяет также и снижение величины индексов *A/D*, *B/D* и *A/C*. При этом различия достоверны при уровне вероятности 0,95—0,99%. Величина парусности, вычисленная по материалам Т. П. Некрасовой, также свидетельствует об увеличении относительного размера воздушных мешков в Западной Сибири. Парусность восточноевропейской сосны не отличается от уральской.

Таким образом, признаки, характеризующие размеры пыльцевых зерен, очень константны. Лишь в отдельных случаях наблюдаются отклонения от средней нормы. Это чаще встречается в горных районах, а также на севере Урала. Однако отклонения весьма невелики. Сравнение уральской сосны с другими географическими расами показывает малое различие размерных показателей пыльцевых зерен. Однако по сравнению с Западной Европой на Урале пыльца характеризуется более вытянутой формой тела.

В то же время форма и размеры мужских шишек довольно сильно колеблются в зависимости от того, в каком географическом районе произрастает сосна. Размеры мужских стробилов и колосков, количество стробилов и микроспорофиллов выше в южных районах по сравнению с северными. Эта закономерность отражает общую зависимость размеров мужских генеративных органов от экологических факторов.

Таблица 91

Изменчивость размеров пыльцевых зерен сосны обыкновенной в различных районах Урала. Приведены средние величины ($M_{ср}$) и ошибка (m)

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Размеры зерен, *мк*				
		L	*A*	*B*	*C*	*Д*
Предуралье						
Тайга						
Средняя . . .	Гаинский р-н (Пермская обл.)	70,9±0,98	50,2	37,7	26,1	30,5
Южная . . .	Чайковский (Пермская обл.)	69,2±0,94	49,2	37,4	23,9	30,6
Зауралье						
Тайга						
Средняя . . .	Ивдельский р-н (Свердловская обл.) . .	71,7±0,43	49,8	38,8	25,7	31,1
Южная . . .	Пригородный р-н (г. Свердловск)	69,6±0,54	48,3	38,0	24,8	29,6
Сосново-березовые леса . .	Талицкий р-н (Свердловская обл.) . .	70,8±0,5	49,2	37,6	25,7	30,2
То же	Курганский р-н (Курганская обл.) . . .	68,5±0,80	47,0	37,0	24,0	30,5
Степь	Семиозерный р-н (Каз. ССР)	70,0±0,78	48,7	37,7	24,5	30,1
Горный Урал						
Северная тайга	Заповедник „Денежкин камень" (Свердловская обл.)	69,3±0,92	47,2	34,3	26,3	31,0
Сосново-березовые леса . .	Ильменский заповедник (Челябинская обл.)	68,6±0,82	48,3	39,0	24,6	30,5
То же	Башкирский заповедник (БАССР)	72,5±0,62	49,1	38,6	26,3	31,4
Другие районы СССР	Московская и Тамбовская области (данные М. Х. Моносзон-Смолиной)	69,9	48,2	40,1	26,5	29,8
	Западная Сибирь (данные Т. П. Некрасовой)	66,3	48,6	39,9	28,5	31,6

Изменчивость размера и формы женских шишек

Географическая изменчивость размеров шишек мало изучена. О. Г. Каппер (1954), Л. Ф. Правдин (1964) и некоторые другие считают, что с севера на юг наблюдается увеличение размера шишек сосны обыкновенной. По данным Т. П. Некрасовой

Таблица 92

Изменчивость индексов пыльцевых зерен сосны обыкновенной в различных районах Урала

Ботанико-географическая зона и подзона	Индексы					
	A/L	*A/B*	*A/Д*	*B/Д*	*A/C*	Парусность
Предуралье						
Тайга						
Средняя	0,71	1,33	1,64	1,24	1,92	0,64
Южная	0,71	1,32	1,61	1,22	2,06	0,63
Зауралье						
Тайга						
Средняя	0,69	1,28	1,60	1,25	1,94	0,64
Южная	0,68	1,26	1,56	1,23	2,01	0,64
Сосново-березовые леса	0,69	1,31	1,63	1,24	1,91	0,64
То же	0,69	1,27	1,55	1,21	1,96	0,65
Степь	0,70	1,29	1,62	1,25	1,99	0,63
Горный Урал						
Северная тайга	0,68	1,38	1,52	1,17	1,79	0,70
Сосново-березовые леса	0,70	1,24	1,58	1,28	1,97	0,63
То же	0,68	1,27	1,57	1,23	1,87	0,66
Московская и Тамбовская области (данные М. Х. Моносзон-Смолиной)	0,70	1,22	1,70	1,35	1,85	0,64
Западная Сибирь (данные Т. П. Некрасовой)	0,73	1,22	1,54	1,26	1,70	0,68

Вычислены нами по материалам указанных авторов.

(1960), для Западной Сибири зональные различия в весе и длине шишки очень незначительны. В Швеции длина шишек ели обыкновенной, как показал Андерсон (Andersson, 1965), увеличивается от северных границ к южным на 4—5 *см*, что происходит, по-видимому, в основном за счет того, что север Швеции покрыт горами, а южная часть представляет собой равнину. Если же внести поправку на абсолютную высоту местности, то увеличение длины шишек достигает примерно 1,5 *см* на 7° широты.

По нашим данным, длина шишек в широтном направлении на Урале изменяется слабо (рис. 28). Для сосны это изменение достигает всего 3—5 *мм* на протяжении 14—15° широты. Гораздо сильнее колеблется средний вес — он увеличивается от

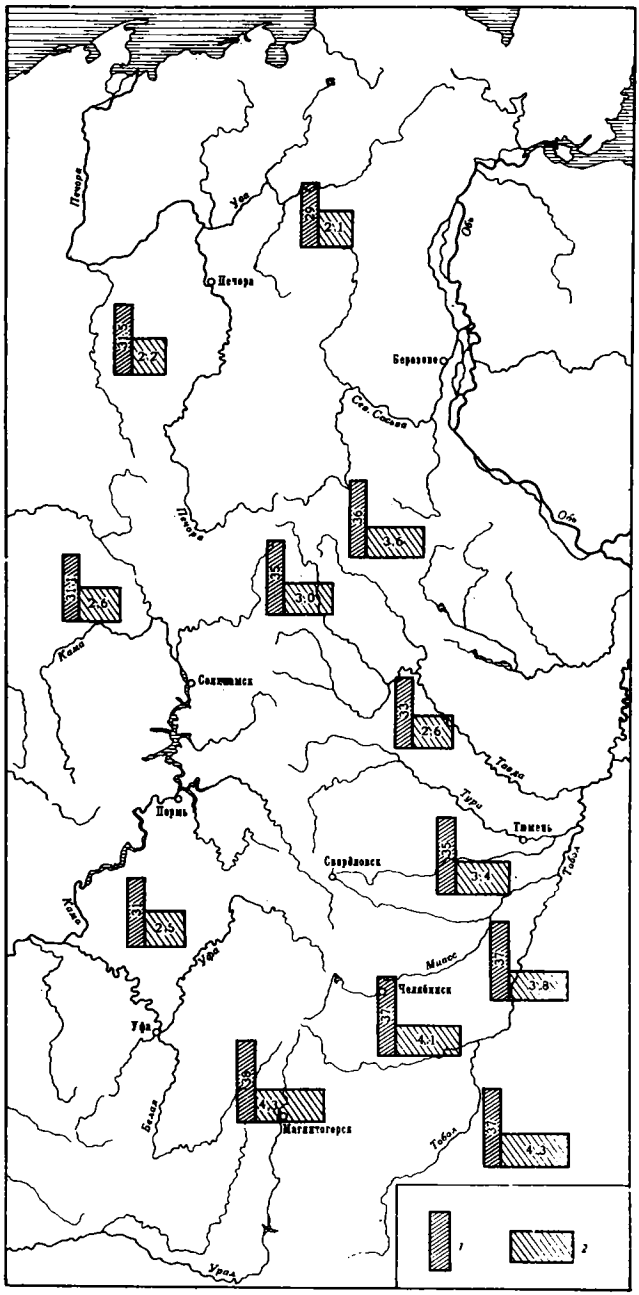


Рис. 28. Средняя длина и вес шишек сосны обыкновенной на Урале

1 — средняя длина шишки, *мм*; *2* — средний вес шишки, *г*

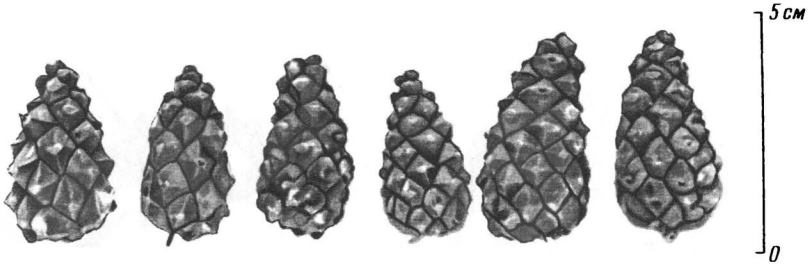


Рис. 29. Шишки сосны обыкновенной из средней тайги Зауралья. Ивдельский р-н Свердловской обл.

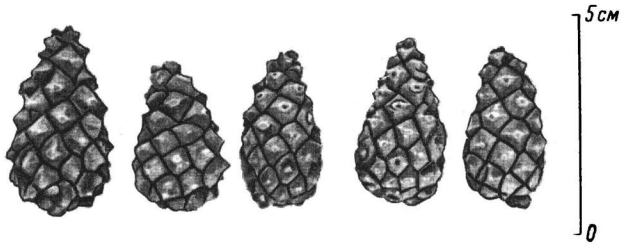


Рис. 30. Шишки сосны обыкновенной из северной тайги Зауралья. Ханты-Мансийский национальный округ Тюменской обл.

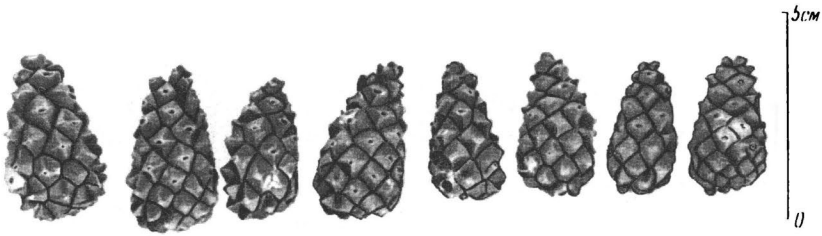
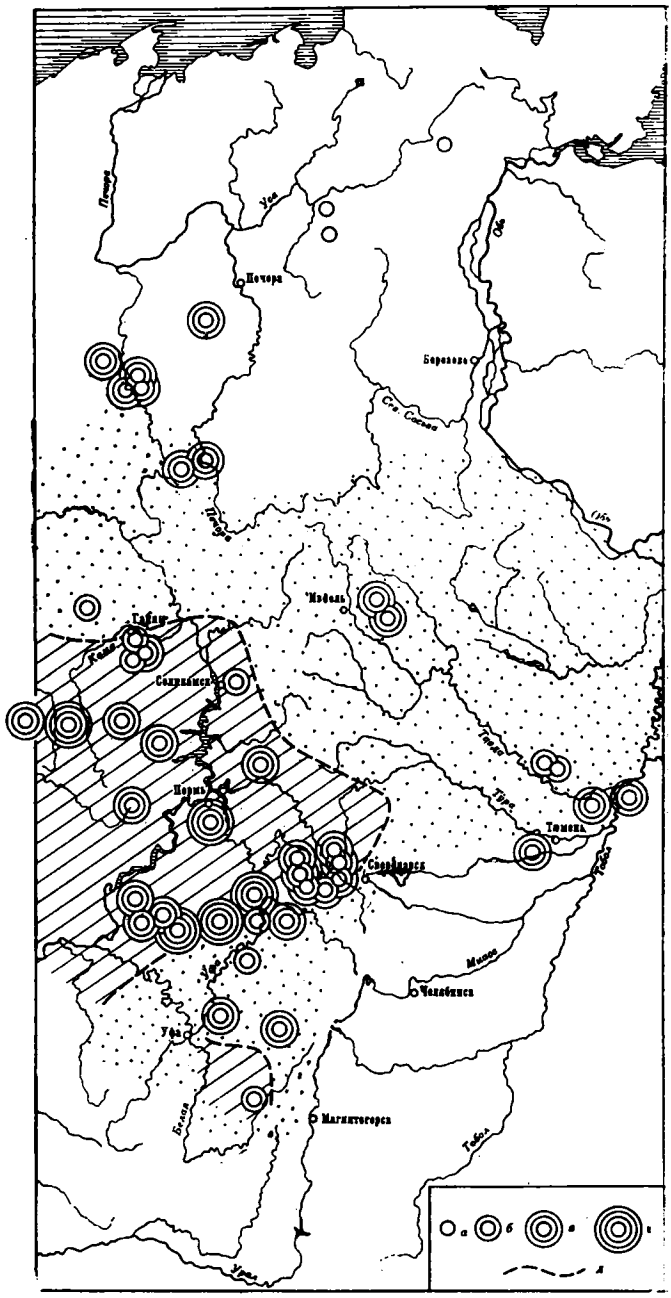


Рис. 31. Шишки сосны обыкновенной из подзоны сосново-березовых лесов Зауралья. Талицкий р-н Свердловской обл.


Печора
Уса
Печора
Обь
Березово
Сев. Сосьва
Обь
Печора
Ивдель
Гайны
Кама
Соликамск
Пермь
Тюмень
Тобол
Свердловск
Уфа
Уфа
Миасс
Челябинск
Белая
Магнитогорск
Тобол
Урал
а
б
в
г
д

2,2—2,5 на севере лесной зоны до 4,0—4,3 *г* в степной полосе. При этом в пределах лесной зоны величина шишек мало изменяется (рис. 29, 30, 31). Сосна может в благоприятные годы продуцировать хорошие, достаточно крупные шишки даже в предлесотундровой полосе. Однако здесь наблюдаются значительные колебания размера шишек у отдельных деревьев и на отдельных участках. В переходной подзоне сосново-березовых лесов вес шишек заметно возрастает и особенно тяжелыми становятся шишки в степной зоне. Длина же их, как отмечалось, изменяется гораздо меньше. В южном направлении увеличивается удельный вес и толщина шишки. В связи с этим, некоторое значение приобретает величина отношения $P(г)/L(см)$. Чем тяжелее шишки, тем выше эта величина. В лесной зоне она равна 0,70—0,90 при весе шишки 2,2—3,1 *г*. В подзоне сосново-березовых лесов индекс P/L становится приблизительно равным 1,0 (при среднем весе 3,3—3,9 *г*), а южнее увеличивается до 1,10—1,30. Это происходит при достижении среднего веса шишек 4 *г* и более.

Наиболее интересной закономерностью является увеличение длины шишек сосны в Зауралье. Если в районах Предуралья средняя длина колеблется в пределах 30—31 *мм*, то к востоку от хребта она поднимается до 33—36 *мм*. Разница для соответствующих подзон достоверна ($t > 3$). Увеличение веса шишек в восточных районах менее ярко проявляется, хотя также имеет место. В Предуралье средний вес в лесной зоне достигает 2,5—2,7, а в Зауралье — 2,6—3,6 *г*.

Наибольшую величину имеют шишки деревьев сосны, произрастающих в степных борах и лесных массивах гор Южного Урала. Здесь их средний вес поднимается выше 4 *г* (в Зилаирском районе в среднем даже до 4,9 *г*), а длина более 36 *мм*. Наиболее благоприятные условия для образования крупных шишек сосна, следовательно, находит в более сухом климате восточных и особенно жарком климате юго-восточных районов, а также в горах Южного Урала. С другой стороны, нельзя исключать и возможности неодинакового происхождения западно- и восточноуральских популяций сосны, что определяет специфику их генотипического состава.

У ели сибирской географический градиент размера шишек выражен примерно так же, как и у сосны (рис. 32). На всем протяжении таежной зоны, где распространена эта порода, длина ее шишек варьирует беспорядочно, подчиняясь, по-видимому, главным образом динамике эдафических факторов и особенно-

---

Рис. 32. Средняя длина шишек и вес семян ели сибирской в лесах Урала

Длина шишек: *а* — до 55; *б* — 55—60; *в* — 65—70; *г* — свыше 70 *мм*

Заштрихована зона, где вес 1000 семян достигает 5,5 *г*, пунктиром обозначена зона со средним весом 4,5—5,0 *г*

стей погоды данной местности, к которым ель более чувствительна, чем сосна. В отдельные годы длина шишек ели европейской может, например, различаться до 30% (Holubčik, 1967). При этом отражаются, несомненно, и особенности генотипического состава популяций, определяющие значительное колебание размера шишек в пределах одного природного района.

Наиболее четко проявляется резкое снижение длины шишек ели в предлесотундровых лесах, где эта порода находится в пессимальных условиях, на границе ареала. Здесь шишки очень мелкие — 45—50 *мм*. Некоторое увеличение длины шишек в лесной зоне наблюдается в подзоне южной тайги (до 65—70 *мм*). В среднем же длина шишек сибирской ели в таежной зоне Предуралья колеблется от 55—60 до 65—70 *мм*.

В таежных лесах Зауралья, по нашим относительно неполным данным, средняя длина шишек колеблется от 57—58 до 65—67 *мм*, что показывает некоторое снижение по сравнению с западными образцами. Однако снижение это очень невелико и заметных различий в размере шишек сибирской ели на западе и востоке изученной территории не наблюдается.

Резкое увеличение размера шишек ели сибирской имеет место в переходной полосе от таежной зоны к широколиственным лесам Предуралья. Здесь средняя длина может достигать 75—77 *мм*.

Размеры шишек кедра сибирского также обнаруживают тенденцию к увеличению в более южных районах Зауралья (табл. 93, рис. 33, 34). Их средняя длина от северных пределов произрастания кедра до южных увеличивается на 16 *мм*, а средний вес еще сильнее — на 13 *г*, т. е. вдвое. Однако следует отметить, что вес шишек в южной тайге несколько завышен в связи с тем, что Н. А. Луганский (1962), данные которого здесь использованы, определял не абсолютно-сухой вес, как делали мы, а воздушно-сухой. В южной тайге увеличивается количество семенных чешуй и семян в шишках кедра, а также (как и у сосны обыкновенной) поднимается удельный вес шишек (P/L). Процент полнозернистых семян в предлесотундровых и северотаежных лесах, как показывают наши данные, у кедра совершенно одинаков. Однакс в южной тайге, по расчетам Н. А. Луганского, он сильно возрастает.

Математическая оценка географической изменчивости длины шишек показывает низкие величины варьирования. Коэффициент вариации достигает для Предуралья: у сосны обыкновенной 6—8%, у ели сибирской 12—13%. Географическая изменчивость размера шишек ели несколько выше из-за резкого падения их длины в предлесотундровых лесах.

Выше уже говорилось о довольно тесной связи между размерами шишек и количеством содержащихся в них семян. Это обстоятельство в известной мере отражается на содержании семян в шишках, сформировавшихся в различных природно-кли-

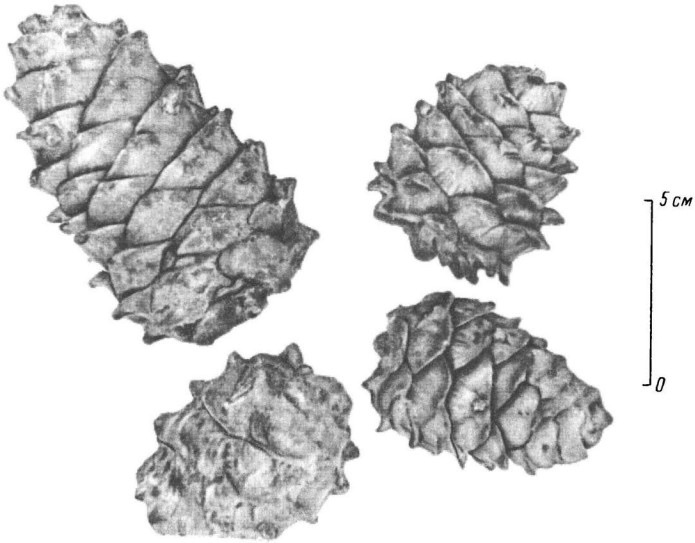


Рис. 33. Шишки кедра сибирского из горной тайги Северного Урала. Ивдельский р-н Свердловской обл.

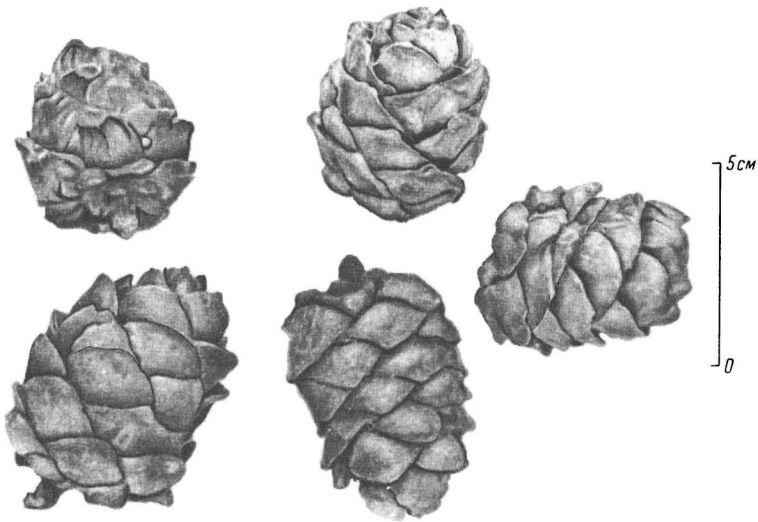


Рис. 34. Шишки кедра сибирского из подзоны предлесотундровых редкостойных лесов. Ямало-Ненецкий национальный округ

Таблица 93

Характеристика размеров и формы шишек кедра сибирского и Зауралье

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Длина шишек (L), мм	Ширина (Д), мм	Д/L	Общий вес (P), г	$P_г$/L, см	Число семенных чешуй, шт.	Число семян в одной шишке, шт.	Полнозернистость, %
Предлесотундровые редкостойные леса	Шурышкарский (Тюменская обл.)	47,5	39,5	0,83	13,1	2,63	41,1	35,6	68,9
Тайга									
Северная	Ивдельский (Свердловская обл.)	52,8	43,5	0,81	17,9	3,35	47,8	51,8	68,7
Южная (данные Н. А. Луганского, 1962)	Верхотурский и др. (Свердловская обл.)	63,0	46,0	0,73	26,8	4,25	61,0	68,9	84,5

матических районах. Обычно на севере Урала, где шишки мельче, в них содержится и несколько меньше семян по сравнению с южными районами. Однако основное значение имеют в данном случае не размеры шишек, а другие причины и прежде всего, вероятно, погодные условия, складывающиеся в период закладки и формирования генеративных органов. Поэтому на южных участках могут образовываться шишки с меньшим количеством семян, чем на более северных. Так, в 1964 г. на Ухтинском участке (северная тайга Предуралья) в одной шишке содержалось в среднем 12,7 шт. полных семян, а в 1960 г. в Верхотурском районе (южная тайга Зауралья) среднее содержание семян достигало всего 1,7 шт. В Талицком районе (сосново-березовые леса) в разные годы содержание семян колебалось от 4,2 до 12,0 шт.

Варьирование рассматриваемого признака очень велико, поэтому можно дать лишь общие придержки о содержании семян. На одну шишку сосны приходится в среднем 0,5—2 при слабом, 4—8 при среднем и до 12—15 шт. полных семян при высоком урожае. Однако и при высокой урожайности возможно сохранение у отдельных насаждений низкого выхода семян.

Что же касается полнозернистости семян, т. е. процента полных семян от их общего количества, то мы не установили особых различий в зависимости от географического района. Полнозернистость достигает во всех природно-климатических зонах средней величины 70—80%. Иногда она поднимается до 90, а иногда уменьшается до 40%. Сильное падение происходит обычно в годы плохого урожая, когда содержание полнозерни-

стых семян в шишке снижается до 1,5—3 шт. При количестве полных семян 4—5 шт. в одной шишке полнозернистость повышается до 60—70%, а при количестве 7—10 шт.— до 75—80%. Содержанию 13—15 и более семян соответствует полнозернистость 83—88%. Следовательно, наблюдается тесная зависимость между содержанием семян в шишке и их полнозернистостью. Корреляция между ними характеризуется коэффициентом r, равным $+0{,}83 \pm 0{,}190$.

Итак, хотя размеры шишек хвойных видов и имеют тенденцию к некоторому уменьшению по направлению с юга на север, градиент этого изменения в пределах таежной зоны весьма невелик. Величина шишек заметно падает лишь на северной границе распространения сосны обыкновенной и ели сибирской и заметно поднимается при переходе к зоне широколиственных лесов (для ели сибирской) или степной (для сосны обыкновенной). В пределах каждой климатической зоны возможны значительные колебания размера шишек, что вызвано особенностями генотипического набора данной популяции и совокупностью местных экологических (почвенно-гидрологических) факторов. При этом ель отличается несколько более высокой изменчивостью по сравнению с сосной. Для сосны обыкновенной характерно увеличение длины и веса шишек в Зауралье по сравнению с Предуральем, а также и в горных районах Южного Урала, и в степных борах.

Удельный вес шишек (отношение P/L) у всех изученных видов варьирует параллельно общему весу шишек, а содержание в них семян и их полнозернистость не связаны с географическим градиентом, а изменяются в зависимости от метеорологических особенностей года, условий опыления и других мало изученных факторов.

Изменчивость формы семенных чешуй

Почти во всех природно-климатических зонах, где произрастает сосна обыкновенная, по Л. Ф. Правдину, наибольшее распространение имеет вариация gibba, с бугорчатыми апофизами. Две другие формы встречаются реже, причем на юге чаще reflexa, а на севере plana. Наши данные (табл. 94) не показывают увеличения размера выступа апофиза по направлению на юг. Средний показатель, характеризующий величину выступа, достигает значения — 2,6—3,1 (по пятибалльной шкале) независимо от того, где произрастает сосна — в тайге, лесостепи или степной зоне. Лишь в предлесотундровых лесах Коми АССР наблюдается заметное снижение балла до 2,3. Шишки с апофизом, оцениваемым баллом выше 3, здесь встречаются редко, тогда как характерной особенностью сосны Урала является повсеместное распространение деревьев с апофизом от 1 до 5 баллов.

Более четко проявляется различие шишек сосны по типу

Таблица 94

Величина апофиза у шишек сосны обыкновенной в различных районах Урала

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Величина апофиза, балл	
		$M_{ср} \pm m$	лимиты
Предуралье			
Предлесотундровые леса	Интинский (Коми АССР)	2,3±0,32	1—3
Тайга			
Северная	Ухтинский (Коми АССР)	3,0±0,08	1—4
Средняя	Гайнский (Пермская обл.)	3,1±0,08	1—5
Южная	Чайковский (Пермская обл.)	3,1±0,09	1—5
Зауралье			
Тайга			
Северная	Березовский (Тюменская обл.)	2,7±0,10	1—4
Средняя	Ивдельский (Свердловская обл.)	2,8±0,11	1—5
Южная	Пригородный (Свердловская обл.)	2,6±0,11	1—5
Сосново-березовые леса	Талицкий (Свердловская обл.)	2,8±0,09	1—5
Лесостепь	Курганский (Курганская обл.)	2,8±0,14	1—5
Степь	Семиозерный (КазССР)	2,9±0,09	
Горный Урал			
Сосново-березовые леса	Белорецкий (БАССР)	3,0±0,09	1—5

строения апофиза в западных и восточных районах Урала. В Предуралье балл апофиза всегда немного выше (на 0,2—0,3) по сравнению с районами Зауралья. Это заметно и при расчете процента распределения деревьев в насаждениях по трем типам апофиза. В общем картина распределения весьма близка к той, которую наблюдали Стевен и Карлайл (Steven, Garlisle, 1959) в Шотландии и Л. Ф. Правдин (1964) в других районах СССР. Наиболее распространена на Урале f. gibba (50—70%). Но в отличие от других территорий на Урале встречается несколько чаще f. plana (15—30%), чем f. reflexa (12—23%) При этом распределение вариаций почти не имеет широтной приуроченности. И на севере, и на юге могут встречаться как шишки с бугорчатыми, так и с плоскими и острыми длинными апофизами. В близко расположенных участках возможно сильное различие по частоте встречаемости той или иной вариации и, наоборот, очень удаленные участки (Кондинский из Тюменской обл. и Курганский участки) могут характеризоваться весь-

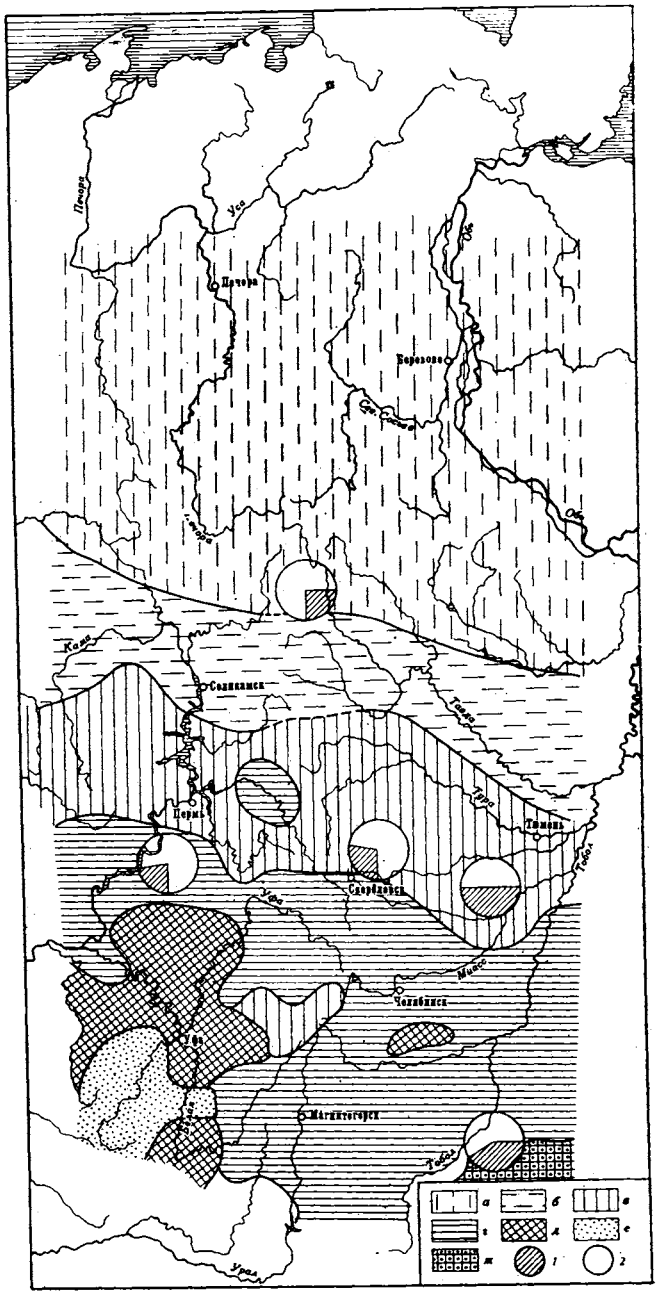
ма сходным набором вариаций. Но западные районы Урала имеют обычно несколько увеличенную долю деревьев f. reflexa (18—26% от общего числа особей) по сравнению с восточными районами, где f. reflexa составляет 8—23% Предлесотундровый участок Предуралья, а также и наиболее северный участок Зауралья показывают снижение доли деревьев с удлиненным выступом апофиза до 8% от общего количества.

Изменчивость веса семян

На основании данных контрольных станций лесных семян с учетом наших наблюдений мы составили карты изменения среднего веса 1000 семян сосны обыкновенной и ели сибирской в различных лесхозах. Для получения объективных данных вычислен средний вес за 3—5 лет.

Средний вес 1000 семян сосны изменяется на территории Урала и Приуралья в пределах от 4 до 7 *г* (рис. 35). По данным лесхозов, вес семян несколько преувеличен по сравнению с истинной величиной — примерно на 0,5 *г*. Это отклонение объясняется, по-видимому, тем, что в лесхозах очень часто ведутся заготовки шишек с опушечных и молодых деревьев, у которых плодоносящая часть кроны опускается вниз и более доступна. У таких деревьев семена обычно несколько крупнее. При составлении карты среднего веса наиболее удобно использовать шкалу с градацией крупности семян по классам с диапазоном 0,5 *г*: 1-й класс — вес семян 4,1—4,5 *г*; 2-й — 4,6—5,0 *г* и т. д. По данным контрольных станций, мы получаем превышение на один класс. Зона, где формируются семена 1-го класса крупности, в этом случае должна считаться зоной 2-го класса и т. д. Истинный же вес ниже на один класс. Это следует иметь в виду при сравнении наших данных с материалами, полученными в контрольных станциях. В своей предыдущей работе мы приводили карту, на которой приведены неисправленные и, стало быть, завышенные данные контрольно-семенных станций (Мамаев, 1970).

На территории Урала у сосны обыкновенной сменяется 6 классов крупности (веса) семян. При этом наблюдается четкая зональность в распределении семян по их среднему весу. Наименьшим значением характеризуется вес на севере зоны, к югу он постепенно увеличивается. Изолинии веса семян идут в основном синхронно границам ботанико-географических зон и подзон. Это свидетельствует об определенной зависимости веса семян сосны от природно-климатических условий местности. Если в северной тайге вес семян в среднем колеблется в пределах 4,1—5,0 *г*, то в южной тайге и подзоне сосново-березовых лесов он достигает 5,1—6,0 *г*, а в лесостепи и степи — 5,6—6,0 *г*.


Печора
Уса
Печора
Березово
Сев. Сосьва
Обь
Обь
Печора
Кама
Соликамск
Тавда
Пермь
Тура
Тюмень
Тобол
Свердловск
Уфа
Миасс
Челябинск
Уфа
Магнитогорск
Тобол
Урал
а
б
в
г
д
е
ж
1
2

Обращают на себя внимание следующие особенности в изменении веса семян сосны.

1. Сдвинутость к югу изолиний веса семян в Зауралье по сравнению с Предуральем. Это обстоятельство отражает широко известный факт усиления континентальности климата в Сибири.

При этом языкообразный изгиб границ ботанико-географических зон к югу по Уральскому хребту мало отражается на изолиниях веса семян.

2. Чем дальше к северу, тем более монотонным становится изменение признака. На территории Башкирии сменяется несколько классов крупности семян, в Пермской обл. такое чередование происходит уже гораздо реже, а в Коми АССР на очень большом пространстве сменяются лишь два класса. Даже на крайних пределах произрастания сосны (район г. Печоры) мы собирали семена весом 4—5 *г*.

В Зауралье изолинии вообще располагаются дальше друг от друга, чем в Предуралье. Если в европейской части района вес 1000 семян колеблется от 4—4,5 до 6,5—7,5, то в сибирской части от 4—4,5 до 5,6—6,0 *г*. Таким образом, средний вес семян сосны в Зауралье варьирует слабее, чем в Предуралье. Оговоримся, что здесь не учтена сосна островных боров Казахстана.

3. От описанной общей географической закономерности трансформации веса семян в направлении север—юг имеются многочисленные отклонения. В ряде случаев они относительно легко объяснимы. Так, снижение веса в горах к северу от Белорецка обусловлено, по-видимому, неблагоприятным сочетанием почвенно-климатических условий в этом горно-лесном районе. То же самое имеет место в верховьях р. Камы. Однако встречаются случаи, когда отклонение от характерного веса трудно объяснить. Таковы контуры (см. на карте) в районе среднего течения р. Чусовой и Увельского района в Челябинской обл., где наблюдается увеличение среднего веса семян. Чрезвычайно четко выделяется по весу семян сосна островных боров северо-западного Казахстана. При среднем весе семян сосны, произрастающей в островных борах Челябинской обл. и Притоболья, 5,5—6,5 *г*. в Аман-Карагайском бору Кустанайской обл. наблюдается резкий скачок, средний вес 1000 семян поднимается до 8—9 *г*.

Семена ели сибирской заготавливаются в лесхозах Урала гораздо в меньшем количестве, чем семена сосны. Это объясняется частыми неурожаями семян, а также и меньшей потребно-

---

Рис. 35. Средний вес семян и распределение (в %) деревьев сосны обыкновенной на Урале по окраске пыльников. Вес 1000 шт. семян, *г*:

а — 4,1—4,5; *б* — 4,6—5,0; *в* — 5,1—5,5; *г* — 5,6—6,0; *д* — 6,1—6,5; *е* — 6,6—7,0; *ж* — 8,0—9,0. Окраска пыльников: *1* — красная и розовая; *2* — зеленая

стью в семенах ели, которая реже культивируется. Шишки ели чаще заготавливаются на срубленных спелых деревьях, поэтому данные контрольных станций более соответствуют истинной картине распределения семян по их весу.

Средний вес семян ели изменяется на Урале от 4 до 5,5 *г*. Как видно, амплитуда варьирования много ниже, чем у сосны. При этом трудно установить четкую зональную границу между классами крупности. Намечается лишь и притом очень неясно область незначительного увеличения веса семян ели, которая приурочена к западной половине изученной территории, подзонам южной и средней тайги и широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. В общем, рассматриваемый признак у ели мало вариабилен. Семена, собранные в северной тайге и на южной границе ареала ели, различаются не более чем на один класс крупности.

Мы рассчитали величину географической изменчивости (по коэффициенту вариации) для среднего веса семян. Вариационный ряд составлен по средним величинам признака, вычисленным для точек, находящихся на трансектах, проложенных в Предуралье и Зауралье. Использованы те же точки на трансекте, которые взяты для вычисления географического варьирования высоты и диаметра ствола деревьев.

Коэффициент вариации *C*, % составляет:

	Предуралье	Зауралье
У сосны обыкновенной . . .	15,8	12,8
У ели сибирской	6,7	—

Средний вес семян сосны варьирует примерно в два раза сильнее, чем средний вес семян ели.

Изменчивость биологических особенностей семян различного географического происхождения

Существует мнение о том, что всхожесть семян тесно связана с географическим расположением древостоев. Действительно, в условиях Севера сосна обыкновенная, например, может резко снижать качество урожая. По Т. П. Некрасовой (1961), так называемая лапландская сосна формирует семена, имеющие иногда всхожесть только 3%, хотя возможны случаи и 30% всхожести. И. Б. Белецкий (1961) для той же сосны приводит величину 25, а Н. Г. Евангулов (1958) — 5% всхожести. Исследования С. А. Самофала (1928), Т. П. Некрасовой (1957) и других свидетельствуют о снижении посевных качеств семян по мере продвижения с юга на север. При этом различия весьма велики и достигают для абсолютной всхожести порядка 5—10% и более для каждой природно-географической области.

Таблица 95

Качество полнозернистых семян сосны обыкновенной, собранных в различных районах Урала

(средние данные за 2—3 года)

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Абсолютная всхожесть, %		Энергия прорастания за 5—10 дней, %	
		средняя	лимиты у отдельных деревьев	средняя	лимиты у отдельных деревьев
Предуралье					
Предлесотундровые леса	Печорский (Коми АССР)	89,5	75—94	78,8	70—83
Тайга					
Средняя	Гайнский (Пермская обл.)	92,5	64—100	90,2	62—100
Южная	Чайковский (Пермская обл,)	93,7	72—100	93,0	72—100
Зауралье					
Средняя тайга	Ивдельский (Свердловская обл.)	93,5	75—100	90,5	55—97
Сосново-березовые леса	Талицкий (Свердловская обл.)	94,8	88—100	92,8	72—100
Лесостепь	Курганский (Курганская обл.)	95,8	80—100	87,1	70—100
Степные боры	Семиозерный (Каз. ССР)	96,0	84—100	92,8	84—100
Горный Урал					
Сосново-березовые леса	Белорецкий и Зилаирский (БАССР)	92,8	82—99	93,7	82—98

Мы использовали для расчетов величины всхожести наши данные по семенам, собранным с опытных площадей. На проращивание закладывались лишь полнозернистые семена, а пустые отбрасывались. Материалы контрольно-семенных станций не использовались, поскольку они дают довольно значительные ошибки в связи с тем, что в лесхозах не всегда правильно ведется извлечение семян из шишек (возможна пересушка) и их хранение.

Наблюдения показывают высокую всхожесть полнозернистых семян во всех географических районах Урала (табл. 95). Абсолютная всхожесть, как правило, достигает 93—96%. Семян с нежизнеспособным зародышем насчитывается всего 4—7%. Немного выше (10,5%) их доля в самых северных насаждениях сосны — в редкостойных предлесотундровых лесах Северного

Таблица 96

Качество полнозернистых семян ели сибирской из различных районов Предуралья

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Средний вес семян, мг	Абсолютная всхожесть, %		Энергия прорастания за 7 дней	
			средняя	лимиты	средняя	лимиты
Тайга						
Северная	Троицко-Печорский (Коми АССР)	5,1	43,8	14—64	27,3	6—51
Южная	Шалинский (Свердловская обл.)	5,3	80,0	48—95	69,7	39—90

Предуралья. В Зауралье наблюдается некоторое повышение качества семян (всхожесть здесь выше на 1—2%). В пределах каждого географического района имеет место определенная степень изменчивости абсолютной всхожести семян у отдельных деревьев: обычно она колеблется от 70 до 100%.

Энергия прорастания, по нашим данным, также не обнаруживает явной связи с происхождением семян, за исключением крайнего северного участка, где она снижена. Поэтому трудно согласиться с теми авторами (Обновленский, 1959), которые утверждают, что семена сосны из северных районов имеют лучшую энергию прорастания. Надо заметить, что рассматриваемый признак сильно варьирует и об энергии прорастания следует судить с большой осторожностью, чтобы не впасть в заблуждение. Она может заметно варьировать от дерева к дереву, а также в связи с условиями хранения семян и т. д.

Семена ели сибирской показывают более четкую зависимость качества от условий их формирования. В северной тайге всхожесть и энергия прорастания семян гораздо ниже, чем в южной тайге (табл. 96). Абсолютная всхожесть северотаежных семян почти вдвое ниже, а энергия прорастания падает еще сильнее. Наблюдается также более заметная, чем у сосны обыкновенной, дифференциация популяции по качеству семян. Даже в лучших условиях колебания абсолютной всхожести у отдельных особей очень значительны. Иногда всхожесть падает до 48, тогда как у сосны она редко бывает менее 70%. В Троицко-Печорском районе, в северной тайге, качество семян отдельных деревьев характеризуется абсолютной всхожестью всего 14%. У ели также гораздо ниже и энергия прорастания.

Как известно, качество семян самым тесным образом связано с продолжительностью их хранения после сбора. Сравнение двух образцов семян сосны, хранившихся в течение трех лет в лабораторном помещении при переменной температуре показа-

ло, что семена из южной тайги сохранили всхожесть гораздо лучше, чем северотаежные образцы. У первых абсолютная всхожесть достигала 85,4, а у вторых только 40,3%. Энергия прорастания колебалась еще сильнее: у первых 68,0, у вторых — 24,3% (на 7-й день).

Наилучшее прорастание семян сосны, как отмечалось выше, наблюдается при температуре 16—20°. Снижение ее до 8—11 или повышение до 30—31° вызывает уменьшение всхожести (табл. 97). Особенно заметно отрицательное действие высоких температур. Прорастающие семена, как правило, через несколько дней погибают.

Падение абсолютной всхожести при режиме +8—11° достигает 5—10% от контроля. При этом семена, происходящие из

Таблица 97

Абсолютная всхожесть семян сосны обыкновенной различного географического происхождения в зависимости от температуры прорастания

(в числителе — абсолютная всхожесть, в знаменателе — % от контроля)

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Температура прорастания, °С		
		8—11	16—20	30—31
	Предуралье			
Предлесотундровые леса	Интинский (Коми АССР)	12,6 / 14,1	89,5 / 100	9,1 / 10,2
Тайга				
Средняя	Веслянский лесхоз (Пермская обл.)	89,2 / 93,4	95,8 / 100	89,3 / 93,5
Южная	Чайковский (Пермская обл.)	84,7 / 90,4	93,7 / 100	77,8 / 83,0
	Зауралье			
Средняя тайга	Ивдельский (Свердловская обл.)	82,2 / 90,7	90,6 / 100	54,2 / 59,8
Сосново-березовые леса	Талицкий (Свердловская обл.)	89,7 / 92,3	97,2 / 100	88,6 / 91,2
Степные боры	Семиозерный	93,8 / 97,7	96,0 / 100	43,6 / 45,4
	Горный Урал			
Сосново-березовые леса	Белорецкий (БАССР)	89,8 / 95,8	93,7 / 100	69,6 / 74,3

разных подзон лесной зоны Зауралья и Предуралья, реагировали на снижение температуры почти совершенно одинаково. Исключение представляет образец из крайнего северного участка (предлесотундровые редкостойные леса), который показал очень резкое снижение всхожести при температуре 8—11°. Семена из степного бора прорастали, наоборот, очень хорошо.

Повышенная температура действует более губительно на зародыш семян. При 30—31° обычно не прорастает 26—38% семян. Но эта величина очень сильно колеблется в зависимости от их происхождения. Наиболее устойчивыми оказались семена из Веслянского лесхоза (север Пермской обл., подзона средней тайги) и Талицкого района (юго-восток Свердловской обл., подзона сосново-березовых лесов). Хуже всего сохраняли способность к прорастанию при повышенной температуре семена из Интинского района (северо-восток Коми АССР). Они (как и при низкой температуре) почти не образовали проростков. Плохую всхожесть имели и семена из самого южного, сухого и континентального участка — из Аман-Карагайского островного бора (Казахстан). Таким образом, свойства жароустойчивости и холодостойкости прорастающих семян слабо коррелируют с условиями местообитания материнских деревьев в случае произрастания последних в основной части ареала. Северные семена из окраинной части ареала сосны показали наименьшую термостойкость; они теряли всхожесть как при повышении, так и

Таблица 98

Абсолютная всхожесть семян сосны обыкновенной различного географического происхождения в зависимости от засоленности субстрата

(в числителе — абсолютная всхожесть, в знаменателе — % от контроля)

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Чистая вода (контроль)	Концентрация		
			0,05н	0,10н	0,20н
Тайга Предуралья Средняя	Гайнский (Пермская обл.)	82,1 / 100	75,3 / 91,7	74,1 / 90,3	23,6 / 28,7
Южная	Чайковский (Пермская обл.)	85,4 / 100	83,0 / 97,2	78,9 / 92,4	25,1 / 29,4
Сосново-березовые леса Зауралья	Талицкий (Свердловская обл.)	94,8 / 100	91,0 / 96,0	89,3 / 94,2	50,2 / 52,9
Сосново-березовые леса Горного Урала	Белорецкий (БАССР)	89,0 / 100	91,5 / 102,8	93,6 / 105,1	72,5 / 81,5

при понижении температуры. Сниженную жаростойкость показали также семена из степного бора. Семена из остальных районов Урала имели примерно одинаковую устойчивость к неблагоприятным факторам прорастания.

В отношении ели сибирской у нас немного данных. Они свидетельствуют о повышенном теплолюбии этой породы на стадии прорастания семян. При 8—11° семена ели сибирской почти не способны прорастать, тогда как сосна обыкновенная показывает хорошую всхожесть. Г. М. Иванова (1968), изучавшая семена ели европейской, также установила отсутствие прорастания при 9°. Зато при повышенной температуре семена ели высокого качества (из Шалинского р-на) прекрасно прорастают. Правда, семена низкого качества (из Троицко-Печорского р-на) в этих условиях резко снижают абсолютную всхожесть (в 4 раза), однако сдвиг в сторону повышенного теплолюбия по сравнению с сосной заметен и на этом образце.

Абсолютная всхожесть семян ели сибирской различного географического происхождения в зависимости от температуры прорастания такова:

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Температура прорастания		
		8—11°	16—20°	30—31°
Тайга				
Северная	Коми АССР, Троицко-Печорский	0 / 0	43,8 / 100	9,1 / 20,8
Южная	Свердловская обл., Шалинский	4,4 / 5,5	80,0 / 100	77,1 / 96,4

В числителе — абсолютная всхожесть, в знаменателе — % от контроля.

Вряд ли различия в термостойкости отдельных образцов семян ели объясняются их географическим происхождением. Дело в том, что на северотаежном участке оказались семена с низкой абсолютной всхожестью. Они всегда мало устойчивы к неблагоприятным условиям прорастания. Подобную картину можно наблюдать и у сосны обыкновенной. У этого вида плохие семена (их абсолютная всхожесть в оптимальных условиях достигала 40,3%) при проращивании при температуре 8—11° имели всхожесть лишь 12,5%, а при температуре 30—31° — только 8,7%.

Некоторые авторы (Шахов, 1952) установили существование географической изменчивости семян по их солеустойчивости. Действительно, различные образцы семян сосны, проращиваемых в растворе NaCl, показали неодинаковую устойчивость к засолению субстрата. Предуральские образцы чувствовали себя несколько хуже по сравнению с зауральскими. Возможно, это отчасти объясняется сниженной (на 4—12%) исходной всхожестью использованных в опыте семян из районов Предуралья.

Однако географическая изменчивость солеустойчивости семян, по-видимому, существует. На это указывает повышенная устойчивость белорецкого образца по сравнению с талицким, хотя качество семян первого и было ниже (табл. 98). Семена из горного древостоя при концентрации 0,05 и 0,10 н имели всхожесть даже более высокую, чем в контроле, тогда как обычно уже при концентрации NaCl 0,05 н начинается частичное, хотя и небольшое отмирание семян (3—5%). При концентрации соли 0,20 н горноуральский образец показал падение всхожести примерно лишь на $^1/_5$ по сравнению с контролем, тогда как у остальных партий снижение достигло $^1/_2$—$^3/_4$.

Проведенные опыты свидетельствуют о большой стабильности биологических свойств полнозернистых семян сосны обыкновенной в различных частях ее ареала. Семена высокого качества могут образовываться в любой подзоне тайги, в лесостепи, островных борах степи и в горных районах Урала. Некоторое снижение качества может наблюдаться на северной границе ареала, в подзоне предлесотундровых редкостойных лесов. Термостойкость семян сосны также показывает высокую однородность на протяжении значительной части ареала. Ослабление термостойкости происходит, по-видимому, лишь в пессимальных условиях произрастания вида, на границе ареала.

Солеустойчивость семян сосны обыкновенной также относительно стабильна в различных географических районах. Однако в сосновых лесах Горного Урала наблюдается усиление солеустойчивости семян, что, возможно, вызвано спецификой местообитания.

Ель сибирская реагировала на засоленность субстрата гораздо сильнее. Семена из Троицко-Печорского района (абсолютная всхожесть 43,8%) прорастали при концентрации хлористого натрия 0,05 н. только на 28,6, что составляет 65,3% от контроля, а при концентрации 0,10 н.— лишь на 10,6, что составляет 24,2% от контроля. При концентрации 0,20 н. семена ели вообще не прорастали. У ели сибирской качество семян, очевидно, может сильнее колебаться в сравнении с сосной обыкновенной. Семена этого вида вообще обнаруживают более высокую степень дифференциации по своим биологическим свойствам. Кроме того, имеются значительные отличия от сосны по требовательности семян к термическому фактору — оптимум прорастания семян ели как бы сдвинут в сторону повышенных температур.

Сравнение обоих видов свидетельствует о повышенной стабильности важных биологических свойств сосны обыкновенной, что позволяет ей с большим успехом осваивать жизненное пространство.

Географическая изменчивость окраски генеративных органов

Наиболее изменчива по окраске генеративных органов сосна обыкновенная. У нее имеются разнообразные вариации мужских и женских шишек, семян и крылаток. У других хвойных пород способность к флюктуированию окраски выражена гораздо слабее. По этой причине мы уделили основное внимание изучению окрасочных вариаций у сосны обыкновенной.

Как уже отмечалось, по окраске мужских шишек («пыльников») у сосны можно выделить формы с зелеными, карминово-красными (малиновыми) и розовыми пыльниками, причем последние две, по-видимому, близки между собой по типу пигментации. В лесах Урала преобладает сосна, имеющая зеленую окраску мужских шишек. Таких деревьев насчитывается 50—75% от всего количества. Краснопыльниковая вариация составляет, соответственно, 25—50% популяции. Ее доля несколько меньше в южно- и среднетаежной подзонах Предуралья и Зауралья (24—33%) и выше в сухих борах подзоны сосново-березовых лесов, а также и в степи Зауралья (40—49%). Причины такого распределения указанных вариаций пока неясны. Вряд ли здесь имеют значение природно-климатические факторы. Получены данные, свидетельствующие о большей холодостойкости краснопыльниковой сосны (Козубов, 1962). В нашем случае краснопыльниковая вариация более широко распространена в менее суровых условиях Южного Зауралья. Это наводит на мысль о том, что такое распределение обусловлено стохастическими причинами.

Те же причины в основном определяют, по-видимому, и распределение деревьев по окраске спелых женских шишек. Нами был привлечен довольно значительный материал для характеристики окраски шишек сосны в различных природно-климатических зонах. Установлено, что всюду преобладают деревья с шишками зелено-серой окраски (табл. 99). Очень часто встречаются также шишки с буроватым, желтоватым или желто-бурым оттенком на поверхности, обращенной к солнцу. Обычно их даже больше, чем шишек с однородной зелено-серой окраской. Окраска, в основе которой лежит зелено-серый тон, характерна для 60—80% деревьев. Кроме того, часто встречаются шишки светло-песочного и коричневого цвета. Однако их количество редко превышает 10—15% от всей массы особей. Эти типы окраски, а также редко встречающиеся вариации с серым, розовато-бурым, зеленовато-бурым и другими оттенками, распространены на всей территории уральской части ареала сосны. Их доля примерно одинакова в различных природных областях. В отдельных районах несколько увеличивается число деревьев с шишками буровато-желтого оттенка (на Березовском и Ивдельском участках

Таблица 99

Окраска спелых шишек сосны обыкновенной в различных районах Урала

Ботанико-географическая зона и подзона	Район	Преобладающая окраска шишек, %
	Предуралье	
Тайга		
Северная	Ухтинский (Коми АССР)	Зелено-серая с буровато-желтоватым оттенком на освещенной стороне шишек —35—45 Зелено-серая —20—30 Песочная —10—15 Коричневая —3—5
Средняя	Гайнский (Пермская обл.)	Зелено-серая —30—50 Зелено-серая с желто-бурым оттенком на освещенной стороне шишек —30—40 Песочная —5—15 Коричневая —2—5
Южная	Чайковский (Пермская обл.)	Зелено-серая, светлая с желтоватым и желто-бурым оттенком на освещенной стороне шишек —35—45 Зелено-серая —20—30 Песочная —5—10 Коричневая —3—5
	Зауралье	
Тайга		
Северная	Березовский (Тюменская обл.)	Зелено-серая с буровато-желтым оттенком на освещенной стороне шишек —60—70 Зелено-серая —8—15 Коричневая —7—12 Песочная —редко, 3—5% Зелено-серая —30—40
Средняя	Кондинский (Тюменская обл.	Зелено-серая с буровато-желтым оттенком на освещенной стороне шишек —15—20 Песочная —5—10 Коричневая —8—12
	Ивдельский (Свердловская обл.)	Зелено-серая с буроватым, иногда желтым оттенком на освещенной стороне шишек —60—70 Зелено-серая темная —8—12 Бурая —5—10 Коричневая —2—4
Южная	Верхотурский (Свердловская обл.)	Зелено-серая —30—35 Зелено-серая с буровато-желтым оттенком на освещенной стороне шишек —25—35 Зелено-серая темная —10—15 Бурая —5—10 Песочная —4—6 Коричневая —3—5
Сосново-березовые леса	Талицкий (Свердловская обл.)	Зелено-серая —30—45 Зелено-серая светлая с буровато-желтоватым оттенком на освещенной стороне шишек —25—40 Песочная —5—15 Коричневая 4—7
Лесостепь	Куртамышский (Курганская обл.)	Зелено-серая —40—50 Зелено-серая с буровато-желтым оттенком с освещенной стороны —20—40 Коричневая —5—10 Песочная —2—3
Степь	Островные боры (Кустанайская обл.)	Зелено-серая —40—60 Зелено-серая с буровато-желтым оттенком —15—30 Коричневая —5—15 Песочная —2—10

Зауралья), в других — число деревьев с зелено-серой окраской (Куртамышский и Кустанайский участки). В Чайковском и Талицком районах наблюдается общее посветление окраски шишек. На Ухтинском и Талицком участках повышенный процент шишек светло-песочной окраски.

Все указанные колебания в окраске трудно объединить в форму какой-либо географической закономерности. По существу, каждый регион характерен своим типом соотношения окрасочных вариаций. Можно лишь более определенно указать на характерное увеличение числа деревьев с коричневыми шишками в азиатской части изученной территории. В Предуралье процент коричневошишечных деревьев составляет обычно 2—5, а в Зауралье может подниматься местами даже до 15%. Распространение же этих деревьев в пределах Зауралья не подчиняется определенной географической закономерности.

Рассмотрим распределение деревьев сосны по окраске семян (рис. 36). Во всех природно-климатических районах преобладают деревья черносеменной расы. Обычно их насчитывается около половины особей популяции. Однако на некоторых участках при общем преобладании черносеменных экземпляров их количество заметно снижается. Такая картина наблюдается в северной тайге Предуралья (Ухтинский участок) и средней тайге Зауралья (Ивдельский и Кондинский участки), в островном Аман-Карагайском степном бору и в горных сосняках. Доля этих деревьев падает иногда до 30%. Таким образом, число представителей черносеменной расы мало связано с природно-климатическими условиями района. Оно может снижаться как в северной тайге, так и в степных борах и, наоборот, может в этих районах иметь высокое значение (Березовский и Аман-Карагайский участки).

Процент близких к черносеменной расе деревьев с темно-серыми семенами колеблется обычно от 5 до 10, уменьшаясь на некоторых участках до 1—3.

На втором месте по встречаемости стоят представители коричневосеменной расы. Обычно они составляют 10—20% популяции, но иногда (в южной тайге Предуралья и средней тайге Зауралья) их доля поднимается до 30—35%. Какой-либо географической закономерности здесь также не проявляется.

Число деревьев, имеющих окраску семян переходного типа — черно-коричневую и серо-коричневую,— очень сильно колеблется в различных районах. Доля черно-коричневых семян может варьировать от 6 до 20—25%. Больше всего таких деревьев в северотаежной подзоне Предуралья, там где сильно снижено число черносеменных деревьев. Много их и в насаждениях средней тайги Предуралья. Зато очень редко попадаются такие деревья в лесах южнотаежного Предуралья, в лесостепных и степных борах юго-восточного Урала. Процент серо-коричневых деревьев колеблется от 0 до 15—20%. Особенно часто такие экземпляры встречаются в таежной зоне Зауралья (10—15—20%), а редко — в под-

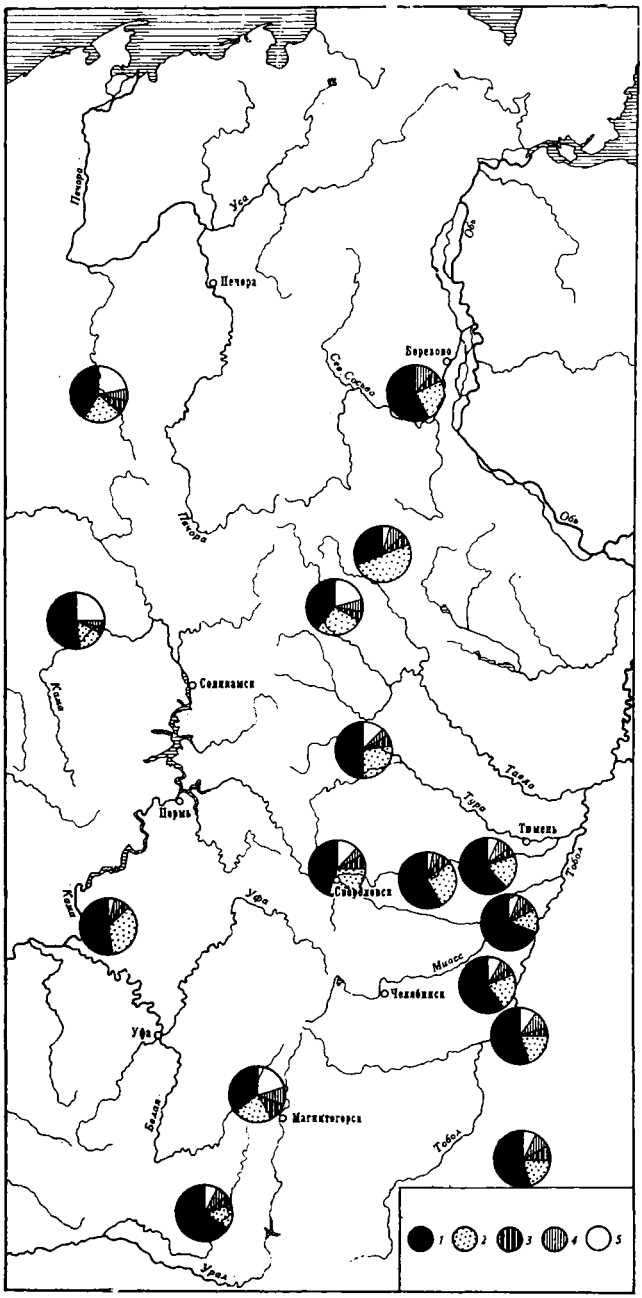


Рис. 36. Распределение (в %) деревьев сосны обыкновенной в лесах Урала по окраске семян

Окраска:
1 — черная и темно-серая,
2 — коричневая;
3 — светлая;
4 — пестрая;
5 — прочая

зоне сосново-березовых лесов (0—8%). Обычно их доля составляет 5—10%.

Очень своеобразную окраску имеет группа светлых семян. Она характерна слабым образованием пигмента в оболочке. Участие в популяции этой «расы» невелико — 3—5, иногда 5—10%. Почти также редко встречаются деревья с яркими пестрыми семенами (чередование черных и белых пятен). Их несколько повышенное количество приурочено к юго-восточным и южным районам — лесостепи и степи Зауралья, горным лесам Башкирии. Здесь они составляют 7—12% от общего количества особей, слагающих популяцию. Повышена доля пестросеменных деревьев и в северотаежной подзоне Зауралья. В остальных районах их участие характеризуется обычно показателем 2—7%.

При изучении географической изменчивости окраски крылаток мы столкнулись с большими затруднениями в связи с сильным варьированием этого признака и наличием массы переходных вариаций. Поэтому оказалось возможным лишь выделение крайних форм — с темными (сюда относятся густо и ярко-коричневые сплошь окрашенные варианты) крылатками, с одной стороны, и бледно- и светлоокрашенными, с другой.

Установлено, что индивидуумы с густоокрашенными крылатками встречаются чаще, чем с бледными и светлоокрашенными (табл. 100). Первых обычно насчитывается 15—20%. Иногда их число поднимается до 25—30%. Доля деревьев со светлоокрашенными крылатками гораздо менее постоянна и варьирует от 2—3 до 15—20%. Меньше всего таких экземпляров на среднетаежном участке Предуралья и северотаежном участке Зауралья (2—5%). Оценивая распределение процента деревьев с крылатками той или иной окраски, трудно установить существование определенной широтной или меридиональной схемы этих вариаций. Их участие в популяции колеблется независимо от природно-климатических условий района.

Таким образом, изучение вариаций по окраске генеративных органов сосны обыкновенной приводит к мысли о том, что рассматриваемые признаки не подчиняются закону природно-географической зональности. Наблюдаемое увеличение или уменьшение числа особей с определенной окраской мужских или женских шишек, семян или крылаток большей частью определяются стохастическими законами накопления генов, т. е. генетико-автоматическими процессами. Если бы это происходило иначе, то мы неизменно отмечали бы явную связь доли тех или иных вариаций с определенными природно-климатическими зонально дифференцированными факторами. Данное мнение подкрепляется также и установленной нами высокой степенью независимости признаков, определяющих окраску, от других особенностей, характеризующих организм. Это было показано при изучении коррелятивных связей между признаками в пределах популяции в главе «Индивидуальная изменчивость». Таким образом, ре-

зультаты оценки рассматриваемых признаков, полученные при разборе закономерностей индивидуальной изменчивости, в основном, совпадают с материалами исследования их географической изменчивости.

Общие закономерности географической изменчивости видов семейства Pinaceae

Большинство структурных, функциональных и качественных признаков древесных видов из семейства Pinaceae трансформируются в различных частях ареала, им присуще свойство географической изменчивости.

У некоторых признаков наиболее резко выражена трансформация соответственно широтной смене природно-климатических факторов, отраженной в чередовании ботанико-географических зон на территории Урала. Изменчивость в меридиональном направлении (с запада на восток) характеризуется обычно меньшей амплитудой.

У многих признаков наблюдается изменчивость, не соответствующая пространственно-зональному географическому распределению экологических факторов. Варьирование этих признаков характеризуется отсутствием клинальности, образованием разрывов единого градиента, возникновением зон специфического распределения признаков, не связанных с определенными физико-географическими условиями местности.

Особенно сильно проявляется географическая изменчивость в отношении таксационных признаков деревьев — высоты и диаметра, которые зафиксированы в принадлежности насаждений к тому или иному классу бонитета. Каждый из изученных видов имеет область максимального значения признака, к северу и югу, а также и к востоку, от которой наблюдается снижение размеров ствола дерева. Это общая закономерность черезвычайно осложняется (особенно у сосны обыкновенной) существованием разнообразных отклонений от данной схемы, обусловленных экологической мозаикой местности и другими причинами.

От южных районов к северным постепенно (и в основном клинально) уменьшается также длина хвои. Максимум значения этого признака может не совпадать с максимальным значением высоты ствола дерева. Так, у сосны обыкновенной самая длинная хвоя приурочена к южным пределам ареала. У ели сибирской этого не наблюдается и отмечается менее заметное изменение хвои в широтном направлении.

Величина максимальной охвоенности побегов относительно мало зависит от географического расположения деревьев. Количество зачатков листьев и брахибластов на единицу длины побега представляет довольно однообразную величину, слабо дифференцированную в различных природно-климатических рай-

Таблица 100

Окраска крылаток семян сосны обыкновенной в различных районах Урала

Ботанико-географическая зона и подзона	Деревья, имеющие окраску крылаток, %		Ботанико-географическая зона и подзона	Деревья, имеющие окраску крылаток, %	
	темную	светлую		темную	светлую
Предуралье			**Зауралье**		
Тайга			Сосново-березовые леса	14—20	3—11
Северная	12—16	8—12	Лесостепь	25—27	8—12
Средняя	14—30	2—3	Степь	15—20	10—20
Южная	20—25	10—12			
Зауралье			**Горный Урал**		
Тайга			Сосново-березовые леса	10—25	8—10
Северная	18—20	4—5			
Средняя	17—20	4—14			
Южная	10—15	13—20			

онах. Оно заметно отклоняется (в сторону увеличения) лишь в северной тайге Предуралья.

Напротив, продолжительность жизни хвои тесно связана с географической широтой местности, увеличиваясь от южных пределов распространения вида к северным примерно на 2—3 года. Это наблюдается как в Предуралье, так и в Зауралье и на Горном Урале.

Размеры анатомических элементов листа хвойных растений тесно связаны с общими размерами иглы. Чем крупнее (шире) игла, тем мощнее у нее покровные ткани, тем больше количество механических, проводящих и запасающих клеток, число смоляных каналов и т. д. В этом проявляются ростовые корреляции в пределах органа. Поэтому описанные в литературе факты закономерной широтно-географической трансформации анатомических признаков, по существу, отражают динамику широтного изменения размера хвои. В целом же анатомическое строение листа хвойных показывает высокую степень стабильности. Однако отдельные признаки обнаруживают настоящую географическую изменчивость, не связанную с ростовыми корреляциями. Так, у южных популяций сосны несколько выше количество устьиц, степень складчатости клеток ассимиляционной паренхимы, относительный размер сосудисто-проводящего цилиндра и расстояние между проводящими пучками. В северной тайге лучше развита система тканей, проводящих воду. У ели сибирской на севере, кроме того, увеличены размеры клеток гиподермы. Неко-

торыми характерными особенностями отличается анатомическое строение хвои сосны, произрастающей в степном бору Кустанайской обл. У нее меньше трахеидных клеток, больше устьиц и смоляных каналов, в числе последних часто встречаются, кроме характерных для сосны периферийных, также промежуточные и срединные.

Географическая изменчивость содержания хлорофилла и минеральных элементов в хвое выражена относительно слабо. Наблюдается тенденция к некоторому уменьшению зольности хвои сосны обыкновенной на северных пределах произрастания и в Зауралье. Зольность шишек сосны выше в лесах Предуралья, а количество кальция, наоборот, в этом районе несколько снижается. Характерно увеличение содержания минеральных элементов в вегетативных и генеративных органах сосны, произрастающей в горах Южного Урала. Максимум в содержании зеленых пигментов приурочен к оптимальным местообитаниям сосны. К северу и особенно к югу от этой зоны количество хлорофилла несколько снижается.

Размеры мужских шишек у сосны обыкновенной увеличиваются в южном направлении. В то же время пыльцевые зерна показывают очень высокую степень стабильности по своей величине и лишь в горных районах Урала наблюдаются некоторые отклонения от средних показателей. Качество пыльцы неодинаково в различных районах Урала, что, вероятно, связано с условиями погоды в период ее формирования.

Линейные размеры женских шишек несколько увеличиваются от северных районов Урала к южным. Более заметно изменяется средний вес. При этом в пределах лесной зоны размеры шишек выравнены. Они показывают скачкообразное изменение при переходе к другим ботанико-географическим зонам. У ели сибирской такой скачок (в сторону увеличения размера шишек) наблюдается при переходе к широколиственным лесам и (в сторону уменьшения) при переходе к предлесотундровым лесам. У сосны обыкновенной вес шишек резко увеличивается в лесостепной и степной зонах и в горах Южного Урала. У этого вида, кроме того, наблюдается увеличение длины и веса шишек в Зауралье по сравнению с Предуральем.

Количество семян в шишках и их полнозернистость слабо коррелируют с географическим расположением насаждений. Основную роль здесь играют условия погоды, а также особенности распространения пыльцы и индивидуальные свойства деревьев, определяющие успешность опыления и оплодотворения.

Варьирование формы чешуй шишек, окраски генеративных органов, протяженности грубой темной коры, окраски листоватой коры у сосны не связано с действием экологических факторов. По этой причине указанные признаки не показывают приуроченности к природно-климатическим районам, и их трансформация

определяется другими факторами. Поэтому у сосны обыкновенной почти в любой части ареала можно встретить экземпляры с шишками, имеющими самую разнообразную форму апофиза, с семенами или крылатками различной окраски, с корой разного строения. Исключения весьма редки. Все это свидетельствует о большой роли генетико-автоматических процессов.

У ели частота встречаемости особей с той или иной формой чешуй обусловлена интенсивностью процессов интрогрессивной гибридизации, происходящих на стыке ареалов Picea abies и P. obovata.

Качество (всхожесть и энергия прорастания в различных условиях) полнозернистых семян у сосны обыкновенной весьма стабильно в различных ботанико-географических зонах. Ослабление термостойкости семян (по отношению к высоким температурам) наблюдается лишь на пределах (северных и южных) ее ареала. Солеустойчивость семян сосны, собранных в различных популяциях, слабо различается. Исключение представляют высоко устойчивые семена горноуральской сосны. Ель сибирская отличается меньшей всхожестью, пониженной холодостойкостью и солеустойчивостью семян и более высокой степенью изменчивости их качества. В то же время средний вес семян ели обнаруживает менее заметную географическую изменчивость, чем у сосны. Вес семян первого вида относительно постоянен в разных ботанико-географических зонах, тогда как у второго он изменяется синхронно широтному чередованию природно-климатических районов.

Пространственный градиент признака характеризует его направление изменчивости. Изучение специфики этого показателя у разных видов и для различных признаков позволяет подойти к вопросу о направленности и формах естественного отбора (Шмальгаузен, 1968), о влиянии на динамику признаков природных факторов, раскрыть роль различных факторов в трансформации популяций.

Итоги изучения направления изменчивости признаков можно представить в виде картосхемы. На рис. 37 приведена такая схема для сосны обыкновенной. На ней отображена изменчивость 30 признаков. Схема показывает очень большую сложность динамики признаков на территории уральской части ареала сосны. Линии, указывающие направление изменчивости, проходят разнообразно, часто пересекаясь или располагаются хаотично, что свидетельствует об отсутствии определенных градиентов признака.

В направлении север — юг изменяются такие признаки, как размеры ствола деревьев, длина хвои (и коррелирующие с ней анатомические признаки), вес и длина шишек, вес семян, продолжительность жизни хвои. Не показывают закономерных изменений: размеры апофиза, протяженность кроны и грубой корки по стволу сосны (относительные размеры), термостойкость и соле-

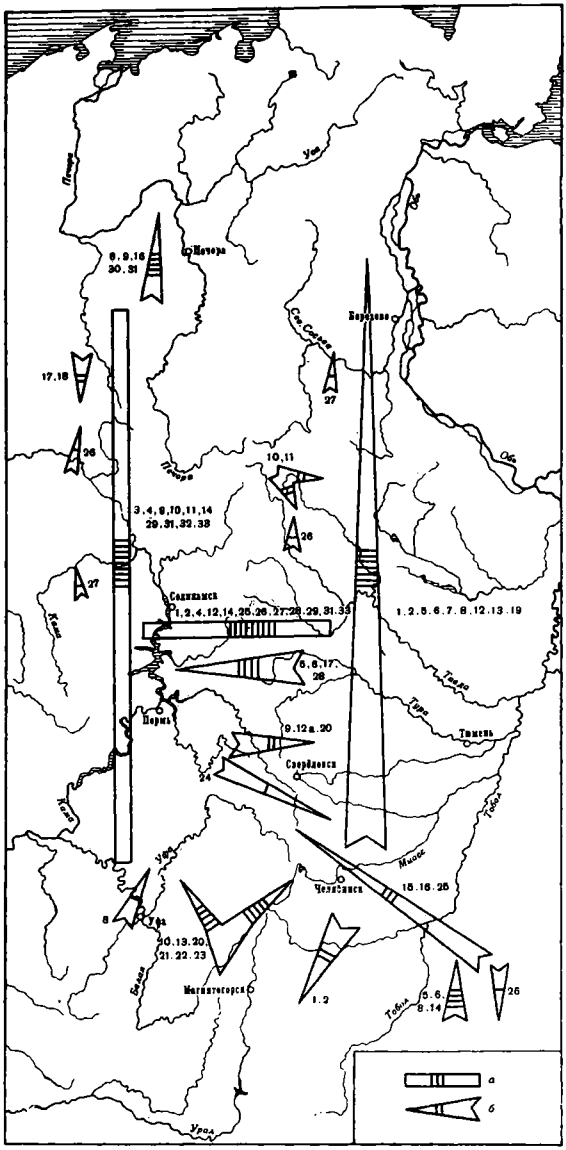


Рис. 37. Направление изменчивости признаков сосны обыкновенной

а — признак не изменяется; *б* — значение признака уменьшается по направлению к острой части стрелки. Цифры обозначают номер признака: *1* — высота деревьев; *2* — диаметр ствола; *3* — относительная протяженность кроны (в % от высоты дерева): *4* — относительная протяженность грубой корки; *5* — длина хвои; *6* — длина шишек; *7* — вес шишек; *8* — вес семян; *9* — величина апофиза; *10* — размер пыльцевого зерна; *11* — величина парусности пыльцевых зерен; *12* — продолжительность жизни хвои; *12а* — охвоенность; *13* — размеры проростков; *14* — число смоляных каналов хвои; *15* — число устьиц; *16* — степень складчатости ассимиляционной паренхимы хвои; *17* — степень развития склеренхимных волокон; *18* — степень развития ксилемных тканей хвои; *19* — расстояние между проводящими пучками; *20* — содержание золы в хвое; *21* — содержание кальция в шишках; *22* — содержание фосфора в шишках; *23* — содержание фосфора в хвое; *24* — содержание хлорофилла в хвое; *25* — доля деревьев с красноокрашенными пыльниками; *26* — то же с черными семенами; *27* — то же со светлыми крылатками; *28* — то же с коричневыми шишками; *29* — абсолютная всхожесть семян; *30* — энергия прорастания семян; *31* — термостойкость семян; *32* — солеустойчивость семян; *33* — содержание семян в шишках

устойчивость семян, количество семян в шишке, число смоляных каналов, окраска шишек, семян и крылаток, содержание золы и минеральных элементов, размеры пыльцевых зерен и т. д. Последние признаки показывают региональную приуроченность.

В направлении запад — восток изменяется длина хвои и шишек, процент деревьев с коричневыми шишками, содержание кальция в шишках. Не претерпевают существенной трансформации: размеры ствола, продолжительность жизни хвои, окраска шишек, семян и крылаток, термостойкость и всхожесть семян и т. д.

Процент деревьев с краснооокрашенными пыльниками, а также содержание хлорофилла в хвое, количество устьиц, складчатость паренхимных клеток изменяется в направлении с северо-запада на юго-восток.

В общем клинальной географической изменчивости подвержены, главным образом, признаки, характеризующие размеры ствола и основных органов дерева. Большинство других признаков (в том числе очень важных биологических) варьируют не строго клинально, а дискретно, а в ряде случаев даже хаотически, неопределенно.

Перерывы постепенности в изменчивости признаков в некоторых случаях объясняются прерывистостью трансформации природно-климатических факторов на территории Урала вследствие его горного ландшафта, а в других — отражают историю расселения вида на территории Урала и специфику генетико-автоматических процессов, протекающих в данном районе.

У ели сибирской направление изменчивости многих признаков в общем сходно с сосной обыкновенной. Так обстоит дело с высотой и диаметром ствола, продолжительностью жизни хвои, ее длиной, анатомическим строением и т. д. Однако имеются и существенные отличия. У ели заметно ухудшение качества семян (всхожести, термостойкости и солеустойчивости) по мере продвижения к северу, размеры шишек и семян несколько увеличиваются к западу, а длина чешуй — к юго-западу. Последняя особенность связана с мощным генетическим влиянием ели европейской.

Следовательно, направление изменчивости признаков у различных видов может иметь свою специфику. Это утверждение, однако, не опровергает тезис о том, что многие признаки разных видов географически трансформируются синхронно. У культурных растений хаотичность направления географической изменчивости признаков, по-видимому, выражена гораздо сильнее по сравнению с дикорастущими, лесными породами. Т. К. Лепин (1928) показал на примере пшеницы, что «никакой географической закономерности в индивидуальной географической изменчивости разных признаков нет... Один и тот же признак у разных линий может увеличиваться или уменьшаться по направлению с севера на юг».

Глава IX

Некоторые закономерности внутривидовой изменчивости древесных растений

Обширный материал об амплитуде изменчивости отдельных признаков, который содержится в многочисленных работах ботаников и особенно лесоводов-таксаторов, чрезвычайно разнороден. Мы не встретили в ботанической литературе сведений о каких-либо попытках обобщить его и установить общие закономерности колебания амплитуды изменчивости. В значительной степени это объясняется тем, что в само понятие об амплитуде варьирования признаков разные авторы вкладывали неодинаковое содержание. В результате их исследования выполнены с использованием несравнимых методик. Кроме того, отсутствие единой классификации форм изменчивости привело к определенному смешению смысла некоторых терминов.

В настоящее время большая часть систематиков применяет для характеристики пределов колебания признаков способ лимитов. Мы уже неоднократно отмечали недостатки данного метода (Мамаев, 1968, 1969, и др.). Особенно детально проблема использования разных методов характеристики колебания значений признаков рассмотрена в книге А. В. Яблокова (1966). Этот автор, вслед за В. В. Алпатовым (1956) и Холденом (Haldane, 1955), указывает на высокую ценность как показателя размаха индивидуальной изменчивости коэффициента вариации $C, \% = \sigma \cdot 100/M_{ср}$. Его преимущество заключается в том, что коэффициент C представляет относительную величину и позволяет проводить сравнение признаков различных категорий (например, структурных с функциональными) и показателей, имеющих неодинаковую размерность. В последние десять — пятнадцать лет вычисление коэффициента вариации стали широко применять при исследовании размаха индивидуальной изменчивости в зоологических работах (Яблоков, 1966; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968, и др.) и несколько реже — в ботанических (Берг, 1956, 1964; Шмидт, 1963). Большие перспективы может дать использование коэффициента вариации при изучении других форм изменчивости и разработке общих закономерностей изменчивости признаков. По нашему мнению, целесообразно величину коэффициента вариации отождествлять с амплитудой изменчивости признаков, поскольку он наиболее полно по сравнению с другими показателями отображает относительную

степень колебания их значений. Но следует иметь в виду, что во многих случаях расчета только коэффициента вариации для оценки изменчивости недостаточно. Нужно одновременно учитывать и колебания абсолютных показателей-лимитов. И тем более затруднительно использовать коэффициент C при изучении альтернативых признаков.

Перейдем к характеристике амплитуды изменчивости различных признаков у семейства Pinaceae.

Прежде всего, отметим, что величина коэффициента вариации зависит от размерности признака — наименьшими показателями характеризуются линейные размеры, гораздо большими — весовые — и еще большими — количественные (меристические — по Яблокову, 1966). Так, например, вычисление взаимосвязи коэффициентов вариации длины C_L и веса C_P шишек сосны дало формулу: $C_P = 2{,}4C_L$. Оба показателя, как видно, тесно связаны между собой. Следовательно, при характеристике изменчивости одного и того же признака нужно учитывать, что коэффициент вариации веса всегда примерно в 2—2,5 раза больше, чем коэффициент вариации длины. Это объясняется тем, что при весовых характеристиках наблюдается как бы сложение амплитуды колебания линейных измерений.

Еще выше коэффициент вариации количественных показателей. Для них, кроме того, характерна крайняя неустойчивость абсолютной величины. Она может изменяться у одного признака, но при разных вариантах измерений в 1,5—2 и более раза. Установить корреляцию коэффициента вариации меристических показателей с весовыми или линейными по этой причине довольно затруднительно.

При оценке так называемой эндогенной изменчивости проявляются существенные различия величины коэффициента вариации в зависимости от типа признака. Наименьшей амплитудой изменчивости характеризуются размеры пыльцевых зерен, особенно общая длина и длина тела ($C = 3{,}3 \div 7{,}5\%$, табл. 101). Почти на том же уровне (6—10%) находится вариабельность длины мужских стробилов и ширины и высоты иглы в пределах растения. Немного выше ($C = 8 \div 13\%$) колебание такого анатомического признака, как ширина центрального проводящего цилиндра иглы и важного генеративного признака — длины спелых женских шишек. Длина семенных крылаток и хвои варьирует с показателем $C = 13$—19%. Коэффициент вариации веса шишек достигает 18—26% в соответствии с отмеченной выше закономерностью, а для количества стробилов в мужской шишке и числа микроспорофиллов в стробиле $C = 10$—20%. Максимальной изменчивостью характеризуются размеры годичного побега в разных частях кроны дерева и содержание полнозернистых семян в шишке. Эти особенности варьирования отражают степень воздействия внешних факторов на формирование того или иного органа.

Таблица 101

Эндогенная изменчивость некоторых признаков у сосны обыкновенной

Признак	Число модельных деревьев	Лимит коэффициентов вариации
Пыльцевые зерна		
общая длина	43	3,3—7,5
высота тела	5	6,2—8,6
длина воздушного мешка	7	7,5—10,5
Мужские шишки		
длина	7	13,6—17,8
число стробилов	7	14,2—19,6
длина стробилов	7	6,3—9,1
число микроспорофиллов	7	10,3—20,3
Спелые женские шишки		
длина	25	8,0—13,1
вес	11	18,4—25,5
Прирост ростовых побегов	8	33,9—63,3
Число семян в шишке	5	44,0—60,0
Длина крылаток	2	16,0—19,1
Однолетняя хвоя ростовых побегов		
длина	7	13,5—17,7
ширина	3	6,2—9,6
высота	3	5,5—8,8
ширина центрального проводящего цилиндра	2	8,0—12,6

Показатели эндогенной изменчивости особей разных видов весьма близки между собой, хотя с первого взгляда и может показаться более правильным предположение о видовой специфике данного явления. У сосны обыкновенной, ели сибирской и пихты сибирской, величина коэффициента вариации почти одинакова, верхний предел достигает 13—14%, а нижний 7—8%. Величина коэффициента вариации в пределах одного дерева для размеров (длины) шишек такова:

Сосна обыкновенная		Ель сибирская		Пихта сибирская	
Число моделей	*C*,%	Число моделей	*C*,%	Число моделей	*C*,%
25	8,0—13,1	7	7,7—14,4	4	6,6—13,5

Все три вида значительно отличаются по морфологии генеративных органов и их расположению в кроне, что не препятствует им, однако, иметь одинаковую амплитуду изменчивости женских шишек.

Мы коснулись только структурных признаков. Несомненно

также наличие и эндогенного варьирования функциональных и качественных признаков. Физиологам хорошо известны факты сильных различий интенсивности фотосинтеза и дыхания, влагосодержания, содержания многих веществ в разных частях кроны деревьев (Крамер, Козловский, 1963).

Окраска плодов, семян и других органов является типичным качественным показателем. Однако здесь исследователь сталкивается с большой устойчивостью характеристики признака в пределах организма. Как правило, на одном дереве сосны все семена, крылатки и шишки имеют одну и ту же основную окраску. Но при этом возможно некоторое варьирование в интенсивности расцветки, трудно заметное простым глазом. Кроме того, на отдельных экземплярах сосны встречается незначительная примесь семян и крылаток другого цвета.

У ели сибирской можно наблюдать очень незначительную эндогенную изменчивость окраски молодых женских шишек. Она заключается в некотором варьировании интенсивности накопления антоцианов, хлорофилла и других пигментов, определяющих специфическую окраску шишек. Такой же характер изменения окраски наблюдается и у пыльников сосны обыкновенной. Признаки, характеризующие окраску генеративных органов, очень стабильны и отличаются низкой эндогенной изменчивостью.

При сравнении амплитуды изменчивости признаков необходимо иметь обоснованное представление о том, какое значение коэффициента вариации характеризует высокую степень изменчивости, какое соответствует низкой или средней степени. Без такого представления конкретный материал об амплитуде изменчивости может утратить свои преимущества. В связи с тем, что специальной шкалы, позволяющей судить о степени варьирования признаков, не было предложено, исследователи пользовались лишь сравнением получаемых ими конкретных значений коэффициента *C*, основываясь на принципе «больше или меньше». При этом один исследователь считал достоверным различие между значениями коэффициента вариации, измеряемое величиной 1—2%, а другой поднимал эту величину до 5—7% и более. В некоторых работах низкой амплитудой изменчивости характеризуется варьирование, измеряемое величиной $C=2—5\%$, а в других —10—15% и выше.

Имеющийся в нашем распоряжении довольно большой материал расчетов коэффициента вариации самых разнообразных признаков позволил предложить следующую эмпирическую шкалу их уровней изменчивости:

Очень низкий . . .	$C<7\%$
Низкий	$C=8—12$
Средний	$C=13—20$
Повышенный	$C=21—30$
Высокий	$C=31—40$
Очень высокий . .	$C>40$

Очень низкий и низкий уровень изменчивости у семейства Pinaceae имеют признаки, характеризующие размеры пыльцевых зерен, стробилов и анатомических элементов хвои. Средний уровень показывает: линейные размеры мужских и женских шишек, длина клеток, длина хвои, количество органов в мужских шишках и т. д. Повышенным уровнем отличается вес спелых шишек, а высоким — прирост побегов, среднее количество семян в шишке и другие признаки. Эта шкала разработана на основе изучения, главным образом, изменчивости древесных растений.

Теперь обратимся к характеристике амплитуды варьирования признаков при индивидуальной изменчивости.

В табл. 102 приведены данные для сосны обыкновенной. Признаки распределены по группам органов. Наименьшей изменчивостью, как и при эндогенной изменчивости, отличаются пыльцевые зерна. Как правило, их варьирование не выходит за пределы очень низкого уровня ($C=2—6\%$). Для остальных групп признаков обычно характерны значительные колебания величины коэффициента вариации. Так, из признаков общего габитуса дерева один (высота дерева) варьирует слабо (низкий уровень изменчивости), а другие (диаметр ствола) — средне и даже выше среднего (протяженность кроны и грубой коры).

Из признаков, касающихся генеративных органов, лишь только длина шишек изменяется слабо (7—13%), а все другие варьируют на среднем и высоком уровне. Наибольшей изменчивостью отличаются признаки, определяющие количество семян в шишке или количество шишек на дереве.

Признаки, характеризующие хвою, варьируют обычно на низком уровне. Исключение представляет количество смоляных ходов в хвоинке (средний уровень изменчивости). Как видно, признаки, дающие представление о числе органов, всегда более вариабельны, чем показатели, описывающие его размеры. Это касается количества семян, шишек, смоляных ходов и, вероятно, других признаков.

Довольно низкой изменчивостью (7—16%) отличаются размеры проростков сосны, коэффициент вариации их веса повышается примерно в два раза.

Вполне вероятно, что амплитуда изменчивости признаков в ряде случаев связана с общей эколого-биологической характеристикой вида растений. Это можно уверенно сказать о некоторых признаках. Однако большинство признаков в своем варьировании не показывает тесной связи с видовой принадлежностью объекта (Мамаев, 1969, 1970). Изменчивость таких важных органов, как хвоя, шишки, семена, пыльцевые зерна и другие, имеет однотипный уровень варьирования независимо от видовой принадлежности объекта. Так, коэффициент C длины шишек у сосны обыкновенной характеризуется величиной 7—13, у ели сибирской 8—11, у кедра сибирского 12% и т. д. Длина

Таблица 102

Индивидуальная изменчивость некоторых структурных признаков сосны обыкновенной

Признак	C, % (лимиты)	Признак	C, % (лимиты)
Ствол и крона		Сосудисто-проводящий цилиндр	
Высота дерева	7—11	высота	8—12
Диаметр ствола дерева	17—22	ширина	6—18
Протяженность грубой коры	26—36	Число смоляных ходов в хвое	15—22
Протяженность кроны	18—34	Размер углового смоляного хода	10—19
Генеративные органы		Пыльцевые зерна	
Число шишек на одном дереве	99—154	Тело зерна	
Шишки		общая длина	2—5
длина	7—13	длина	2—5
вес	20—35	высота	2—5
Величина апофиза шишек	24—39	Воздушный мешок	
Содержание семян в одной шишке	38—90	длина	3—6
Вес 1000 шт. полнозернистых семян	14—23	высота	2—5
Хвоя		Проростки	
Однолетняя ростовая хвоя		Длина проростков (без корня)	7—11
длина	11—16	Длина гипокотиля	7—16
ширина	8—14	„ семядоли	9—13
высота	7—11	Общий вес двухмесячных проростков в водной культуре	15—18

Примечание. Коэффициент вариации вычислялся нами отдельно для образцов, взятых из участков леса, находящихся в разных географических районах. В таблице приведены только крайние значения коэффициента.

семян у всех перечисленных пород характеризуется величиной $C=6—9\%$. Коэффициент вариации содержания семян в шишке всегда имеет очень значительную высоту — 40—50% и больше.

Отсутствие видоспецифичности и наличие признакоспецифичности в колебании амплитуды изменчивости признаков представляет важнейшую закономерность, которую нам удалось показать на некоторых объектах из числа древесных (Мамаев, 1969). Ее проявление отражает однотипность некоторых близких по своему происхождению генетических конструкций. Подобную закономерность еще в 1948 г. установил Симпсон для признаков строения черепа у лошадей (Симпсон, 1948).

Изучение индивидуальной изменчивости функциональных

признаков показало, как правило, ее высокую амплитуду (табл. 103). Исключение представляет абсолютная всхожесть семян при проращивании в оптимальных условиях. Но варьирование всхожести резко повышается при проращивании семян на засоленном субстрате (0,1—0,2 н раствор NaCl), а также при повышенной температуре (+30°). Таким образом, изменчивость функциональных признаков в неблагоприятных условиях существования повышается. Этот факт мы наблюдали и в ряде других случаев. В неблагоприятной для растений обстановке происходит их дифференциация по степени устойчивости. Часть индивидуумов отмирает, другая сохраняет жизнеспособность. В оптимальных условиях какого-либо преимущества особей второй группы не было заметно, оно проявилось в критической ситуации.

На основании малочисленных данных пока еще трудно судить об общих закономерностях изменчивости функциональных признаков. Однако можно констатировать их повышенную изменчивость по сравнению со структурными признаками, а также большие пределы колебания их крайних значений в связи с воздействием фактора времени. Для структурных же признаков последний менее важен, поскольку к структурной изменчивости относится варьирование уже сформировавшихся элементов.

Качественные признаки обычно характеризуются низким и средним уровнями изменчивости. Наименьший коэффициент вариации наблюдается для содержания органического вещества и свободной воды в хвое (3—6%). Несколько выше (6—16%) варьирование количества сырой золы и хлорофилла. Средним уровнем (13—18%) характеризуется изменчивость содержания общего азота, фосфора и калия в хвое однолетних сеянцев, выращенных в опытных посевах. При этом коэффициент вариации для всех элементов почти одинаков. Примерно на таком же уровне (9—18%) варьирует содержание такого минерального элемента, как фосфор в хвое старых деревьев. Содержание же фосфора в шишках отличается более высоким коэффициентом вариации (14—28,5%). Такую же величину имеет коэффициент C для содержания кальция в шишках и в хвое.

Оценив амплитуду индивидуальной изменчивости разных признаков, можно сделать следующие выводы.

1. Структурные признаки варьируют разнообразно — от очень низкого уровня (C=3—7%) до очень высокого (C=90—100% и более). Наименьшей изменчивостью отличаются размеры пыльцевых зерен и анатомических элементов, наибольшей — длина побега, содержание семян в шишке и количество шишек на дереве.

2. Функциональные признаки более лабильны и их изменчивость обычно отличается повышенным уровнем. При этом в неблагоприятных условиях амплитуда варьирования увеличивается.

Таблица 103

Индивидуальная изменчивость некоторых функциональных признаков у древесных растений уральских популяций

Признак	Время наблюдения	Число выборок	Лимиты коэффициента вариации (*C*, %)
Сосна обыкновенная			
Абсолютная всхожесть свежесобранных полнозернистых семян в оптимальных условиях	Июль — август, 1963—1964 гг.	6	2,7—11,7
Солеустойчивость семян (абсолютная всхожесть полнозернистых семян на засоленном субстрате)	Июль — август, 1964 г.	4	30,5—66,4
Жароустойчивость семян (абсолютная всхожесть при повышенной температуре)	Май — июнь, 1963—1964 гг.	3	39,7—78,7
Газоповреждаемость проростков	Сентябрь 1965 г.	2	35,9—39,4
Энергия суточного прироста	Май—июль, 1955 г.	13	15—84,0
Начало роста сеянцев (в лабораторных условиях)	Март, 1964 г.	8	35,3—104,0
Выход живицы из ствола (данные Мишукова для Западной Сибири)	—	1	54,3
Ель сибирская			
Абсолютная всхожесть полнозернистых семян в оптимальных условиях	Июнь, 1964 г.	2	12,9—14,5

3. Изменчивости качественных признаков свойственны различные уровни — от очень низкого до высокого. Однако более характерным является средний уровень, нередко низкий. Наименее вариабильно содержание особо важных веществ — органического вещества и свободной воды. Довольно слабо колеблется содержание хлорофилла, основных минеральных веществ и золы в хвое растений. Ассимилирующие органы растений для нормальной жизнедеятельности нуждаются в более стабильном содержании минеральных элементов, чем одревесневшие ткани шишек.

При сравнении амплитуды индивидуальной изменчивости с эндогенной проявляется интересная закономерность — уровень индивидуальной изменчивости того или иного признака имеет обычно ту же размерность, что и уровень его эндогенной изменчивости (табл. 104). Абсолютные размеры органа или другого элемента в древостое или в пределах кроны одного дерева колеблются, безусловно, не одинаково, в их варьировании обычно не удается уловить какого-либо сходства. В то же время по относительным показателям, характеризующим амплитуду изменчивости признаков организма или целой совокупности осо-

Таблица 104

Амплитуда индивидуальной и эндогенной изменчивости некоторых структурных признаков в спелых насаждениях Свердловской обл.

Место сбора материала	Признак	Коэффициент вариации		
		индивидуальной изменчивости	эндогенной изменчивости	
			средняя величина	лимиты
	Сосна обыкновенная			
Пригород, г. Свердловск	Тело пыльцевых зерен			
	длина	4,1	5,4	3—8
Там же	высота	5,7	7,6	6—9
	Длина воздушного мешка	5,4	8,7	7—11
Ивдельский р-н	Шишки			
	длина	9,0	11,0	8—13
	вес	21,6	21,7	18—26
Талицкий р-н	Хвоя			
	длина	14,6	15,1	14—17
	ширина	10,2	8,6	7—10
	высота	7,5	7,1	6—9
	Ель сибирская			
Шалинский р-н	Шишки			
	длина	10,9	8,8	6—14
Тавдинский р-н	»	8,7	11,4	8—14
	Пихта сибирская			
Шалинский р-н	Длина шишек	12,3	8,7	6—14

бей, в большинстве случаев наблюдается определенная синхронность. Такая синхронность в проявлении этих двух форм изменчивости, конечно, не является прямой, она осложняется многими обстоятельствами, в том числе и случайными. При ее изучении необходим строгий отбор материала, количество которого пока еще ограничено в силу большой трудоемкости его получения.

Однако общие выводы уже можно сделать.

В дикорастущих популяциях хвойных видов амплитуда эндогенной и индивидуальной изменчивости имеют одинаковый уровень. Причиной этому является специфика генетического аппарата, определяющего характер проявления того или иного признака.

Чрезвычайно важной особенностью варьирования признаков является сохранение ими средней амплитуды изменчивости в различных географических районах (рис. 38)

На всем протяжении от подзоны сосново-березовых лесов до северной тайги коэффициент вариации средней высоты древостоев сосны колеблется от 7—8 до 11—12%, хотя сама средняя высота изменяется на этом пространстве от 28—30 до 12—15 *м*. Варьирование среднего диаметра характеризуется показателем $C = 17—18$, и лишь изредка он поднимается до 22%. Амплитуда изменчивости длины хвои колеблется обычно в пределах $C = 10—15\%$ независимо от географической широты, хотя абсолютная величина хвои снижается от 65—70 на юге до 35—40 *мм* на севере. Протяженность грубой коры имеет всегда высокий уровень варьирования ($C = 26—36\%$), а длина шишек почти всегда низкая ($C = 9—13$, иногда 14—15%). Весу шишек присуща несколько повышенная изменчивость ($C = 22—32\%$), а весу семян — средняя ($C = 16—22\%$). Во всех районах высоким уровнем изменчивости отличается величина апофиза (обычно $C = 28—38\%$), а очень высоким — содержание семян в шишке ($C = 38—90\%$) и особенно — число шишек на дереве ($C = 99—154\%$).

Поперечный размер иглы мало изменчив на всей территории Урала ($C = 7—11\%$), а число смоляных каналов имеет средний уровень варьирования ($C = 15—22\%$). Наименьшим варьированием (2—5%) отличается во всех зонах размер пыльцевых зерен. Наблюдающиеся различия по величине коэффициента вариации в разных зонах весьма незначительны и незакономерны. Поэтому их не следует принимать во внимание. Величина коэффициента, как показали наши расчеты, зависит от многих случайностей и всегда колеблется даже у очень сходных по своему физиономическому облику древостоев. При этом колебание тем сильнее, чем более вариабилен признак (сравним, например, варьирование высоты дерева, с одной стороны, и числа шишек на дереве, с другой).

Таким образом, географическое расположение древостоя почти не отражается на уровне изменчивости его структурных признаков. Абсолютная величина может изменяться очень значительно, но относительная амплитуда колебания остается примерно одинаковой. Исключение представляют некоторые признаки сосны, произрастающей на северной границе ареала. В предлесотундровых лесах (и частично в северной тайге) отмечается резкий подъем амплитуды изменчивости высоты ствола, длины и веса шишек, веса семян. На южной границе этого почти не наблюдается. В предлесотундровой зоне происходит резкая деградация насаждений, нарушение их нормального строения, резко повышается варьирование шишек и семян из-за сильного снижения их размеров на сильно ослабленных деревьях. В условиях же среды, которые отвечают видовой норме реакции сосны, откло-

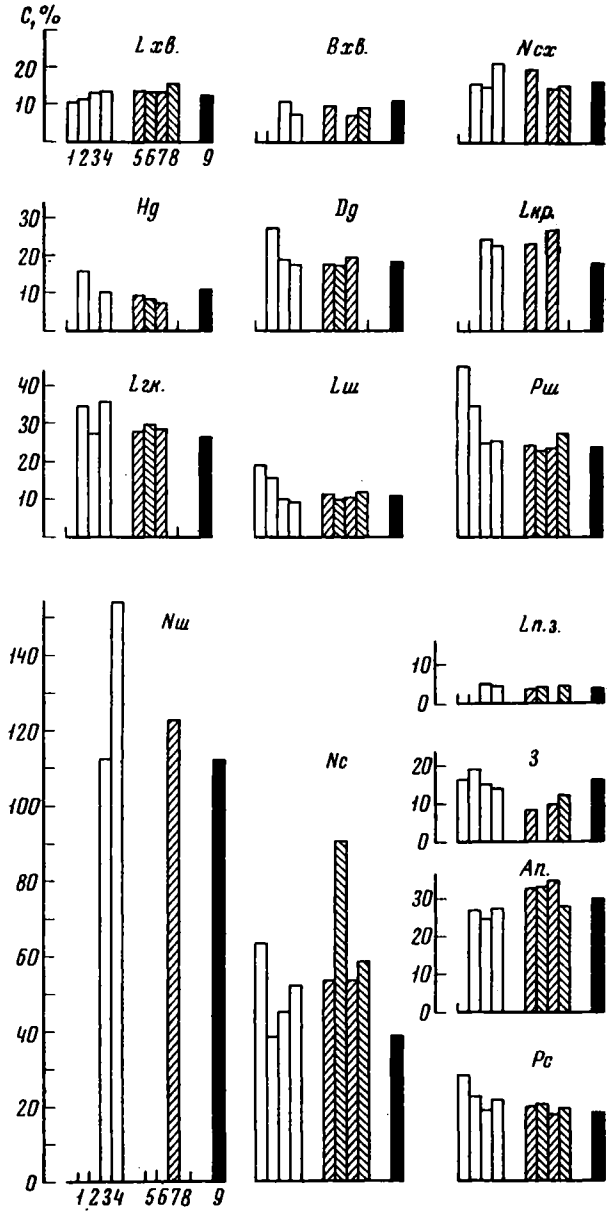


Рис. 38. Амплитуда изменчивости признаков сосны обыкновенной в различных географических районах

Предуралье: *1* — предлесотундровые леса; *2* — северная тайга; *3* — средняя тайга; *4* — южная тайга. Зауралье: *5* — средняя тайга; *6* — южная тайга; *7* — сосново-березовые леса; *8* - степные боры. Горный Урал: *9* — сосново-березовые леса. Обозначение признаков: Lп.з. — длина пыльцевого зерна; *з* — зольность хвои; *Ап.* — величина апофиза; $L_{хв}$ — длина хвои; $B_{хв}$ — высота хвои; $N_{сх}$ — число смоляных каналов; Hg — высота дерева; Dg — диаметр дерева; $L_{кр}$ — протяженность кроны; $L_{гк}$ — протяженность грубой коры; $L_{ш}$ — длина шишек

нений в амплитуде изменчивости нет. Популяция приспосабливается к внешней среде путем изменения абсолютного значения признаков. На севере происходит, например, заметное ослабление роста деревьев в высоту и по диаметру, несколько уменьшаются размеры хвои, шишек и семян. При этом в популяции создается определенное соотношение генотипов, наилучшим образом отвечающее местным условиям. Оно характеризуется строго регламентированной нормой реакции, что выражается в определенной величине уровня изменчивости.

Экологическая изменчивость в случае произрастания древостоев в условиях, где они могут нормально развиваться, характеризуется невысокой амплитудой варьирования. Последняя, как правило, не превышает уровня индивидуальной изменчивости, а обычно даже бывает и ниже. В качестве примера приведем для некоторых структурных признаков сосны обыкновенной величину коэффициента вариации на двух участках:

Участок	Высота ствола	Диаметр ствола	Вес шишки	Содержание семян	Вес семян	Длина хвои	Величина апофиза
Дюнные всхолмления, кв. 32, Голевское лесничество Пермской обл. .	6,1	7,8	9,6	18,8	7,9	4,1	11,5
Горный склон, кв. 85, Хусаиновское лесничество БАССР	11,1	7,7	12,6	16,1	9,0	3,3	8,3

На обоих участках амплитуда экологической изменчивости ниже индивидуальной. Так, варьирование веса шишек выражается показателем C, равным 9,6—12,6%, тогда как индивидуальная изменчивость характеризуется величиной коэффициента, достигающей 20—30% и более. Для содержания семян в шишке коэффициент $C = 16{,}1 \div 18{,}8\%$ при индивидуальной изменчивости 38—90%. Для веса семян $C = 7{,}9 \div 9\%$ при норме 14—23%. Для длины хвои и величины апофиза разница еще выше ($C = 3{,}3 \div 4{,}1$ или $8{,}3 \div 11{,}5\%$ против обычных 11—16 или 24—39%). Все это свидетельствует о том, что амплитуда экологической изменчивости на небольших участках очень невелика, она гораздо ниже индивидуальной.

При оценке варьирования тех же признаков в пределах крупных лесных массивов величина коэффициента C заметно повышается за счет насаждений, произрастающих в пессимальных условиях существования, где их продуктивность резко падает, а морфологический облик деревьев сильно изменяется.

Так, для сосновых лесов Гайнского лесхоза Пермской обл. занимающих очень большую территорию (586 тыс. *га*), коэффициент вариации высоты ствола поднимается до 15,6, веса ши-

шек — до 21,8, длины хвои — до 10%. Такое увеличение амплитуды изменчивости объясняется широким распространением в лесхозе сфагновых болот, поросших низкорослой болотной сосной.

Уровень экологической изменчивости в этом случае заметно повышается в связи с тем, что вид находится на грани гибели и система, стабилизирующая его морфологический облик, начинает разрушаться. При условиях, соответствующих видовой норме, экологическая изменчивость обычно невелика и по своей амплитуде не превышет индивидуальную.

Обратимся теперь к характеристике амплитуды географической изменчивости. Приведем расчет коэффициента вариации для некоторых признаков сосны обыкновенной:

Признак	Коэффициент вариации C,%
Длина тела пыльцевого зерна	3,5
Размер апофиза	7,4
Протяженность грубой коры	8,3
Длина шишек	8,6
Относительная высота ствола	9,6
Вес семян	14,3
Длина хвои	13,4—17,6
Охвоенность	21,4
Вес шишек	24,9
Протяженность кроны	24,3
Ствол	
диаметр	33,1—35,0
высота	35,8—38,2
Содержание семян в шишке	48,7

Методика расчета коэффициентов вариации была приведена в главе «Географическая изменчивость». Полученные показатели довольно условны, ибо мы использовали небольшое число участков. Однако их можно использовать для сравнения.

Величина амплитуды изменчивости указанных признаков на территории Урала неодинакова и зависит от типа признака. Такие особенности, как длина тела пыльцевого зерна, размер апофиза, протяженность грубой коры, длина шишек, отношение *Н/Д*, варьируют на низком уровне (C=3,8—9,6%). Средним уровнем изменчивости характеризуются: вес семян (C = 14,3%) и длина хвои (C = 17,8%). Повышенный уровень имеют охвоенность, вес шишек, протяженность кроны (C = 21,4—24,9%). Высокий уровень изменчивости у диаметра и высоты ствола (C = = 33,5—35,8%) и очень высокий — у содержания семян в шишке (C = 48,7%). Таким образом, различные признаки неодинаково реагируют на смену природно-климатических районов. Если такие показатели, как вес шишек, протяженность кроны, охвоенность, размер ствола и содержание семян в шишке, как будто подвержены заметной географической изменчивости, то такие признаки, как размеры пыльцы, апофиза шишек, протяженность

Таблица 105

Соотношение амплитуды географической и индивидуальной изменчивости структурных признаков сосны обыкновенной на Урале

Группа признаков	Признак	Коэффициент вариации	
		географическая изменчивость	индивидуальная изменчивость (лимиты)
I	Размер апофиза	7,4	24—39
	Протяженность грубой коры	8,3	26—36
	Вес семян	14,3	14—23
	Относительная высота	9,6	14—20
II	Ствол		
	высота	37,0	7—11
	диаметр	34,0	17—22
	Длина хвои	15,5	10—16
	„ кроны	24,3	18—34
III	Содержание семян в шишке	48,7	38—90
	Шишки		
	длина	8,6	7—13
	вес	24,9	20—35
	Длина тела пыльцевого зерна	3,5	2—5

грубой корки, длина шишек и т. д., менее связаны с географической сменой природных факторов.

Однако не следует забывать, что некоторым признакам вообще присуща более высокая, а другим, наоборот, сниженная норма варьирования. Так, длина шишек или размер пыльцевых зерен — мало изменчивый, а содержание семян — очень сильно изменчивый показатель. Поэтому при оценке географической изменчивости необходимо учитывать особенности варьирования признаков, что можно сделать путем сравнения амплитуд индивидуальной и географической изменчивости. При таком сопоставлении амплитуды изменчивости (табл. 105, рис. 39) изученные признаки в зависимости от соотношения величины коэффициента вариации при географической и индивидуальной изменчивости можно разделить на три группы.

К первой группе относятся признаки, у которых коэффициент вариации индивидуальной изменчивости выше, чем географической. Сюда входят размер апофиза, протяженность грубой коры, вес семян и относительная высота (*Н/Д*). Превышение индивидуальной изменчивости ярко выражено. Это говорит о том, что варьирование данных признаков обусловливается, прежде всего, генотипическими особенностями индивидуумов, складывающих древостой. Такие признаки, как размер апофиза

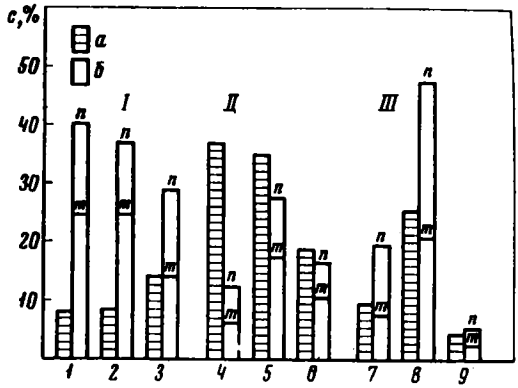


Рис. 39. Соотношение амплитуды географической (*а*) и индивидуальной (*б*) изменчивости структурных признаков у сосны обыкновенной

I группа: *1* — размер апофиза, *2* протяженность грубой коркн, *3* — вес семян; *II* группа: *4* — высота, *5* — диаметр ствола, *6* — длина хвои; *III* группа: *7* — длина шишек, *8* — вес, *9* — длина пыльцевого зерна, *m* — минимальная; *n* — максимальная величина *C*, %

и протяженность грубой коры, как было отмечено, очень слабо колеблются в различных ботанико-географических зонах. Однако в пределах каждого лесного массива наблюдается полный спектр всех вариаций по величине выступающей части апофиза и длине грубой коры на стволе дерева. Вес семян более связан с условиями внешней среды, нежели предыдущие признаки. Однако и его варьирование в очень сильной степени зависит от генотипических особенностей древостоя. Что же касается относительной высоты, то ее высокая степень варьирования в насаждении связана с большой дифференциацией деревьев по классам роста. При этом деревья I класса Крафта характеризуются малой относительной высотой ($H/Д$ = 50—85), а у деревьев низших классов она постепенно повышается и достигает в IV классе 105—115. Данное обстоятельство резко увеличивает значение коэффициента вариации данного признака в пределах насаждения. В то же время в различных географических районах средняя относительная высота мало колеблется.

Во вторую группу включаются признаки, у которых коэффициент вариации географической изменчивости выше, чем индивидуальной. Сюда относятся высота ствола, диаметр ствола, длина хвои. Размеры ствола (особенно высота) показывают наибольшее превышение географической амплитуды колебания над индивидуальной. Для высоты ствола оно достигает 3—4-кратной величины. Этот показатель наиболее четко отражает воздействие природно-климатических факторов на растение. Почти также динамичен и диаметр ствола. Длина хвои показывает менее заметное превышение амплитуды географической изменчивости над индивидуальной в результате ослабления зависимости этого признака от факторов внешней среды.

У признаков третьей группы величина амплитуды географической изменчивости не выходит за пределы крайних значений индивидуальной изменчивости. К этой группе относятся: длина кроны, содержание семян в шишках, длина и вес шишек, разме-

ры пыльцы. В данном случае, по-видимому, в варьировании примерно одинаковую роль играют как эколого-географические, так и генетические факторы.

Как видно, амплитуда географической и индивидуальной изменчивости одного и того же признака может характеризоваться всеми возможными типами сочетаний — коэффициенты вариации обеих форм могут совпадать, показывать превышение, или наоборот,— снижение по отношению друг к другу.

Выявление типа сочетания амплитуд разных форм изменчивости может явиться одним из методов установления характера наследования признаков.

Расчет амплитуды изменчивости крайне важен также в связи с обоснованием числа модельных образцов, которые необходимо взять для достижения нужной точности исследования. Как известно, число вариаций прямо пропорционально квадрату коэффициента вариации и обратно пропорционально квадрату точности исследования. Зная величину C, можно определить число образцов или моделей, основываясь на заданной точности.

Отмеченные выше характерные особенности колебания амплитуды изменчивости, ее высокая стабильность в различных природных условиях свидетельствуют о том, что природа создала для каждого признака определенные пределы размаха его варьирования. В каждом случае, будь это отдельная популяция или отдельный организм, величины, характеризующие определенный признак, размещаются вокруг среднего значения примерно с одним и тем же разбросом. Абсолютная величина непрерывно меняется в зависимости от внешних и внутренних факторов, а уровень изменчивости остается стабильным и мало подвижным. Система, обеспечивающая стабильность уровня изменчивости, действует при наличии относительно благоприятных условий для жизни вида, соответствующих видовой норме реакции, когда он может образовывать высоко жизнеспособные и устойчивые популяции. При возникновении критической ситуации, в пессимальных условиях, когда происходит разрушение популяции, нарушается и стабильность уровня изменчивости, и он совершает резкий скачок.

Характерной чертой изменчивости признаков у видов Pinaceae является слабая взаимозависимость их варьирования, низкая степень коррелятивных связей. Многочисленные примеры, приведенные в главе V, свидетельствуют о том, что взаимозависимость между двумя варьирующими признаками в пределах одновозрастного древостоя обычно отсутствует, если речь идет о показателях, не связанных между собою ростовыми корреляциями (такими, как длина шишки и длина семенной чешуи или высота ствола и протяженность кроны и т. д.). Так, например, не установлено достоверной зависимости между высотой дерева и окраской семян, между размером апофиза и величиной шишки, между протяженностью грубой корки и величиной

семени, между окраской крылатки и всхожестью семян и т. д. Это говорит о том, что в популяциях видов Pinaceae обычно не образуются скоррелированные биоморфы, а варьирование отдельных признаков происходит независимо, что, по-видимому, подтверждает соображение о высокой степени стабилизации признаков и свойств у древесных растений.

Такая закономерность сильно усложняет селекционную работу с древесными породами, поскольку отбор можно вести, главным образом, по прямым признакам. В то же время многие селекционеры пытаются обосновать тезис о возможности самого широкого использования сопутствующих признаков, скоррелированных с теми, на которые ведется отбор. По мнению этих исследователей, отбор быстрорастущих деревьев можно, например, проводить по окраске семян и размеру шишек, по строению коры и содержанию хлорофилла в листьях и т. д. Детальное изучение взаимокорреляций признаков приводит, однако, к мысли о том, что предположение о возможности отбора по сопутствующим признакам очень часто не обосновано достоверными фактами. Одной из причин отсутствия коррелятивных связей между разнотипными признаками у видов семейства Pinaceae является специфика структуры их популяций, основанная на биологических особенностях этих групп растений.

Представление о формах изменчивости позволяет более последовательно подойти к изучению изменчивости растений. Оно должно проводиться с учетом следующих основных этапов: I этап — изучение эндогенной изменчивости; II этап — изучение внутрипопуляционной изменчивости; III этап — изучение межпопуляционной (надпопуляционной) изменчивости.

Прежде чем перейти непосредственно к оценке внутривидовой изменчивости, следует изучить варьирование признаков в пределах организма. Это поможет избежать ошибок, связанных с искажением результатов из-за большого варьирования величин или функциональных особенностей органов в зависимости от их расположения в кроне дерева, порядка ветвления и т. д. На втором этапе нужно изучить внутрипопуляционную (индивидуальную, половую, хронографическую и экологическую) изменчивость и лишь после детальной ее оценки следует переходить к исследованию межпопуляционной изменчивости. К последней относят географическую изменчивость. В научной практике нередко исследователь изучает географическую изменчивость без предварительного анализа варьирования признаков в пределах популяции. В результате общая картина проявления географической изменчивости характеризуется существенными неточностями, а иногда и наличием принципиальных ошибок. Только последовательное изучение форм изменчивости, соответственно указанным выше этапам, позволяет вскрыть объективно существующие закономерности внутривидовой изменчивости. Нельзя также забывать о том, что на любом этапе необходимо учиты-

вать существование изменчивости во времени, она составляет как бы фон каждого этапа.

Изучение основных форм изменчивости позволило сделать ряд важных выводов в отношении общей картины варьирования признаков представителей семейства Pinaceae на Урале. Они в основном были изложены в заключительных разделах специальных глав, посвященных рассмотрению отдельных форм изменчивости. Не повторяя этих выводов, отметим высокую степень индивидуальной изменчивости, наблюдаемую в отношении многих признаков и свойств, относящихся ко всем категориям — структурной, функциональной и качественной. В то же время следует подчеркнуть высокую экологическую стабильность древесных растений этой систематической группы.

Индивидуальная, экологическая и другие формы изменчивости проявляются на фоне широкой географической трансформации признаков, которая, однако, выражена весьма специфически для различных особенностей вида. Одни из этих особенностей изменяются явно клинально, причем клина выражена четко в направлении север — юг, т. е. синхронно поступательной смене ботанико-географических зон. Другие признаки и свойства, и их довольно много, не обнаруживают клинальной географической изменчивости и дифференцируются в силу иных закономерностей, среди которых важное место имеют причины генетико-автоматического характера. В общем, географический градиент изменения признаков разнонаправлен, а скорость, с которой изменяется тот или иной показатель, в сильной степени зависит от биологических и других свойств вида и неодинаков в разных географических районах.

Следует подчеркнуть ярко выраженную индивидуальность отдельных видов по характеру их изменчивости. Так, ель сибирская отличается заметно повышенной степенью индивидуальной изменчивости из-за частого образования мутаций вегетативных органов. У нее можно встретить змеевидную, щетковидную, гребенчатую и другие вариации ветвления, белохвойную форму, вариацию с голубой хвоей. В то же время сосна обыкновенная обладает гораздо более высокой изменчивостью генеративных органов — шишек, семян и их крылаток. У нее широко распространены вариации по форме шишек и апофиза, по окраске семян и крылаток. Пихта сибирская и кедр варьируют слабее, чем ель и сосна.

Видам Pinaceae присуща одна важная особенность их дифференциации — в разных частях территории, занимаемой ареалом того или иного вида, можно встретить очень близкие спектры индивидуальной изменчивости, у них нет четкого разграничения по набору вариаций в зависимости от географического района. Этот факт мало согласуется с всеобщим мнением о большом различии видового генофонда в отдельных частях ареала (Вавилов, 1929; Синская, 1948, и др.)

Надо отметить, что виды древесных растений вообще представляют очень сложный объект для изучения закономерностей внутривидовой изменчивости. Кроме того, их варьирование характеризуется, по-видимому, целым рядом специфических черт, значительно отличающих эту группу от травянистых и особенно однолетних растений.

В заключение коснемся вопроса о роли познания закономерностей внутривидовой изменчивости для внутривидовой систематики. Вряд ли стоит доказывать бесспорное положение о том, что исследование форм внутривидовой изменчивости неотделимо от изучения структуры вида. Об этом, в частности, свидетельствует обязательное рассмотрение проблемы изменчивости в крупнейших сводках по теории вида (Розанова, 1946; Синская, 1948, 1963; Завадский, 1968). Оценка амплитуды и направления изменчивости признаков, изучение зависимости их от различных факторов внешней и внутренней среды, познание взаимокорреляции признаков позволяет подойти к вопросу о внутривидовых подразделениях, о степени обособленности отдельных таксонов. Закон гомологических рядов был сформулирован Н. И. Вавиловым на основе детальной оценки характера и диапазона варьирования признаков растений. Знание этого закона позволяет ориентироваться в огромной массе мелких вариаций, в основном несущих внутрипопуляционный симпатрический характер. Объективное представление о таких мелких внутривидовых единицах можно получить при изучении индивидуальной изменчивости растений. В то же время для решения проблем популяционной структуры вида необходимо также и изучение географической изменчивости.

Так же как невозможно изучение внутривидовых структур без глубокого познания закономерностей внутривидовой изменчивости, так и разработку проблем изменчивости нельзя вести без правильного представления о внутривидовых таксонов. Таким образом, круг проблем внутривидовой изменчивости тесно связан с внутривидовой систематикой и составляет с ней органическое целое.

Литература

Авситидийский П. Заготовка сосновых семян в Усть-Керженском лесничестве Нижегородской губернии.— Лесопром. вестник, 1902, № 35.

Агаев М. Г. Биотипы у самоопылителей как элементарная популяция.— Учен. зап. Дагест. гос. ун-та, 1957, вып. 1.

Агаев М. Г. Морфо-биологическая неоднородность внутри сортов хлебных злаков. Автореф. канд. дисс. ЛГУ, 1958.

Азниев Ю. Н. Репродуктивная способность семенников разных форм сосны обыкновенной.— Сб. бот. работ Бел. отд. ВБО, 1960, вып. 2.

Акаемова З. И. Возобновление сосны в перестойных насаждениях.— Лесное хоз-во, 1954, № 3.

Алисов Б. П. Климат СССР. М., изд-во МГУ, 1956.

Алпатов В. В. По поводу статьи Г. В. Никольского «Об изменчивости организмов».— Зоол. журн., 1956, **35**, вып. 3.

Альбенский А. В. Географическая изменчивость содержания витамина С в листьях. Труды ВНИАЛМИ, 1947.

Антипин П. В. Опыты с посевами семян сосны в питомнике. Сб. статей Казанского ин-та сельск. хоз-ва и лесоводства, 1927, вып. 7.

Анучин Н. П. Лесная таксация. М.— Л., Гослесбумиздат, 1952.

Арнольд Ф. К. Русский лес, ч. II. СПб., изд. А. Ф. Маркса, 1891.

Барашкова Е. П., Гаевский В. Л., Дьяченко Л. Н. Радиационный режим территории СССР. Л., Гидрометеоиздат, 1961.

Бардышев И. И. Изменчивость свойств и состав скипидаров, полученных из индивидуальных деревьев хвойных пород, произрастающих в пределах СССР.— Сб. науч. работ БЛТИ. М., 1958, вып. IX.

Бартон Л. Хранение семян и их долговечность. М., «Колос», 1964.

Баценко А. А. Качество семян перестойных деревьев лиственницы сибирской.— Труды Сиб. технолог. ин-та, 1964, сб. 39.

Белецкий И. Б. Особенности плодоношения сосны и ели на Кольском полуострове.— Лесное хоз-во, 1961, № 7.

Берг Р. Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор. Применение математических методов в биологии. Л., изд-во ЛГУ, 1964.

Берг Р. Л. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка.— Бот. журн., 1956, **43**, № 1.

Бобров Е. Г. Очерк растительности юго-западного Приуралья.— Изв. Главн. Бот. сада, 1929, **28**, вып. 1—2.

Болотов А. Т. Изображение и описание разных пород яблок и груш, родящихся в Дворяниновских, а отчасти и других садах. М., изд-во МОИП, 1952.

Борисевич Д. В. Рельеф и геологическое строение. В кн. Урал и Приуралье. М., «Наука», 1968.

Бреславец Л. П. О наследственности окраски венчика Trogaeolum majus L. Изд. Петр. ин-та им. Лесгафта, 1920, **3**.

Вавилов Н. И. Проблема происхождения культурных растений в современном понимании.— Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, генетики и селекции. Л., 1929.

Василевская Л. С. Отбор плюсовых деревьев сосны обыкновенной. Выращивание высокопродуктивных лесов. Изд. Бел. НИИЛХ, 1963.

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

Воробьев В. Н., Перцев Г. А. О структуре урожаев кедра сибирского. Вопросы совершенствования организа-

ции лесного хозяйства Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1966.
Воропанов П. В. Управление ростом и развитием деревьев. М.— Л., Гослесбумиздат, 1954.
Гаврись В. П. Многоформенность хвойных пород и практическое использование ценных форм сосны и ели.— Лесное хоз-во, 1938, № 1.
Гейссман Г. Антоцианы, халконы, ауроны и родственные им водорастворимые растительные пигменты. В кн.: Биохимические методы анализа растений. М., ИЛ, 1960.
Гиргидов Д. Я. Методы повышения плодоношения сосны. Исследования по лесному хозяйству. Л., Изд. ЦНИИЛХ, 1949.
Годнев Е. Д. Бузулукский бор. М.— Л., Гослесбумиздат, 1953.
Годнев Е. Д. Плодоношение сосновых насаждений в Бузулукском бору.— Сб. работ по лесн. хоз-ву. М.— Л., 1960, вып. 40.
Голод Д. С. Типы и ассоциации еловых лесов северо-восточной части Белорусской ССР. Автореф. канд. дисс. Минск, 1966.
Горчаковский П. Л. Новое в методике исследования динамики семеношения хвойных.— Бот. журн., 1958, 48, № 10.
Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 48.
Горчаковский П. Л. Растительность. В кн. «Урал и Приуралье». М., «Наука», 1968.
Грибанов Л. Н. Семена сосны из ленточных боров Обь-Иртышского междуречья.— Труды Казах. НИИ лесн. хоз-ва, 1959, вып. II.
Гроздов Б. В. Быстрорастущие и хозяйственно-ценные породы в лесном хозяйстве. Пути повышения продуктивности лесного хозяйства. Брянск, изд-во «Брянский рабочий», 1961.
Гром И. И. Содержание аскорбиновой кислоты в плодах шиповников Коми АССР.— Изв. Коми филиала ВГО, 1967, 2, № 1 (11).
Гумбольдт А. География растений. М.— Л., ОГИЗ-Сельхозгиз, 1936.
Давидов М. В. Строение буковых насаждений.— Лесное хоз-во, 1951, № 3.
Данилов М. Д. Возрастные изменения древесных и кустарниковых пород. Автореф. докт. дисс. Йошкар-Ола, 1950.
Данилов М. Д. Применение классификации деревьев в чистых сосновых древостоях с учетом их возрастной стадийности.— Сб. трудов ПЛТИ, 1951, № 48.
Данилов М. Д., Пчелин В. И. Изменение физико-механических свойств древесины ели по категориям развития и роста деревьев.— Изв. высш. учебн. завед., Лесной журн., 1958, № 3.
Дарвин Ч. О происхождении видов путем естественного отбора или о сохранении усовершенствованных пород в борьбе за существование. М., изд. А. И. Глазунова, 1865.
Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.— Л., Сельхозгиз, 1941.
Дворецкий М. Л. Текущий прирост древесины ствола и древостоя. М., «Лесная промышленность», 1964.
Деревья и кустарники СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1948—1966.
Джапаридзе Л. И. Пол у растений. Ч. I. Тбилиси, 1963.
Джапаридзе Л. И. Пол у растений. Ч. II. Тбилиси, 1965.
Дивов П. Краткое руководство к сбережению и поправлению лесов в Российском государстве. СПб., 1809.
Дубровицкая Н. И. Регенерация и возрастная изменчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1961.
Дылис Н. В. Сибирская лиственница. М., изд. МОИП, 1947.
Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие. М., Изд-во АН СССР, 1961.
Егоров Н. П. К вопросу о семеношении сосны в ленточных борах.— Труды Лебяж. ЗЛОС, 1934, вып. 1.
Евангулов Н. Г. Качество семян сосны в Заполярье.— Лесное хоз-во, 1958, № 12.
Ермаков В. И., Марьин Е. М., Бакшаева В. И., Воронина А. П. Опыт отбора плюсовых деревьев сосны и ели в условиях Карелии. Науч. конф., посвящ. итогам работ Ин-та леса за 1961 г. Петрозаводск, 1962.
Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., «Наука», 1968.
Зейкель М. К. Выделение и идентификация фенольных соединений в биологических материалах. В кн. «Био-

химия фенольных соединений». М., ИЛ, 1968.
Зражевский А. И., Крот Е. И. Роль соснового насаждения в накоплении азота, фосфора и калия в почве.— Труды Ин-та леса АН СССР, 1955, **24**.
Зябловский Е. Начальные основания лесоводства. СПб., 1804.
Иванов Л. А. Физиология растений. Л., Гослестехиздат, 1936.
Иванов Н. Н. Биохимические основы селекции растений. Теоретические основы селекции растений, т. 1. М.— Л., Гос. изд-во совх. и колх. литературы, 1935.
Иванова Г. М. Прорастание семян ели, иван-чая и щучки в некоторых растительных сообществах в связи с влиянием света и температуры. В кн. «Растительный покров Ярославского и Костромского Поволжья, его генезис и преобразование». Ярославль, Верхне-Волжск. кн. изд-во, 1968, **1**.
Игошина К. Н. Растительные ресурсы Урала. Проблемы физической географии Урала.— Труды МОИП, 1966, **18**.
Измоденов А. Г. Плодоношение кедра корейского в северной части его ареала.—Растит. ресурсы, 1967, № 4.
Ильин А. И. Влияние условий местопроизрастания на качество семян и сеянцев Науч. зап. Воронежск. лесохоз. ин-та, 1953, вып. 12.
Ирошников А. И. Плодоношение кедра сибирского в Западном Саяне. В сб. «Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири».— Труды Ин-та леса и древесины, 1963, **62**.
Ирошников А. И. Изменчивость некоторых морфологических признаков и эколого-физиологических свойств кедра сибирского. В сб. «Селекция древесных пород в Восточной Сибири». М., «Наука», 1964.
Ирошников А. И., Лебков В. Ф., Чередникова Ю. С. Плодоношение кедровников Лено-Илимского междуречья. Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири.— Труды Ин-та леса и древесины, 1963, **62**.
Кайгородов А. И. Естественная зональная классификация климатов земного шара. М., Изд-во АН СССР. 1955.
Калниньш А. И., Рупайс Е. А., Милютина С. В. Исследование хвои высокосмолоносных сосен.— Изв. АН Латв. ССР, 1955, вып. 3 (92).
Каппер О. Г. Репродуктивная способность сосновых насаждений в южных областях СССР по исследованиям в лесах Воронежской губернии.— Зап. Воронежск. сельхоз. ин-та, 1926, вып. 6.
Каппер О. Г. Хвойные породы. М.— Л., Гослесбумиздат, 1954.
Кернер А. Жизнь растений. Т. I—II. СПб., «Просвещение», 1899—1900.
Кирпичников В. С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора.— Биол. журн., 1935, № 4.
Князев В. П. Изменчивость морфологических признаков шишек и семян деревьев сосны обыкновенной, выросшей в однородных природных условиях, в связи с посевными качествами семян. Автореф. канд. дисс. М., Ин-т леса АН СССР, 1954.
Кобранов Н. П. О цветосеменных расах обыкновенной сосны (Pinus silvestris L.).— Лесопром. вестник, 1914, № 28.
Кобранов Н. П. Селекция дуба. М., «Новая деревня», 1925.
Козловский Р. А. Влияние световых условий на рост подроста кедра. Материалы научной конференции. Красноярск, изд. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1965.
Козубов Г. М. О краснопыльниковой форме сосны обыкновенной.— Бот. журн., 1962, **47**, № 2.
Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока.— Труды Дальневосточного филиала АН СССР. М., 1956, **2** (**4**).
Колесников Б. П. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием.— Труды Ильменского гос. заповедника, 1961, вып. 8.
Колесников Б. П., Шиманюк А. П. Леса Пермской области. В кн. «Леса СССР», т. 4. М., «Наука», 1969.
Комаров В. Л. Флора Маньчжурии, **1**. СПб., 1901.
Комаров В. Л. Флора Камчатки. **1**. Л., Изд-во АН СССР, 1927.
Комаров В. Л. Класс Coniferales. В кн. «Флора СССР», т. I. Л., Изд-во АН СССР, 1934.
Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1940.

Конратьев П. С. Закономерности формирования отдельных вегетативных органов дерева в разных типах леса и в различных зонах Европейской части СССР. Автореф. докт. дисс. М., МГУ, 1961.

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

Котелова Н. В. Формовое разнообразие сосны обыкновенной.— Труды Моск. ветер. акад., 1961, вып. 33.

Котелова Н. В. Влияние самоопыления и перекрестного опыления на качество семян и сеянцев сосны обыкновенной.— Научно-техн. информация МЛТИ, 1956, вып. 20.

Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. М., Гослесбумиздат, 1963.

Кренке Н. Н. Феногенетическая изменчивость, т. I. М., Изд. Биол. ин-та им. К. А. Тимирязева, 1933—1935.

Кренке Н. Н. Теория циклического старения и омоложения растений и ее практическое применение. М., ОГИЗ, 1940.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Кувшинова К. В., Фельдман Я. И. Принципы климатического районирования Урала.— Зап. Уральского филиала Всесоюзн. географ. об-ва. Свердловск, 1960, вып. 1 (3).

Курдиани С. З. Об организации селекции лесных растений в России.— Сельское хоз-во и лесоводство, 1912, № 6.

Курдиани С. З. Из биологии лесных пород. Тифлис, 1932.

Кушников А. В., Гаврилов А. Д. О сборе семян болотной сосны.— Лесное хоз-во, 1958, № 4.

Лагов П. А. Некоторые эколого-биологические особенности форм Larix sibirica Ldb.— Бот. журн., 1959, **44**, № 9.

Лемарк Ж. Б. Философия зоологии. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1935.

Ларионова Н. А. Содержание хлорофилла в хвое кедра сибирского разного географического происхождения. Исследования в лесах Сибири, ч. 2. Красноярск, 1968.

Лепин Т. Г. Изменчивость количественных признаков у твердых пшениц.— Изв. Бюро по генетике. Л., 1928, № 6.

Лесные культуры. М.— Л., Гослесбумиздат, 1949.

Лигачев И. Н. Формы сосны обыкновенной в Бурятской АССР и их лесоводственное значение. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1959.

Лигачев И. Н. Изменчивость морфологических признаков и биоэкологических свойств сосны обыкновенной в Бурятской АССР.— Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1962, **54**.

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

Луганский Н. А. Внутривидовая изменчивость кедра сибирского (Pinus sibirica Maur.) на Среднем Урале и ее использование в лесохозяйственной практике. Автореф. канд. дисс. Свердловск, УЛТИ, 1962.

Лукреций К. О природе вещей. М., Изд-во АН СССР, 1945.

Лукин Е. И. О параллелизме наследственной и ненаследственной изменчивости.— Учен. зап. Харьк. ун-та, 1936, вып. 6—7.

Лукин Е. И. Внутривидовые экологические изменения организмов. Вопросы экологии, т. IV. Киев, изд-во Киевск. гос. ун-та, 1962.

Любименко В. Н., Бриллиант В. А. Окраска растений. Л., Госиздат, 1924.

Любименко В. Н., Паламарчук А. Количество хлорофилла как наследственный признак у Nicotiana tabacum L.— Труды Бюро по прикладной бот., 1916, **9**, № 9.

Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., ИЛ, 1947.

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

Мамаев С. А. Возрастные изменения у деревьев сосны и половой диморфизм.— Докл. ТСХА, 1956б, **1**, вып. 26.

Мамаев С. А. Формовое разнообразие сосны по семенам и шишкам в лесах Мещерской низменности.— Доклады ТСХА, 1959, вып. 40.

Мамаев С. А. Грубокорая сосна в лесах Пермской области.— Труды Ин-та биологии. Свердловск, изд. УФАН, 1965а, вып. 42.

Мамаев С. А. Сезонная и возрастная динамика содержания хлорофилла «*а*» и «*в*» в хвое сосны. «Физиология

и экология древесных растений».— Труды Ин-та биологии. Свердловск, изд. УФАН, 1965б, вып. 43.

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

Мамаев С. А. Морфологическая изменчивость пыльцы сосны, произрастающей на Урале.— Бот. журн., 1965г, 50, № 5.

Мамаев С. А. О формах внутривидовой изменчивости древесных растений.— Thesis Intern. Symposium on Biology of Woods Plants, 1967. Nitra, Arboretum Mlynany, 1967.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. I. Формы изменчивости.— Труды Ин-та экологии растений и животных, изд. УФАН, 1968, вып. 60.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости.— Труды Ин-та экологии растений и животных, изд. УФАН. Свердловск, 1969, вып. 64.

Мамаев С. А. Фенологическая изменчивость сеянцев сосны обыкновенной и ее связь с географическим происхождением и индивидуальными особенностями растений.— Труды Ин-та экологии растений и животных, изд. УФАН. Свердловск, 1970, вып. 70.

Мамаев С. А., Некрасов М. С. Изменчивость шишек ели в лесах Среднего Урала.—Труды Ин-та экологии растений и животных, изд. УФАН, 1968.

Мамаев С. А., Яценко В. М. Разработка методов учета урожайности сосны обыкновенной в связи с изменчивостью деревьев по диаметру и величине плодоношения.— Труды Ин-та биологии. Свердловск, изд. УФАН, 1965, вып. 47.

Мамаев С. А., Яценко В. М. Изменчивость некоторых количественных признаков боярышника сибирского, произрастающего в восточной части Челябинской области.— Труды Ин-та экологии растений и животных, изд. УФАН. Свердловск, 1968, вып. 60.

Медведев Я. С. К изучению о влиянии света на развитие древесных стволов.—Лесной журн., 1884, № 5—6.

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

Милютин Л. И. Некоторые данные о формах ели Брянского лесного массива.— Реферативно-тезисный сборник научно-технич. конференции по результатам исследовательских работ за 1957 г. Изд. Брянского лесхоз. ин-та, 1959, вып. 3.

Милютин Л. И. О различиях в росте фенологических форм ели.— Реферативно-тезисный сборник научно-технич. конференции по результатам исследовательских работ за 1959 г. Изд. Брянского технол. ин-та, 1960, вып. 5.

Минина Е. Г. Определение пола у деревьев. Автореф. докт. дисс. М., изд-во МГУ, 1962.

Минина Е. Г. Значение смещения пола у растений для селекции.— Журн. общ. биол., 1965, 26, № 4.

Мичурин И. В. Сочинения, т. I—IV. М., Сельхозгиз, 1939.

Мишуков Н. П. Об узко- и ширококронных формах сосны в Приобских борах.— Труды по лесн. хоз. Сибири. Новосибирск, 1964, вып. 8.

Мишуков Н. П. Индивидуальная смолопродуктивность сосны в Среднеобском бору.— Изв. СОАН СССР, 1964, № 8, вып. 2.

Мишуков Н. П. Изменчивость сосны обыкновенной в Приобских борах Новосибирской области и ее значение для лесного семеноводства. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1966.

Моисеева М. До анатомічної будови хвоїнки деревини українськоі сосни. Отд. отт. из «Зборник памяти акад. О. В. Фомина», изд-во АН УССР, 1938.

Молчанов А. А. Сосновый лес и влага. М., Изд-во АН СССР, 1953.

Молчанов А. А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Моносзон-Смолина М. Х. К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода Pinus.— Бот. журн., 1949, 34, № 4.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. СПб., 1912.

Морозов Г. Ф. Биология наших лес-

ных пород. М., «Новая деревня», 1922.
Морохин Д. И. К вопросу о расах сосны.— Народное хоз-во БССР, 1923, № 12.
Мюнтцинг А. Генетика общая и прикладная. М., «Мир», 1967.
Некрасов М. С. Селекционно-лесоводственные и технические особенности ели сибирской на Среднем Урале. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1966.
Некрасова Т. П. О «двудомности» лапландской сосны.— Бот. журн., 1954, **39**, № 4.
Некрасова Т. П. Географические закономерности изменения посевных качеств семян сосны в Западной Сибири.— Изв. Новосиб. отд. ВГО, 1957, вып. 1.
Некрасова Т. П. О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов Pinus.— Бот. журн., 1959, **44**, № 7.
Некрасова Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1960.
Некрасова Т. П. К вопросу о динамике урожаев у пихты сибирской.— Труды по лесн. хоз-ву Сибири, СО АН СССР, 1960, вып. 5.
Некрасова Т. П. Особенности лесного семеноводства в Заполярье.— Лесное хоз-во, 1961, № 8.
Некрасова Т. П. Биология семеноношения кедра сибирского. Автореф. докт. дисс. Красноярск, 1967.
Непомилуева Н. И. Островные местонахождения кедра в Коми АССР.— Изв. Коми филиала ВГО, 1967, 2, № 1.
Нестеров В. Г. Метод оценки деревьев по росту и развитию при лесоводственных работах. М., Изд. МЛТИ, 1951.
Нестеров В. Г. Общее лесоводство. М.— Л., Гослесбумиздат, 1954.
Нестеров Н. С. Влияние происхождения семян на рост насаждений.— Лесопромышленный вестник, 1912, № 4.
Нилов В. И. Химическая изменчивость и ее значение в систематике и селекции.— Социалистическое растениеводство, 1934, № 11.
Носков В. И. Экологическая и индивидуальная изменчивость сосны и ее значение в лесном семеноводстве. Автореф. канд. дисс. Воронеж, 1954.
Носков В. И. Изменчивость потомств отдельных деревьев сосны и возможности использования ее в целях повышения продуктивности лесокультур. Тезисы докл. научн. конф. ВЛТИ по итогам научно-исслед. работы за 1960 г. Воронеж, 1961.
Обновленский В. М. Климатипы сосны обыкновенной в культурах европейской части СССР.— Труды Брянского лесохоз. ин-та, 1940, вып. 4.
Обновленский В. М. Географическая изменчивость древесных пород и ее использование при селекционных работах и в лесном семеноводстве.— Труды Ин-та леса АН СССР, 1915а, вып. 8.
Обновленский В. М. Географические изменения сосны обыкновенной.— Труды Брянского лесохоз. ин-та, 1951б, вып. 5.
Обновленский В. М. Географические закономерности изменения процесса прорастания семян сосны обыкновенной. Реферат.-тезисный сборник научно-техн. конференции по результатам исследовательских работ за 1957 г., изд. Брянского лесохоз. ин-та, 1959, вып. 3.
Обновленский В. М. Географические формы древесных и кустарниковых растений и использование их в лесном хозяйстве.— Реферативно-тезисный сборник научно-технич. конференции по результатам исследовательских работ за 1959 г., изд. Брянского технолог. ин-та, 1960, вып. 5.
Огиевский В. Д. О ходе плодоношения сосны в 1895—1903 гг.— Лесной журн., 1904, вып. 4.
Окунев П. П. Две биологические формы лиственницы сибирской и их лесоводственное значение.— Лесное хоз-во, 1953, № 5.
Онучин В. С. О некоторых морфологических признаках лиственницы сибирской, произрастающей в Туве. В сб. «Лиственница», т. 1. Красноярск. Изд. Сибирск. технолог. ин-та, 1962.
Орлова В. М. Посевные качества семян сосны обыкновенной в зависимости от условий местопроизрастаний и индивидуальных особенностей материнских деревьев.— Реферативно-тезисный сборник научно-технич. конференции по результатам исследовательских работ за 1955 г. Изд. Брянского лесохоз. ин-та, 1956.

Парамонов А. А. Изменчивость и ее формы. В кн. «Современные проблемы эволюционной теории». Л., «Наука», 1967.

Парфенов В. И. Исследование еловых лесов и внутривидовая изменчивость ели обыкновенной на юге ареала (в Полесье). Автореф. канд. дисс. Минск, 1964.

Перегудов В. И. Статистическая обработка результатов полевого опыта. В кн. «Методика полевого опыта». М., Гос. изд-во сельхоз. литературы, 1959.

Перелыгин Л. М. Древесиноведение. М.— Л., Гослесбумиздат, 1949.

Перелыгин Л. М. Изменение физико-механических свойств древесины сосны и березы по классам развития и возраста.— Лесное хоз-во, 1953, № 5.

Перелыгин Л. М. Изменение физико-механических свойств древесины ели и осины по классам роста и развития.— Лесное хоз-во, 1956, № 2.

Петербургский А. В. Пособие для работников агрохимических лабораторий. М., Сельхозгиз, 1961.

Петров С. А. Сосна островных боров Северного Казахстана.— Бот. журн., 1962, **47**, № 12.

Петруша А. К. Технические свойства древесины основных пород БССР. М., Гослесбумиздат, 1959.

Пименов М. Г., Шрегер А. И. Географическая изменчивость морфологических и биохимических признаков Rosa rugosa Thunb. на Дальнем Востоке.— Бот. журн., 1964, **49**, № 6.

Поварницын В. А. Кедровые леса СССР. Красноярск, изд. Сибирского лесотехнич. ин-та, 1944.

Поляков А. Н. Взаимосвязь между диаметрами крон и диаметрами на высоте груди в сосновых древостоях.— Сб. работ МЛТИ, 1959, вып. 9.

Поплавская Г. И. Экология растений. М., «Советская наука», 1948.

Поргасаар В. Химический состав хвои сосны при разных условиях питания.— Изв. АН Эст. ССР, сер. биол., 1966, **15**.

Правдин Л. Ф. К вопросу о плодоношении и наследственных свойствах ели на северо-западном и юго-восточном секторах кроны. Опытно-исследовательские работы по общему лесоводству. М.— Л., Сельхозгиз, 1931.

Правдин Л. Ф. Закономерность в плодоношении древостоев. Сборник исследований по лесоводству. Л., Гослестехиздат, 1936.

Правдин Л. Ф. Половой диморфизм сосны обыкновенной (Pinus silvestris L.—Труды Ин-та леса АН СССР, 1950, **3**.

Правдин Л. Ф. Сосна ленточных боров Западной Сибири.— Труды Ин-та леса АН СССР, 1958, **37**.

Правдин Л. Ф. Основные закономерности географической изменчивости сосны обыкновенной. Вопросы лесоведения и лесоводства. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Правдин Л. Ф. Селекция и семеноводство кедра сибирского.— Труды Ин-та леса и древесины, 1963, **62**.

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

Проказин Е. П. Смолопродуктивные формы сосны обыкновенной.— Лесное хоз-во, 1958, № 4.

Проценко Д. Ф. Фотохимическая активность изолированных пластид различных по морозостойкости сортов яблони.— В сб. «Рост и устойчивость растений». Киев, 1965, вып. 1.

Пугач Е. А. Индивидуальная изменчивость лиственницы Сукачева на Урале. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1964а.

Пугач Е. А. Изменчивость морфологических признаков у лиственницы Сукачева на Среднем Урале. В сб. «Лиственница», т. 2. Красноярск, изд. Сиб. технологич. ин-та, 1964б.

Пчелин В. И. Лесоводственные особенности и физико-механические свойства древесины красношишечных и зеленошишечных форм ели в условиях Марийской АССР. Автореф. канд. дисс. Йошкар-Ола, 1959.

Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М., «Советская наука», 1949.

Разумов В. П. Индивидуальная изменчивость сосны по выходам живицы.— Труды Брянского лесохоз. ин-та, 1940а, **4**.

Разумов В. П. Плодоношение сосны в Брянском лесном массиве.— Труды Брянского лесн. ин-та, 1940б, **2—3**.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах

растительности земного шара. М.— Л., «Наука», 1965.
Розанова М. А. Проблема пола у высших растений. В кн. «Теоретические основы селекции растений», т. 1. М.— Л., Гос. изд-во совх. и колхоз. лит-ры, 1935.
Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1946.
Ромедер Э., Шёнбах Г. Генетика и селекция лесных пород. М., Сельхозиздат, 1962.
Ронис Э. Я. Формы ели обыкновенной в лесах Латвийской ССР и их хозяйственное значение. Автореф. канд. дисс. Елгава, 1966.
Ростовцев С. А. Биология развития различных климатипов дуба в географических культурах.— Бюлл. научно-технич. инф. ВНИИЛМ, 1958, № 9.
Ростовцев С. А. Биологические особенности потомства материнских деревьев ели, различающихся по характеру и степени шероховатости коры.— Сб. работ по лесному хозяйству, изд. ВНИИЛМ, 1962, вып. 45.
Самофал С. А. Климатические расы обыкновенной сосны (Pinus silvestris L.) и их значение в организации семенного хозяйства.— Труды по лесн. опытному делу, 1925, вып. 1 (15).
Самофал С. А. Из области лесного семеноводства.— Труды по лесн. опытному делу Украины, 1926, вып. 6.
Самофал С. А. Изменчивость обыкновенной сосны в связи с климатом. Доклады Всесоюзного съезда ботаников. Л., Изд. ВБО, 1928.
Сапожников Д. И., Бронштейн И. А., Красовская Т. А. Применение метода бумажной хроматографии для анализа пигментов пластид зеленого листа.— Биохимия, 1955, **20**, вып. 3.
Седельникова И. В. Цветение и семеноношение сосны ленточных боров Прииртышья.— Труды Казах. НИИ лесн. хоз-ва, 1965, № 2.
Сельчуков В. И. Рост и устойчивость сосновых культур в зависимости от возраста и состояния материнских деревьев.— Реферативно-тезисный сборник научно-технич. конференции по результатам исследований за 1957, изд. Брянского лесохоз. ин-та, 1959, вып. 3.
Семечкина М. Г. Точность определения возраста деревьев возрастным буравом.— Лесное хоз-во, 1965, № 11.
Симпсон Д. Темпы и формы эволюции. М., ИЛ, 1948.
Синская Е. Н. Учение об экотипах в свете филогенеза высших растений.—Успехи совр. биол., 1938, № 9.
Синская Е. Н. Динамика вида. М.— Л., Огиз-Сельхозгиз, 1948.
Синская Е. Н. Учение о виде и таксонах. Л., изд. ВИР, 1961.
Синская Е. Н. Проблема популяций у высших растений, вып. 2. Л., Сельхозиздат, 1963.
Смоляк Л. П., Майсеенко И. Ф. Анатомічна будова ігліцы сасны на болотах.— Весці АН БССР, Сер. биял. наук, 1961, № 3.
Смолянко В. В. Об урожае и качестве семян сосны обыкновенной в разных типах леса. В сб. «Вопросы лесоведения и лесоэксплуатации», изд. Белор. технологич. ин-та. Минск, 1967.
Соболев А. Н., Фомичев А. В. Плодоношение лесных насаждений. Приложение к вып. XVIII «Известий лесного ин-та», СПб., 1908.
Соколов П. Я. К вопросу о географических расах Pinus silvestris L.— Изв. ГБС АН СССР, 1928, вып. 27, № 5—6.
Соловьев К. П. Состояние кедровников Дальнего Востока и пути их использования. В сб. «Проблемы кедра». Новосибирск, 1960.
Станчинский В. В. Изменчивость организмов и ее значение в эволюции. Смоленск, изд. Смоленского ун-та, 1927.
Стецкая Д. А. О влиянии типов леса на качество семян и рост культур сосны обыкновенной.— Лесное хоз-во, 1957, № 11.
Стратонович А. И., Заборовский Б. П. Плодоношение еловых насаждений.— Зап. лесн. опытной станции Ленинград. с.-х. ин-та, 1930, вып. 7, ч. 2.
Строна И. Г. Общее семеноведение полевых культур. М., «Колос», 1966.
Сукачев В. Н. О болотной сосне.— Лесной журн., 1905, № 3.
Сукачев В. Н. Лесные породы, ч. 1. Хвойные, вып. 1. Л., «Новая деревня», 1928.

Сукачев В. Н. Основные черты развития растительности СССР во время плейстоцена. В кн. «Материалы по четвертичному периоду СССР», Л.— М., Изд-во АН СССР, 1936.

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

Сукачев В. Н. История растительности СССР во время плейстоцена. В кн. «Растительность СССР». М., Изд-во АН СССР, 1938б, т. 1.

Тахтаджян А. Л. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее.— Бот. журн., 1970, **55**, вып. 3.

Терентьев П. Н. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости.— Вест. ЛГУ, сер. биол., 1957, № 21, вып. 4.

Технерядное А. В. Естественное возобновление сосны в Наурзумском бору Кустанайской области.— Труды Казах. НИИЛХ, 1959, вып. 2.

Тимофеев В. П. Плодоношение еловых насаждений.— Лесное хоз-во, 1939, № 7.

Тимофеев В. П. Плодоношение сосновых насаждений.— Лесное хоз-во, 1939, № 1.

Тимофеев В. П. Роль лиственницы в поднятии продуктивности лесов. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Тимофеев В. П. Природа и насаждения лесной опытной дачи Тимирязевской сельскохозяйственной академии за 100 лет. М., «Лесная промышленность», 1965.

Тольский А. П. К вопросу о влиянии метеорологических условий на развитие сосны в Бузулукском бору.— Труды по лесн. опытному делу в России, 1913, вып. 47.

Тольский А. П. Выращивание сосны в питомниках степной полосы России. М., Госиздат, 1921.

Тольский А. П. Основы лесокультурного дела, ч. II. Л., 1932.

Турский М. Лесоводство. М., 1899.

Тольский А. П. Лесное семеноводство. М.— Л., Гослесбумиздат, 1950.

Тюрин А. В. Нормальная производительность насаждений сосны, березы, осины и ели. М.— Л., Сельхозгиз, 1931.

Тюрин А. В. Таксация леса. М., Гослестехиздат, 1945.

Федоров А. И. Методы математической статистики в биологии и опытном деле. Алма-Ата, 1957.

Феофраст. Исследование о растениях. Кн. I, II, III, V. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1951.

Филипченко Ю. А. Изменчивость количественных признаков у мягких пшениц.— Изв. Бюро по генетике и евгенике, 1926, № 4.

Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. Л., Госиздат, 1927.

Филипченко Ю. А. Генетика. М.— Л., Госиздат, 1929.

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

Фомин Ф. И. Опыт районирования семенного хозяйства обыкновенной сосны на основе изучения ее климатических экотипов. Исследования по лесосеменному делу. Л., Гослестехиздат, 1940.

Фомичев А. В. Детальное исследование урожая семян 1903 г. в еловых насаждениях Охтенской дачи.— Изв. лесн. ин-та, Приложение к вып. XVIII, СПб., 1908.

Харитонович Ф. Н. Наиболее продуктивные деревья в одновозрастном сосновом насаждении. В сб. «Выращивание высокопродуктивных лесов», изд. Бел. НИИЛХ. Минск, 1963.

Хргиан А. Х. О влиянии Уральского хребта на облачность и осадки.— Метеорология и гидрология, 1961, № 3.

Цыбык Б. И. Строение и физико-механические свойства древесины европейской пихты (Abies pectinata DC) в связи с типами лесорастительных условий. Автореф. канд. дисс. Киев, 1963.

Черепнин В. Л. Селекционное значение происхождения семян сосны обыкновенной, их веса и цвета. В сб. «Селекция древесных пород в Восточной Сибири». М., «Наука», 1964.

Чрелашвили М. Н. Изменения хлорофилла «*а*» и «*в*» в процессе развития листьев. В сб. «Общие закономерности роста и развития растений». Вильнюс, «Минтис», 1965.

Шатерникова А. Н. Влияние различного стояния грунтовых вод в почве на анатомическое строение сосны. Труды по лесному делу, изд. Ленинградск. филиала Центральной ЛОС, 1929.

Шахов А. А. О типах развития растений в процессе исторического при-

способления к засушливым условиям.— Труды Лаборатории эволюционной экологии растений им. Б. А. Келлера. «Растение и среда», т. III. Изд-во АН СССР, 1952.
Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения.— Зоол. журн., 1963, **12**, вып. 3.
Шварц С. С. Популяционная структура вида.— Зоол. журн., 1967, **16**, вып. 10.
Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.—Труды Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, изд. УФАН, 1968, вып. 58.
Шенников А. П. Экология растений. М., «Советская наука», 1950.
Шиманюк А. П. Сосновые леса Сибири и Дальнего Востока. М., Изд-во АН СССР, 1962.
Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. В кн. «Рост животных». М., Биомедгиз, 1935.
Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1940.
Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М., «Наука», 1968.
Шмидт О. Природные дубильные вещества. В кн. «Биохимические методы анализа растений». М., ИЛ, 1960.
Шмидт В. М. Применение биометрического метода исследования в ботанической систематике (на примере видов Odontites Linn.) Автореф. канд. дисс. Л., 1963.
Этверк И. Э. Отбор и размножение плюсовых деревьев ели обыкновенной. Автореф. канд. дисс. Таллин, 1966.
Юновидов А. Н. Некоторые данные о цветении сосны.— Лесное хоз-во, 1950, № 2.
Яблоков А. С. Селекция древесных пород. М.— Л., Гослесбумиздат, 1952.
Яблоков А. С. Селекция древесных пород. М., Изд-во сельхоз. лит-ры, журналов и плакатов, 1962.
Яблоков А. С. Лесосеменное хозяйство. М., «Лесная промышленность», 1965.
Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М., «Наука», 1966.
Adanson M. Familles naturelles de plantes. Paris, 1763.
Aichmüller R. Der Einfluss von Umwelt und Erbgut auf Stärkenwachstum, Verzweigung und Benadelung der Fichte.— Forstwiss. Cbl., 1962, Jg. 81, H. 5.
Andersson E. Cone and seed studies in Norway spruce (P. abies L. Karst.).—Studia forest. suecica, 1965, N 23.
Ascherson E., Graebner O. Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. Bd. 1—7. Leipzig, 1896—1935.
Backmann G. Wachstum und organische Zeit.— Bios, 1943, N 15.
Bakos Z. Mit yeles az erdeifenyös szürkekérge.— Erdö, 1965, **14**, N 1.
Bateson W. Materials for the study of variations treated with especial regard to discontinuity in the origin of species. London, 1894.
Baur E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, 1920.
Beissner L. Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin, 1891.
Behrndt G. Die bisherigen Ergebnissen der Individualauslese bei der Kiefer.— J. Mitt. a. Forstwirtschaft u. Forstwissenschaft, 1935, 402.
Bischoff G. W. Lehrbuch der Botanik. Abt. 3. Stuttgart, 1839.
Bouček B. Koruna a rust smrku.— Sb. vedec. lesn. ústavu vysoké zemed. Praze, 1966.
Busse J. Forstpflanzenzüchtung.— Dtsch. Forstw., 1932, N 35.
Cieslar A. Über die Erblichkeit des Zuwachsvermögen bei den Waldbäumen.— Cbl. Ges. Forstwesen, 1895, **21**.
Cieslar A. Neues aus dem Gebiet der forstlichen Zuchtwald.— Cbl. Ges. Forstwesen, 1899, **25**.
Cieslar A. Die Bedeutung klimatischer Varietäten unserer Holzwesen für den Waldbau.—Cbl. Ges. Forstwesen, 1907, 33.
Correns C. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. 2, 1928.
Damian J., Negrutiu F., Beldeanu E. Cercetăru asupra variabilităti productiei si calităti semintelor de pin in functie de pozitia lor in arbore.— Rev. pădurilor, 1964, 79, N 11.
De Candolle A. Théorie élementair de la botanique, en exposition des principes de la classification naturelle et

de l'art de décrire et d'étudier les végétaux. Paris, 1819.
De Candolle A. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1824—1868.
De Candolle A. Tentative d'expériences sur question de modification dans les espéces végétales.— Arch. sci. Genéve, 1872.
De Candolle A. Origine des plantes cultivées. Paris, 1883.
Dengler A. Waldbau. Berlin, 1944.
Dennert E. Die Intraindividuelle fluktuirende Variabilität.—Bot. Abhandl., 1926, H. 9.
Ebermayer E. Die gesamte Lehre der Waldetreu. Berlin, 1876.
Egle K. Zur Kenntnis des Lichtfeldes der Pflanzen und der Blattfarbstoffe.— Planta, 1937, Bd. 26.
Eiche V. Spontaneous chlorophyll mutations in Scots Pine (P. silvestris L.).— Medd. Statens skogsförskningsinst., 1955, bd 45, N 13.
Eiselt M. Nadelgehölze. Leipzig, Neumann Verlag, 1964.
Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig. Verlag W. Engelmann, 1877—1908.
Engler A. Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse.— Mitt. Schweiz. Centralanst. forstl. Versuchswesen, 1913, Bd. 10, H. 3.
Fabricius L. Holzartenzüchtung.— Forstwiss. Cbl., 1922, Bd. 41.
Fitschen J. Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin, 1930.
Gaussen H. Les gymnospérmes actuelles et fossiles.— Trav. Lab. forestiére, Toulouse, 1960, 2, v. 1.
Gordon G. The pinetum being a synopsis of all coniferous plants. London, 1880.
Haldane B. S. The measurements of variation.— Evolution, 1955, 9, N 4.
Hartig G., Hartig Th. Forstliches und forstnaturwissenschaftliches Konversations — Lexikon. Berlin, 1834.
Hartmann M. Die Sexualität. Stuttgart, 1956.
Hartwig J. Illustriertes Geholzbuch. Berlin, 1892.
Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München, 1908.
Heyer K. Untersuchungen über das Verhalten der Geschlechter. Berichte phys. Lab. Landw. Inst. Univ. Halle, 1884.
Holmerz C., Ortenblad T. Om den hognordiska tallformen Pinus silvestris L. lapponica Fries.— Kgl. Svenska vetenskapsakad. handl., 1888, 13, N 3.
Holubčik M. O premenlivosti smreca obyčajného (Picea abies Karst.) na Slovenski podla šišiek.— Lesn. casop. ústav védeck. inform. MZJH, 1966, N 12.
Holubčik M. Niektiré prakticke poznatky o rozmeroch amrekovych šišiek. Les, 1967, N 11.
Ilmurzynsky E. Próba wyróznienia i charakterystyki hodowanej trzech form pokrojowich sosny pospolitej.— Prace Inst. badawez. lesn., 1961, N 242.
Jacques M. Monographie de la famille des coniféres. Paris, 1837.
Jampolsky C., Jampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamie flora.— Bibliotheca genetica, 1922, N 3.
Jentys-Szaferowa J. Analysis of the collective species Betula alba L. on the basis of leaf measurements.— Extrait Bull. Acad. polon. sci. et lettres, ser. B. 1949, p. 1; 1950, p. 2; 1952, p. 3. Cracovie.
Johnson A. C. Albinism in the Austrian pine.— J. Heredity, 1948, v. 39, N 1.
Kerner A. Pflanzenleben. Leipzig und Wien, 1891.
Kienitz M. Beobachtungen über die Zapfenmenge an Kiefern im Winter. Z. Forst- und Jagdwesen, 1881.
Kienitz M. Formen und Abarten der gemeinen Kiefer.— Z. Forst- und Jagdwesen, 1911.
Kienitz M. Ergebnisse der Versuchspflanzung von Kiefern verschiedener Herkunft in der Oberförsterei.— Z. Forst- und Jagdwesen, 1922.
Klein L. Bemerkenswerte Baüme im Grossherzogtum Baden. Heidelberg, 1908.
Korzeniewski L. Wstep do zagadnienia zmienności świerka.— Monogr. botanica, 1953, v. 1.
Langlet O. Studier över tallens fysiologiska variabilität och dess samband med klimated. Ett bidrag till kännedomen om tallens ekotypen.— Medd. Statens skogsförsöksanst., 1936, 29, N 4.
Liebold E. Beitrag zur Frage der Beziehungen des Kronendurchmessers im gleichartigen Fichtenreinbestand.— Arch. Forstwesen, 1963, N 11.
Lindquist B. Forstgenetik in der schwe-

dischen Waldbaupraxis. Radebeul und Berlin, 1951.
Lindroth S. Tallens fröproduction i Norrbotten.— Svenska skogsvardsfören. tidskr., 1953, **51**, N 3.
Linnaeus S. Philosophia botanika in qua explicantur fundamenta botanica. Wienne, 1775.
Löffler L. Grundlagen, Aufgaben und Ziele einer forstlichen Pflanzenzüchtung.— Forstwiss. Cbl., 1923, Bd. 42.
Lotsy J. P. Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. Jena, Verlag Gustav Fischer, 1906.
Loudon J. C. An Encyclopaedie of Plants. London, 1829.
Loudon J. C. Hortus lignosus Loudinensis. London, 1838.
Marcet E. Pollenuntersuchungen an Föhren (Pinus silvestris L.) verschiedener Provenienzen.— Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen, 1951, Bd. 2.
Melchior G. H. Erhöhung der Blühwilligkeit an Pfropflingen der Japanlärche (L. leptolepis (Sieb. et Zucc) Gord).— Naturwissenschaften, 1960, Jg. 47, H. 21.
Melchior G. H., Heitmüller H. H. Erhöhung der Zahl der männlichen Blüten an Pinus silvestris-Pfropflingen durch Rückschnitt.— Silvae genetica, 1961, **10**, N 6.
Müller K. O. Über die Geschlechtsverteilung und den Eintritt der Geschlechtsreife bei der Waldkiefer (Pinus silvestris L.).— Z. Forst- und Jagdwesen, 1937, 69.
Münch E. Beitrage zur Kenntnis der Kiefernrassen Deutschlands. I.— Allgem. Forst- und Jagdzeitung, 1924, N 100.
Münch E. Beitrage zur Kenntnis der Kiefernrassen Deutschlands. II.— Allgem. Forst- und Jagdzeitung, 1925, N 101.
Nakamura K. Vererbung von Eigenschaften der Mutterbäume.— Z. Forstgen. und Forstpflanzenzücht., 1956, Bd. 5, H. 3.
Ničota B. Neke ozuake planinskih tipova belog bora na planini Nidže [Pinus silvestris L. ssp. hamata (Stev.) From.] Шумарство, 1963, 16, N 1—2.
Pfauch W. Über Benadelungsunterschiede an Kamm- und Plattenfichten.— Arch. Forstwesen, 1964, Bd. 13, H. 5.
Priehäusser G. Über den Formenkreis der Fichte in ursprünglichen Beständen des Bayerischen Waldes nach den Zapfen- und Zapfenschuppenformen.— Z. Forstgen. und Forstpflanzenzücht., 1956, Bd. 5, H. 1.
Pyke M., Melville R. Vitamin C in Rosa Hips.— Biochem. J., 1942, **36**, N 3—4.
Renvall A. Die periodische Erscheinungen der Reproduktion der Kiefer an der polaren Waldgrenze.— Fennia, 1912, **29**, N 4.
Robson G., Richards O. The variations of animals in nature. NY — London, Longmas Green, 1936.
Rohmeder E. Waldbäume in ihrer Entwicklung von Wildpflanze zur Kultursorte.— Forstswiss. Cbl., 1966, Jg. 85, Hf. 1/2.
Rubner K. Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. 1 Aufl., 1934.
Rubner K. Beitrag zur Kenntnis der Fichtenformen und Fichtenrassen. In «Mitt. aus der Sächsischen forstlichen Versuchsanstalt. Abt. Waldbau und Forstbenutz». Berlin, 1936.
Rubner K. Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. 4 Aufl. Radebeul und Berlin. 1955.
Rubner K. Kiefernrassenstudien in der deutschen Bundesrepublik. I—II.— Forstarchiv, 1959, **11**, N 9.
Rühl A. Vorläufige Mitteilung über das Auftreten rot- und grünzapfiger Fichten in Estland.— Metsaosakonna toimetused, 1928, N 2.
Sauber F., Härtel O. Pflanze und Strahlung. Leipzig, 1959.
Scamoni A. Waldgesellschaft und Waldstandorte. Berlin, 1954.
Schiffel A. Über die gesetzmässigen Bezeichnungen der Massenfaktoren in normalen Fichtenbeständen.— Cbl. ges. Forstwesen, 1930.
Schmidt W. Bestandesalter und Samengüte im Fichtensamenjahr 1921/1922.— Z. Forst- und Jagdwesen, 1923.
Schott P. K. Pinus silvestris L. Die gemeine Kiefer. Beitrage zur Systematik und Provenienzfrage mit besonderer Berücksichtung des in Deutschland in der Handel kommenden Samens.— Forstwiss. Cbl., 1904, B. 26.
Schott P. K. Rassen der gemeinen Kiefer, Pinus silvestris L.— Forstwiss. Cbl., 1907, **29**.
Schroeter C. Über die Vielgestaltigkeit

der Fichte.— Vierteljahrsschrift der naturforsch. Ges. Zürich, 1898, H. 2—3.

Seitz W. Edelrassen des Waldes. Berlin, 1927.

Seybold A., Weissweller A. Spektrophotometrische Messungen an grünen Pflanzen und an Chlorophyllösungen.— Bot. Arch., 1942, Bd. 43.

Silva-Tarouca E. Unsere Freiland — Nadelhölzer. Wien — Leipzig, 1913.

Silven N. Über die Geschlechtsverteilung bei der Kiefer.— Medd. Statens skogsförsoksanst., 1908, H. 5.

Simak M. Beziehungen zwischen Samengrösse und Samenanzahl in verschieden grossen Zapfen eines Bäumes (Pinus silvestris L.).— Medd. Statens skogsförskingsinst., 1953, bd 43, N 8.

Simak M. Über die Samenmorphologie der gemeinen Kiefer (Pinus silvestris L.).— Medd. Statens skogsförskninginst., 1953, bd 43, N 2.

Simak M. The Slovak larch.— Scott. Forestry, 1961, 15, N 3.

Simak M., Gustafsson A. Fröbeskaffenheten hos moderträd och ymper av tall.—Medd. Statens skogsförskningsinst., 1954, bd 44, N 2.

Sokolowski S. Prace biometryczne nad rasami sosny zwyczajnej (Pinus silvestris) na ziemiach Polski. Polska Akad. Umiejetnosci, Krakow, 1931.

Staszkiewicz J. Zmiennosć wspotczesnych i kopalnich szyszek sosny zwyczajnej (Pinus silvestris L.).—Fragm. florist. et geobot. Ann. VII, 1961, P. 1.

Staszkiewicz J. Recherches biométriques sur la variabilité des cones du pine sylvestre du Massif Central en France.— Fragm. florist. et géobot, 1963, ann. IX, P. 2.

Steven H. M., Carlisle A. The native pinewoods of Scotland. Edinburgh — London, 1959.

Svoboda P. Lesni dřeviny a jejich porosty, Č. I. Praha, 1953.

Svoboda P. Lesni dřeviny a jejich porosty, Č. II. Praha, 1955.

Sylven N. Den nordsvenska tallen.— Medd. Statens skogsförksöksanst., 1916, Vol. 13.

Syrach-Larsen C. Genetics in silviculture. London, 1956.

Teplouchoff Ph. Ein Beitrag zur Kenntnis der sibirischen Fichte (Picea obovata Ledeb.).—Bull. Soc. imp. natur. Moskou, 1868, N 3.

Tralau H. Beitrage zur Kenntnis der Variabilität der Fichte. III.— Phyton, 1958, 11 (1), IX.

Tumilowicz J. Rzadki okaz sosny pospolitey (Pinus silvestris L.).— Roczn. dendrol., 1960, t. 14.

Tumilowicz J. Nowe stanowiske Picea excelsa deflexa Tyszk.—Roczn. dendrol., 1960, t. 14.

Voegeli H. Beitrag zur Frage der Föhrenverjüngung und Erziehung.— Schweiz. Z. Forstwesen, 1953, N 11—12.

Von Mohl H. Über die männlicher Blühten der Conifera.— Verm. Bot. Schr., 1845.

Weise A. Die Bestimmung von mittleren Probenstämmen. Testschrift für die 50 Jubelfeier der Forstakademie Eberswalde. Berlin, 1880.

Wettstein W. Bericht bei der Nachkommenschaftsprüfung vor Einzelbaümen von Pinus nigra mit verschiedenen Harzerträgen.— Züchter, 1957, N 4.

Wettstein D. Multiple allelism in induced chlorophyl mutants.— Hereditas, 1960, v. 46, N 1—2, 3—4.

Wettstein R. Gründzüge der geographische-morphologische Methode der Pflanzensystematik. Jena, 1898.

Willstätter R., Stoll A. Untersuchungen über Chlorophyll. In «Methoden und Ergebnisse». Berlin, 1913.

Winjum I. K., Johnson N. Differences in cone numbers lengths, and cutconuts in the crowns of young opengrown Douglas-fir.— J. Forestry, 1964, v. 62, N 6.

Wodehouse K. Pollen grains. N. Y. and London, 1935.

Zederbauer E. Variationsrichtung der Nadelhölzer.— Sitzungsber. math.-naturwiss. Kl. K. Akad. Wiss Wien, 1907, Bd. 66, Abt. I.

Zederbauer E. Versuche über individuelle Auslese bei Waldbäumen.— Cbl. ges. Forstwesen, 1912, 38.

Zentsch W. Über Eigenschaften von Kiefernsaatgut aus verschieden Kronenregionen.— Forstwiss. Cbl., 1961, 80.

Оглавление

Введение 5
Глава I. Классификация проявлений внутривидовой изменчивости у растений и ее возникновение 7
Глава II. Район, методика и цели исследований 20
Глава III. Эндогенная изменчивость 36
Глава IV. Половая изменчивость 51
Глава V. Индивидуальная изменчивость 74
Глава VI. Хронографическая (временная) изменчивость 153
Глава VII. Экологическая изменчивость 161
Глава VIII. Географическая изменчивость 182
Глава XI. Некоторые закономерности внутривидовой изменчивости древесных растений 252
Литература 271

Станислав Александрович Мамаев

ФОРМЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ
(на примере семейства Pinaceae на Урале)

Утверждено к печати Институтом экологии растений и животных
Уральского Научного Центра АН СССР

Редактор издательства Е.К.Исаев
Художник Л.Е.Горячкин
Технические редакторы В.Г.Лаут, Ю.В.Рылина

Сдано в набор 31/Ш 1972 г. Подписано к печати 29.У1 1972 г.
Формат 60 х 90 1/16. Усл. печ.л. 17,75. Уч.-изд.л. 18,6
Допечатка тиража 500 экз. Тип. зак.1617 Бумага № 1. Т-01082
Цена 2 р. 09 к.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука". 103717 ГСП Москва, К-62,
Подсосенский пер., 21
1-я типография издательства "Наука". Ленинград, В-34,
9-я линия, 12