

П-161  
64

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ  
ФОРМООБРАЗОВАНИЯ  
И ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ВИДА  
У ДРЕВЕСНЫХ  
РАСТЕНИЙ**



СВЕРДЛОВСК  
1969

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 61

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

1969

ЗАКОНОМЕРНОСТИ  
ФОРМООБРАЗОВАНИЯ  
И ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ  
ВИДА У ДРЕВЕСНЫХ  
РАСТЕНИЙ

УДБ 200  
МБА

СВЕРДЛОВСК  
1969

П-151

581.5(26)12

С. А. МАМАЕВ

О ПРОБЛЕМАХ И МЕТОДАХ ВНУТРИВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКИ  
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ. II. АМПЛИТУДА ИЗМЕНЧИВОСТИ

В сборнике изложены материалы исследований лаборатории экспериментальной экологии и акклиматизации растений Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР за последние 5 лет. В нем освещены теоретические проблемы внутривидовой изменчивости древесных растений — сформулированы общие закономерности колебания амплитуды изменчивости признаков; показана географическая и внутрипопуляционная изменчивость листьев березы и изменчивость анатомического строения хвои сосны; рассмотрены вопросы изменчивости биохимических признаков: содержания хлорофилла и антоцианов в листьях разных форм барбариса и сосны.

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

Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Уральского филиала АН СССР

62.576  
Уральский филиал  
Академии наук СССР  
БИБЛИОТЕКА

Ответственный редактор П. Л. Горчаковский

Наличие внутривидовой дифференциации растений основано на существовании явления изменчивости признаков (одного или сразу нескольких) у особей, составляющих биологический вид. Следовательно, изучение внутривидовой дифференциации живого организма заключается в исследовании изменчивости его признаков. Данное обстоятельство отнюдь не исключает комплексного познания сущности вида и не предполагает механически произведенного искусственного расчленения его радикала на отдельные элементы — признаки. Изучение вида возможно лишь при учете неразрывной связи отдельных элементов его характеристики в едином органическом целом. Вряд ли можно согласиться с теми исследователями, которые, фетишизируя отдельные признаки, придают их отклонениям от нормы особую роль и на этом основании вычлениают внутри вида многочисленные мелкие систематические единицы, а иногда и доводят их до ранга нового вида. Заслуживают внимания идеи И. Т. Васильченко (1958) и, особенно, К. М. Завадского (1957, 1961), рассматривавших вопрос о внутривидовой структуре высших растений. Справедлива и критика А. Л. Тахтаджяна (1965) в адрес Сокала и Снита (Sokal a. Sneath, 1963), выступивших с утверждением об одинаковой таксономической значимости различных признаков растений, поскольку нет пока данных об относительном «весе» того или иного признака. Изучение амплитуды изменчивости признаков отвергает их аргументацию. Однако в работе Сокала и Снита имеется очень важная мысль о том, что мы пока еще не знаем таксономической ценности многих признаков. И те из них, которые кажутся несущественными, могут быть очень важными.

Итак, познание структуры вида начинается с изучения и оценки его основных признаков. Не вдаваясь в рассмотрение всего круга вопросов, связанного с проблемами таксономии, заметим, что одной из важных сторон оценки признака является определение степени его изменчивости, представление об амплитуде его варьирования в различных условиях существования в зависимости от типа признака и на разных этапах онтогенеза растения. При таком исследовании может быть решен чрезвычайно серьезный для теории и практики вопрос о степени генетической закреплённости того или иного признака вида, знание чего крайне необходимо для селекционной работы. Кроме того, представление об амплитуде изменчивости признака позволяет более точно подойти к пониманию роли тех или других экологических факторов и генетических процессов, протекающих в популяции, в формировании различных свойств вида.

Решаются при этом и некоторые научно-методические проблемы, в частности, вопрос о количестве образцов или измерений, необходимых для правильного описания внутривидовых систематических единиц. Все это побудило нас обратить особое внимание на выявление и уточнение количественных показателей, характеризующих вариабильность признаков древесных растений, с тем чтобы определить размеры амплитуды изменчивости и установить существующие здесь закономерности.

Для интересующей нас группы растений — древесных и кустарниковых видов пока еще не проведено обобщающего исследования, за исключением работ Цедербауэра (Zederbauer, 1907, 1927). В последнее время появились очень интересные работы Р. Л. Берг по травянистым растениям (1956, 1964) и некоторых других авторов (например, Шмидт, 1963), в которых рассматриваются вопросы, тесно связанные с оценкой степени вариабильности признаков различных видов. Р. Л. Берг (1964) показала, в частности, что изучение размаха изменчивости признаков в популяции с одновременным изучением корреляций признаков позволяет судить о наследуемости признака и направлении естественного отбора.

Из старых работ наиболее объемными следует считать исследования Ю. А. Филипченко (1926, 1934), давшего оценку изменчивости признаков у пшениц и установившего некоторые общие закономерности их варьирования: группировку по амплитуде изменчивости и роль факторов внешней среды для величины коэффициента вариации. В тот же период появились многочисленные исследования по сельскохозяйственным и плодовым культурам (Лепин, 1927, 1928; Мейстер и Мамонтова, 1927; Васильев, 1928; Розанова, 1926; Купцов, 1932; Хлоп, 1935). Особое значение имели работы Е. Н. Сипской (1931, 1948, 1963) по изучению амплитуды варьирования злаковых, бобовых и других растений. Большинство из указанных авторов за основное руководство принимали работы Н. И. Вавилова (1921, 1924, 1931, 1935) и прежде всего сформулированный им закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, позволяющий систематизировать разнообразное отклонения признаков от нормы в более или менее стройные ряды. Этот закон, безусловно, должен быть отправной позицией при рассмотрении всех вопросов, связанных с выявлением и оценкой размаха варьирования разнообразных признаков всех групп растений, в том числе и древесных. Напомним, что дендрологи и ранее довольно хорошо представляли возможность построения рядов признаков, сходных для различных видов растений, и наличие параллелизма в возникновении вариаций. Об этом свидетельствуют выдающиеся работы Цедербауэра (Zederbauer, 1907, 1927), в которых он указывал, что варьирование — свойство организма, такое же, как рост и размножение. У близких групп растений существуют общие закономерности изменчивости признаков, наблюдается параллелизм и определенная направленность этого свойства. Цедербауэр подтвердил эти положения на основе детального изучения вариаций у родов *Abies*, *Chamaecyparis*, *Picea*, *Pinus* и в целом у семейства Pinaceae и др. Его исследования касаются структурных и качественных признаков древесных растений, таких, как размеры органов, форма их, количество и окраска. Заслуживает интереса тот факт, что Цедербауэр считал возможным установленную им закономерность перенести на мир животных. Кроме того, он прогнозирует некоторые вариации, которые еще не обнаружены (например, у растений, еще не используемых в сельском и лесном хозяйстве). Поэтому нельзя согласиться, на наш взгляд, с Ремером (Roemer, 1936) в том, что до Н. И. Вавилова никто якобы не указывал на принципиальную возможность предсказания существования у вида каких-либо определенных форм. Но выдающаяся заслуга Н. И. Вавилова заключается в

том, что он впервые сформулировал закон гомологических рядов и обосновал его глубокими исследованиями.

Явление параллельной изменчивости позволяет предвидеть существование определенной амплитуды варьирования того или иного признака у мало изученного вида путем сопоставления его с хорошо изученным. Зная о существовании красно- и зеленошишечных форм ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.), дендрологи-систематики предположили наличие таковых и у ели сибирской (*P. obovata* Ledeb.), что и оказалось в действительности. Исследование вариаций кедрового сибирского (*Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr) позволяет предсказать существование маслопродуктивных форм у кедрового стланика (*P. pumila* (Pall.) Mayer). Представляя величину варьирования таких признаков, как степень изрезанности и размеры листьев березы бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh.), можно предвидеть наличие крупнозубчатых вариаций и форм, различающихся по величине листовой пластинки, у некоторых сибирских и дальневосточных берез. Подобных примеров применения закона гомологических рядов очень много. Однако использование данного закона для познания внутривидовой изменчивости и, в частности, для оценки размаха варьирования еще не всегда представляется достаточно ясным. Нужны дополнительные исследования в этом направлении.

Несколько слов о состоянии вопроса об амплитуде изменчивости в зоологической науке. Многие отечественные и зарубежные исследователи (Терентьев, 1928, 1961; King, 1923; Sumner, 1927; Bader, 1955; Шварц, 1953, 1959, 1960; Никольский, 1955, 1958; Яблоков, 1966) занимались детальным изучением амплитуды изменчивости у млекопитающих. Результаты этих исследований подытожены в сводке А. В. Яблокова (1966), систематизировавшего материал по изменчивости животных. Он анализирует вариабильность разных органов млекопитающих и характеризует популяционную изменчивость на разных таксономических уровнях. Им показаны также некоторые элементарные зависимости для величины изменчивости признаков. Работа А. В. Яблокова имеет большую ценность для познания и внутривидовой изменчивости растений.

В ботанической науке достаточно конкретных данных об амплитуде изменчивости признаков у растений. Много таких материалов о структурной, т. е. морфологической вариабильности, однако немало сведений и о качественной (химической) изменчивости. Нет смысла перечислять исследования данного направления, они общезвестны. Необходимо лишь подчеркнуть один их общий методический недостаток. В большинстве случаев амплитуда изменчивости выражается через лимиты — указанием крайних пределов колебания того или иного признака. А этот способ страдает существенными недостатками, и применение его весьма ограничено. При таком методе оценки амплитуды изменчивости не учитывается частота встречаемости того или другого отклонения, случайное может показаться закономерным и наоборот.

Приведем пример. При измерении хвои сосны из Ухтинского леспрохоза Коми АССР оказалось, что в одном случае ее длина колебалась от 28,3 до 57,4 мм, а в другом — от 30,4 до 46,6 мм. Оценка лимитов заставляет предположить наличие более сильной изменчивости в первом случае, тогда как на самом деле коэффициент вариации равен 9,9% для первого варианта и 11,0% — для второго. Истинная величина изменчивости во втором случае даже несколько выше, хотя пределы значения признака здесь гораздо уже.

Далее. Оценка амплитуды изменчивости через лимиты не дает возможности сравнить между собой разнородные признаки (измеряемые

различными мерами), а также проводить сопоставление в пределах одного и того же признака, когда его абсолютная величина варьирует в зависимости от изменения условий существования во времени, в пространстве или в зависимости от генетических особенностей индивидуумов и т. д. Все это лишает исследователя возможности использовать способ лимитов для ответственных суждений и тем более теоретических построений. Но в ряде случаев для предварительных выводов данный способ применять можно, поскольку он не требует трудоемких расчетов, связанных с использованием коэффициента вариации.

В дальнейшем в статье всюду использован только коэффициент вариации. С его помощью производится оценка амплитуды<sup>1</sup> изменчивости признаков и делаются соответствующие выводы и заключения. Отсутствие данных, отображающих величину изменчивости с помощью коэффициента вариации, сильно затруднило нашу работу, поскольку большую часть литературного материала не удалось использовать.

### ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПРЕДЕЛАХ ОРГАНИЗМА (ЭНДОГЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ)

Древесные растения характерны очень большой метамерностью (точнее повторяемостью) многих органов: листьев, цветков, плодов и семян, побегов и корней. Это является характерной особенностью данной группы. С увеличением общего возраста дерева или кустарника обычно усиливается и множественность его органов. Если на молодой березе насчитывается всего несколько сотен и даже десятков листьев и небольшое количество плодов или соцветий, то на старом экземпляре этих органов несравненно больше. На 60—80-летней березе можно насчитать несколько тысяч (иногда и десятков тысяч) листьев и несколько сотен сережек. Правда, по мере старения дерева его семенная продуктивность возрастает слабо, а иногда и снижается.

Набор многочисленных метамеров в пределах организма, как и всякая статистическая совокупность, обладает определенной неоднородностью составляющих его вариант. Эта неоднородность обуславливает возникновение явления изменчивости в пределах одной особи. Его лучше назвать эндогенной изменчивостью организма, с тем чтобы не смешивать с принципиально иным явлением — изменчивостью индивидуумов в пределах популяции или в пределах вида в целом.

Проявление изменчивости в пределах организмов изучено пока слабо. Наиболее крупной работой в этом направлении является книга Деннерта (Dennert, 1926), в которой автор отмечал необходимость терминологического разграничения обоих явлений, указывая на большое значение исследования изменчивости органов внутри одного растения для общего познания флюктуирующей изменчивости. Деннерт 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 или «разнокачественность» для обозначения варьирования органов или свойств в пределах индивидуума. Изменчивость особей в популяции мы

<sup>1</sup> Термин «амплитуда изменчивости» не совсем удачен, когда речь идет о коэффициенте вариации. Но он, на наш взгляд, довольно правильно отражает саму идею количественного выражения явления изменчивости признаков.

будем в дальнейшем называть просто изменчивостью. Это понятие равноценно с понятием изменчивость признаков.

Эндогенную изменчивость следует оценивать не во времени, а как явление хронологически ограниченное. При этом протяженность такого хронологически определенного отрезка неодинакова в зависимости от признака, по которому наблюдается изменчивость. Если по размеру семени или побега величину эндогенной изменчивости можно определять в течение длительного периода, то по многим физиолого-биохимическим признакам она может существовать в определенном плане лишь короткое время, а затем ее проявление будет уже иным.

У древесных растений разнокачественность наблюдается по многим структурным признакам — по размерам и форме листьев, по размерам и форме цветков, плодов, семян и шишек, по размерам побегов, по их опушенности, по числу листьев (плодов, цветков) на побеге, по размерам пылевых зерен, по анатомическому строению листьев и побегов. Из функциональных признаков неоднородны показатели фотосинтеза, дыхания, ферментной активности 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. По-видимому, эндогенная изменчивость, как и внутривидовая, может наблюдаться для всех признаков растения. Однако она в корне отличается от изменчивости индивидуумов в популяции прежде всего тем, что носит, как правило, фенотипический характер (несмотря на то, что в пределах организма нередко наблюдается также возникновение генотипических отклонений — почковых вариаций).

В основе эндогенной изменчивости организма лежат две причины. Это, во-первых, биологические особенности роста и развития данного вида, обуславливающие взаимокорреляцию органов в пределах индивидуума. Многие виды древесных растений отличаются характерной особенностью образовывать мощную центральную ось роста, доминирующую в пределах организма. К ним, например, относятся почти все виды из семейства Pinaceae. Осевого 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 большую часть воды и минеральных веществ, имеют лучший доступ света, в них выше содержание ауксинов. Ниже лежащие 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 индивидуума имеет приспособительное значение, именно благодаря ей осуществляется принцип единства растения и среды в индивидуальном плане. Более мощный по-

Коэффициент вариации величины различных признаков в пределах

Пыльцевые зерна						Спелые женские шишки				Побеги (прирост последнего года)	
Общая длина тела		Высота тела		Длина воздушных мешков		Длина		Вес		Длина	
п	С	п	С	п	С	п	С	п	С	п	С
43	3,3—7,5	5	6,2—8,6	7	7,5—10,5	25	8,0—13,1	11	18,4—25,5	8	33,9—63,3

Примечание: п — количество выборок; С — коэффициент вариации (нижний и верхний

бег 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. 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. Растение осуществляет принцип единства со средой путем саморегуляции ростовых и других процессов, за счет чего в нем и возникает разнокачественность органов, тканей, физиологических процессов и биохимических превращений. Организм не может не обладать свойством эндогенной изменчивости.

В последнее время в семеноведении растений выделяют три типа разнокачественности, то есть эндогенной изменчивости семян в пределах организма (Строна, 1966) в зависимости от ее причин: экологическую, матрикальную и генетическую. Хотя явление разнокачественности семян и пельзя полностью отождествлять с 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 выше, служат основой формирования разнокачественных органов — побегов, листьев, плодов и т. д. Однако в образовании семени важнейшую роль играют, кроме того, генетические причины, тогда как для рассматриваемых нами признаков они имеют лишь спорадическое значение.

Поэтому в дальнейшем при оценке амплитуды варьирования генеративных признаков мы не касаемся 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 уже не как проявление изменчивости в пределах одного организма, а скорее, как дифференциация особей в популяции. Исключение представляют размеры семени и его окраска (у хвойных), которые обусловлены обычно наследственными свойствами материнского организма и различием условий формирования семян в разных частях дерева.

Итак, наша задача — показать степень эндогенной изменчивости органов растения, амплитуду ее изменчивости. В отношении морфологиче-

Таблица 1

одного дерева (эндогенная изменчивость) у сосны обыкновенной на Урале

Семена		Крылатки		Хвоя (однолетняя, с ростовых побегов)									
Количество семян в шишке	Окраска	Длина		Длина	Ширина	Высота	Ширина центрального проводящего цилиндра						
		п	С				п	С	п	С			
5	44—60	100	0 (возможны исключения)	2	16,0—19,1	7	13,5—17,7	3	6,2—9,6	3	5,5—8,8	2	8,0—12,6

лименты).

ских и анатомических признаков у нас имеется довольно разнообразный материал по ряду видов древесных растений.

Сначала рассмотрим изменение некоторых признаков у деревьев одного вида — сосны обыкновенной, произрастающей на Урале (табл. 1). На основе многочисленных расчетов коэффициентов вариации для древесных растений нами предложена следующая шкала. Каждому признаку свойствен определенный уровень вариативности:

	С, %		С, %
Очень низкий . . . . .	< 7	Повышенный . . . . .	26—35
Низкий . . . . .	7—15	Высокий . . . . .	35—50
Средний . . . . .	15—25	Очень высокий . . . . .	> 50

Изученные признаки варьируют согласно этой шкале от очень низкого до очень высокого уровня. Наименьшей изменчивостью из количественных признаков характеризуются размеры пыльцевых зерен, особенно общая длина тела зерна (очень низкий уровень). Примерно на том же уровне (С=6—10%) находится вариативность ширины и высоты хвои в пределах одного организма, немного выше (С=8—13%) — колебание амплитуды такого анатомического показателя, как ширина центрального проводящего цилиндра хвои и важного генеративного признака — длины спелых женских шишек (рис. 1 и 2). Длина семенных крылаток и хвои варьирует уже на среднем уровне (С=13—19%). И, наконец, максимальной изменчивостью отличаются размеры годового побега в разных частях кроны и особенно содержание полнозернистых семян в шишке (высокий и очень высокий уровень изменчивости). Что касается веса шишек, то для него коэффициент вариации вдвое выше, чем для линейных размеров семени (С<sub>p</sub>=2С<sub>L</sub>). 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 еще И. И. Шмальгаузенем (1935).

Из качественной характеристики приведен лишь один показатель — окраска спелых полнозернистых семян. Обычно в пределах растения варьирования не наблюдается: все полные семена у сосны имеют почти одинаковую окраску, и лишь иногда (3—5% особей) встречаются отличающиеся от основной массы по своему цвету. Возможно, что колебания в окраске семян, кажущихся однотипными, все же имеются. Однако они не заметны невооруженному глазу, и требуется специальный колориметр для их обнаружения.

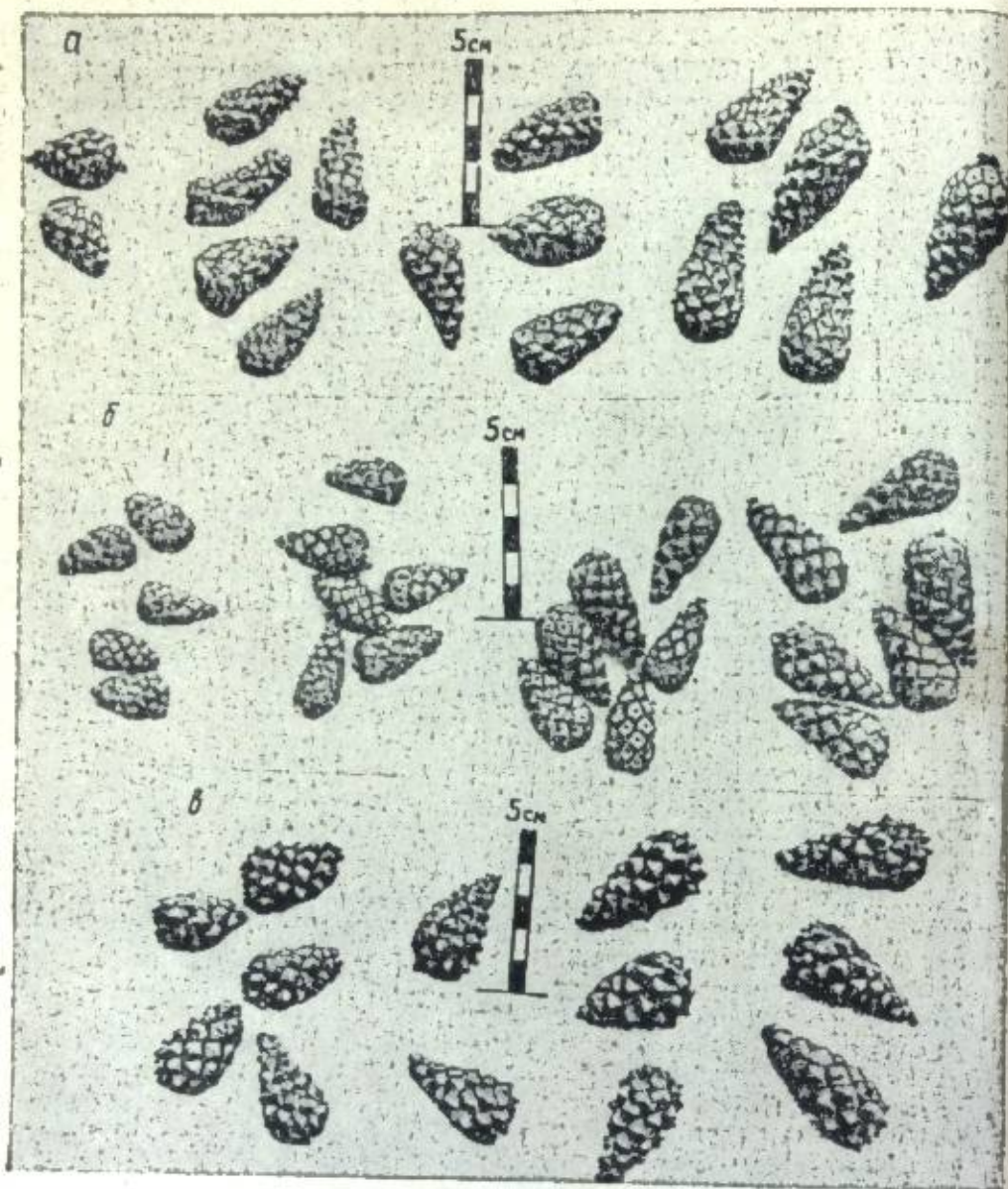


Рис. 1. Колебания размеров шишек сосны обыкновенной в пределах кроны одного дерева.  
а, б, в — модельные деревья Зилаирского р-на Башкирской АССР.

Итак, линейные размеры пыльцевых зерен, хвои (кроме ее общей длины) и шишек имеют низкий уровень изменчивости, размеры семенных крылаток и длина хвои — средний, а длина побегов — очень высокий. Естественно предположить, что усиление эндогенной изменчивости органов растения идет параллельно с увеличением роли внешних факторов в формировании данного органа и чувствительности последнего к внешним факторам (Шварц, 1953)<sup>2</sup>. Это предположение легко согласуется с осо-

<sup>2</sup> С. С. Шварц имеет в виду усиление изменчивости между особями в популяции, а здесь мы говорим об эндогенной изменчивости органов у одного растения. Однако это расхождение не столь важно, поскольку в обоих случаях признак испытывает формирующее влияние внешней среды.

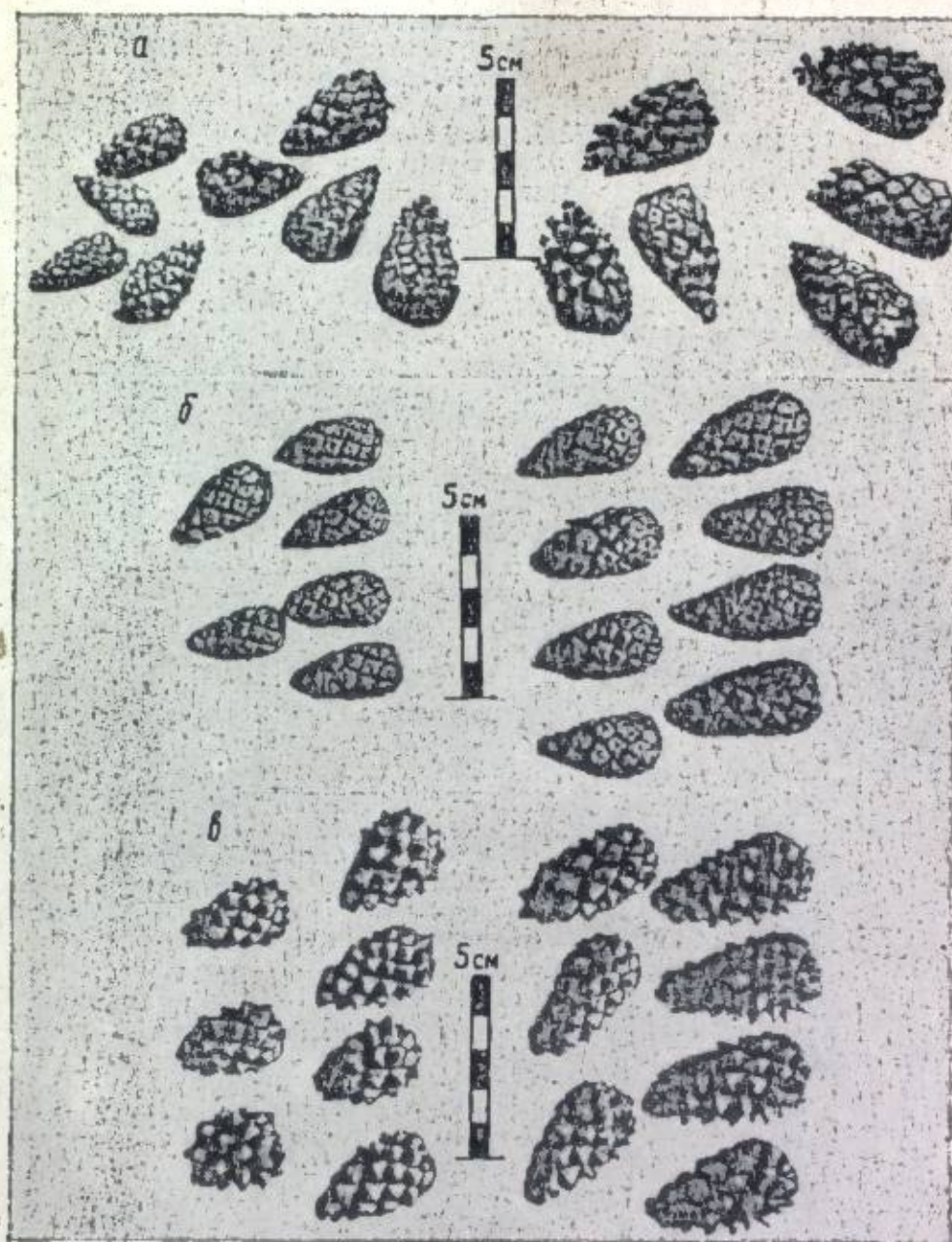


Рис. 2. Колебания размеров шишек сосны в пределах кроны одного дерева.  
а, б, в — модельные деревья Гайнского р-на Пермской области.

бенностями проявления варьирования величины прироста, которая очень наглядно связана с колебаниями метеорологических элементов, изменением условий питания той или иной ветви и т. д. Менее ясна аналогичная зависимость в отношении длины хвои, хотя она также имеется. Доказательство зависимости размеров крылаток от колебания экологических факторов требует дополнительного исследования. Другие изученные нами

Таблица 2  
 Величина коэффициента вариации в пределах одного дерева для линейных размеров плодовых образований (плодов, шишек или сережек) различных видов растений

Сосна обыкновенная	Ель сибирская		Пихта сибирская		Береза пушистая		Туя западная*		Клен ясенелистный		Ясень пенсильванский		Пухляк серый		Орех грецкий		
	п	С	п	С	п	С	п	С	п	С	п	С	п	С	п	С	
25	8,0—13,1	7	7,7—14,4	4	6,6—13,5	2	10,0—13,1	8	5,4—8,7	3	5,1—7,1	3	5,9—6,1	2	6,8—7,4	3	4,0—5,9

\* Измерения проведены в ореховых лесах Киргизской ССР.

признаки варьируют слабо, весьма стабильны и мало реагируют на колебание комплекса условий среды.

Теперь обратимся к характеристике различных видов древесных растений по степени эндогенной изменчивости их признаков на уровне организма. С первого взгляда может показаться вероятным предположение о наличии ясно выраженных видовых особенностей по величине коэффициента вариации признаков. Однако проведенные наблюдения (табл. 2, 3) опровергают это соображение.

Показатели эндогенной изменчивости особей разных видов весьма близки между собой. Так, для местных хвойных деревьев (сосны, ели, пихты) величина коэффициента вариации длины шишек почти одинакова, верхний предел достигает 13—14%, а нижний 7—8%. Согласно принятой нами классификации, изменчивость такого типа является низкой ( $C=7-15\%$ ). Все три вида деревьев значительно отличаются друг от друга по морфологическим, экологическим и биологическим особенностям, очень резко их отличия по биологии плодоношения, что не мешает им в то же время иметь одинаковую амплитуду изменчивости женских шишек.

Коэффициент вариации женских сережек березы пушистой близок по значению к величинам, характеризующим изменчивость шишек хвойных. Таким образом, амплитуда колебания признака мало зависит от древесной породы и является, по видимому, величиной стабильной.

Мы рассмотрели эндогенную изменчивость органов плодоношения у местных пород, произрастающих в лесах Урала в диких условиях. Теперь обратимся к интродуцированным в районе г. Свердловска иноземным видам — туе западной, клену ясенелистному, ясеню пенсильванскому, пухляку серому (рис. 3, 4). Уровень изменчивости их генеративных признаков ниже. По принятой классификации это очень низкая вариабильность ( $C < 7\%$ , за редким исключением). Данное обстоятельство можно объяснить рядом причин. Во-первых, у большинства этих видов для оценки амплитуды взято не соплодие (или шишка) с большим количеством семян или плодов (20—50 шт. и более), а односемянный (у клена и ясеня) или малосемянный (у пухляка) плод. По существу, здесь берутся



Рис. 3. Колебания размеров семян ясеня пенсильванского в пределах кроны одного дерева.



Рис. 4. Колебания размеров семян клена ясенелистного в пределах кроны одного дерева.



Таблица 3

Величина коэффициента вариации в пределах одного дерева для размеров листьев (хвои) и длины годичных побегов у некоторых видов растений

Признак	Сосна обыкновенная		Ель сибирская		Пихта сибирская		Береза пушистая	
	n	C	n	C	n	C	n	C
Длина листьев (хвои)	7	13,5—17,7	2	14,1—19,3	1	20,1	1	22,3
Длина побега . . .	5	33,9—63,3	2	40,9—41,1	1	42,3	—	—

Примечание. Всюду использованы для сравнения однотипные признаки — однолетняя хвоя с ростовых побегов и побеги прироста последнего года.

для оценки различные признаки. То же самое можно сказать и в отношении грецкого ореха, односемянные плоды которого собраны в естественных древостоях Киргизии. Коэффициент вариации длины плода достигает величины 4—5%. Исключение представляет туя западная, у которой так же, как и у уральских хвойных пород, для оценки мы взяли шишки. Вариабельность признака у туи несколько меньше, чем у сосны, ели и пихты. Возможно, это объясняется тем, что экземпляры туи в условиях Свердловского ботанического сада и бывшей станции зеленого строительства мелкие (около 2—4 м), с небольшим количеством плодовых образований. Последнее обстоятельство могло отразиться на величине амплитуды эндогенной изменчивости.

Оценку «разнокачественности» плодов ясеня (европейского) дают также Лупе и Лазареску (Lupе, Lazarescu, 1963): коэффициент вариации этого признака в пределах одного растения очень невелик. Имеющиеся данные других авторов о степени эндогенной изменчивости органов в общем согласуются с нашими материалами. Так, А. И. Ирошников (1963) для линейного размера шишек кедра сибирского приводит коэффициент вариации 7—17%, С. А. Петров (1962) — для сосны обыкновенной 6—8%. По Н. П. Мишукову (1966), коэффициент вариации длины шишек в кроне дерева колеблется от 7 до 18%, для лиственницы сибирской В. С. Онуция (1962) указывает 8,1—20,2% — число, полученное им при расчете длины шишек. Эта цифра несколько выше, чем наша.

Для суждения об изменчивости в пределах дерева вегетативных органов необходимо произвести очень большое количество измерений, поскольку на одном взрослом растении имеется много тысяч хвоинок, листьев, побегов. Поэтому данных мы имеем немного (см. табл. 3). Однако они свидетельствуют об однотипности амплитуды эндогенной изменчивости у различных видов. Степень вариации длины хвои у сосны и ели почти одинакова, у пихты и листьев березы — несколько выше. Эндогенная изменчивость по длине годичных побегов характеризуется и у ели, и у пихты почти одним и тем же коэффициентом вариации. Близка к этим видам и сосна. При этом «разнокачественность» по длине хвои (листьев) не превышает средний уровень изменчивости, а для побегов — отличается высокими показателями.

Следовательно, можно прийти к такому заключению:

1. В пределах организма наблюдается значительная эндогенная изменчивость по его отдельным элементам, признакам и свойствам. Каждому органу, признаку, свойству присуща своя степень изменчивости. Специфичность амплитуды эндогенной изменчивости того или иного признака определяется многими причинами, которые еще слабо изучены.

2. У различных видов древесных растений степень эндогенной измен-

Таблица 4

Величина коэффициента вариации анатомо-морфологических признаков, характеризующих различные органы взрослых деревьев сосны обыкновенной (внутрипопуляционная изменчивость)

Признак	C. % (лимиты)
Ствол и крона	
Высота дерева . . . . .	7,3—11,1
Диаметр ствола дерева . . . . .	16,8—22,0
Протяженность грубой коры . . . . .	26,0—36,3
Протяженность кроны . . . . .	18,0—33,7
Генеративные органы	
Количество шишек на одном дереве . . . . .	98,7—154,0
Длина шишек . . . . .	7,3—12,7
Вес шишек . . . . .	20,2—31,7
Величина апофиз шишек . . . . .	24,4—39,3
Содержание семян в одной шишке . . . . .	38,4—90,0
Вес 1000 шт. полнозернистых семян . . . . .	14,0—23,3
Хвоя	
Длина однолетней ростовой хвои . . . . .	11,2—16,1
Ширина однолетней ростовой хвои . . . . .	8,2—13,5
Высота однолетней ростовой хвои . . . . .	7,4—10,9
Высота сосудисто-проводящего цилиндра . . . . .	8,0—11,7
Ширина сосудисто-проводящего цилиндра . . . . .	6,2—18,1
Количество смоляных ходов в хвое . . . . .	14,5—22,1
Размер углового смоляного хода . . . . .	10,4—18,5
Пыльцевые зерна	
Общая длина тела зерна . . . . .	1,9—4,3
Длина тела . . . . .	2,2—5,0
Высота тела . . . . .	2,2—5,2
Длина воздушного мешка . . . . .	3,0—6,0
Высота . . . . .	2,3—5,3
Проростки	
Длина проростков (без корня) . . . . .	6,7—10,5
Длина гипокотыля . . . . .	7,4—15,5
Длина семядоли . . . . .	8,9—12,7
Общий вес 2-месячных проростков в водной культуре . . . . .	15,2—17,8

Примечание. Коэффициент вариации вычислялся нами отдельно для образцов, взятых из участков леса, находящихся в разных географических районах. В таблице приведены только крайние значения коэффициента.

чивости одних и тех же признаков обычно характеризуется близкими показателями. Это свидетельствует о слабой видоспецифичности признаков и о наличии общих закономерностей их изменчивости.

#### ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ РАЗЛИЧНЫХ КАТЕГОРИЙ В ПРЕДЕЛАХ ПОПУЛЯЦИИ

В предыдущем сообщении (Мамаев, 19686) явление изменчивости особей в популяциях классифицировалось нами в двух направлениях. Первое — за основу бралась категория (группа) изменяющегося признака и выделялась изменчивость структурная, функциональная и качественная. Второе — за основу принималась форма изменчивости и выделялась изменчивость географическая, экологическая, хронографическая, половая и индивидуальная.

При оценке амплитуды изменчивости целесообразно рассмотреть ее закономерности в этих двух направлениях. В данном разделе показана степень варьирования различных признаков по группам признаков (структурные, функциональные, качественные) и поставлена цель: установить особенности в характере изменчивости отдельных органов, свойств и функций растений уже в пределах популяции, а не в пределах одной особи, как это сделано было выше. Вариационный ряд при расчетах составлялся из средних арифметических по каждой особи.

#### ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРНЫХ ПРИЗНАКОВ

В табл. 4 приведены данные для сосны обыкновенной. Признаки распределены по группам органов. Наименьшей изменчивостью 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 в величине коэффициента вариации. Так, из признаков общего

Таблица 5

Величина коэффициента вариации некоторых морфологических признаков у хвойных растений в пределах отдельных популяций на территории СССР

Вид	Признак	С. %	Район исследования	Авторы
Сосна обыкновенная	Высота ствола	6—14	Европейская часть СССР	Дворецкий, 1964; Захаров, 1950
	"	6—12	Урал	Наши данные
	"	6	Московская область	"
	Диаметр ствола	22—28	Европейская часть СССР	Дворецкий, 1964; Захаров, 1950
	"	30	Урал	Захаров, 1950
	"	17—22	"	Наши данные
	"	25	Московская область	"
	Объемный вес древесины	6	Казахстан	Технерядов, 1965
	Объем ствола	36—48	Европейская часть СССР	Дворецкий, 1964
	Протяженность грубой коры	26—36	Урал	Наши данные
	Прирост по диаметру	40	Архангельская область	Левин, 1959
	Длина хвоя	11—16	Урал	Наши данные
	"	15	Московская область	"
	Длина шишек	7—13	Урал	"
	Вес шишек	8	Западная Сибирь	Мишуков, 1966
	Вес семян	20—32	Урал	Наши данные
	"	26	Западная Сибирь	Мишуков, 1966
Вес семян	14—23	Урал	Наши данные	
"	27	Архангельская область	Войчал, 1946	
Длина семян	9	"	"	
Количество семян в шишке	38—90	Урал	Наши данные	
То же	46	Западная Сибирь	Мишуков, 1966	
Количество шишек на дереве	99—154	Урал	Наши данные	
Ель европейская	Высота ствола (70 лет)	16—20	Европейская часть СССР	Дворецкий, 1964
	То же	12—21	Ленинградская область	Кравченко, 1964
	Диаметр ствола (60 лет)	21—35	Европейская часть СССР	Дворецкий, 1964
	Диаметр ствола (70 лет)	25—26	Ленинградская область	Кравченко, 1964
	Диаметр кроны	19—25	"	Кравченко, 1964
	"	22	Архангельская область	Гусев, 1964
	Вес семян	29	"	Войчал, 1940
Ель сибирская	Длина семян	9	"	"
	Высота ствола	7—10	Средний Урал	Некрасов, 1966
	Диаметр ствола	8—14	"	"
	Длина хвоя	8—13	"	"
Пихта сибирская	Длина шишек	8—11	"	Наши данные
	Вес семян	18	"	"
	Длина шишек	8—17	"	"
	Вес шишек	26—31	"	"
Лиственница Сукачева	Объемный вес древесины	5—10	"	"
	Глубина борозд коры	35—48	"	Пугач, 1964
	Длина шишек	11—20	"	"
	Число чешуй	17—19	"	"
	Вес семян	11—13	"	"
	Длина крылаток	14—22	"	"
Лиственница сибирская	Длина шишек	11—20	Центральная Сибирь	Онучки, 1962

Таблица 5 (окончание)

Вид	Признак	С. %	Район исследования	Авторы
Кедр сибирский	Высота ствола	10—30	Западная Сибирь	Зиганшин, Семечкин, Луценко, 1965
	Диаметр ствола	19—35	"	"
	Длина шишек	9—11	Западный Саян	Ирошников, 1963
	"	12	Средний Урал	Луганский, 1962
	Длина семян	6—9	"	"
	Вес семян	19	"	"
	Количество семян в шишке	48	"	"
	То же	28—32	Западный Саян	Ирошников, 1963
	Число шишек на дереве	67—97	Красноярский край	Правдин, Ирошников, 1963

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—15%) отличаются размеры проростков сосны, хотя коэффициент вариации для их веса несколько повышается (15—18%), что также закономерно.

Вполне вероятно, что амплитуда изменчивости признаков в ряде случаев связана с общей эколого-биологической характеристикой вида растений. Это можно сказать, например, о некоторых признаках. Так, высота дерева в сосновых насаждениях представляет собой менее варьирующий признак, чем высота деревьев ели в темнохвойной тайге. Сосна — светолюбивая порода, и отстающие в росте экземпляры в старых насаждениях отмирают и тем самым уменьшают дифференциацию древостоя по высоте. Напротив, в кедровниках или ельниках угнетенные экземпляры живут долго и составляют нижний ярус древостоя, что заметно сказывается на усилении его дифференциации и увеличении коэффициента вариации признака. Безусловно, сказывается и возраст насаждения. Однако в данной статье мы пока не касаемся роли возраста деревьев в изменении амплитуды варьирования.

Если можно сказать что-либо о колебании значения коэффициента вариации в зависимости от специфических свойств древесной породы для таких признаков, как высота дерева или его диаметр, размеры кроны, то это менее ясно для других признаков.

Для того чтобы получить представление о зависимости изменчивости признаков от систематической принадлежности растения, воспользуемся некоторыми данными различных отечественных авторов, а также и ма-

терналами наших наблюдений (табл. 5, 6, рис. 5). Коэффициенты вариации здесь рассчитаны для спелых насаждений. Иногда взяты более молодые древостой, что и указано в примечаниях. Данные, полученные на малом материале, в таблицы не включены.

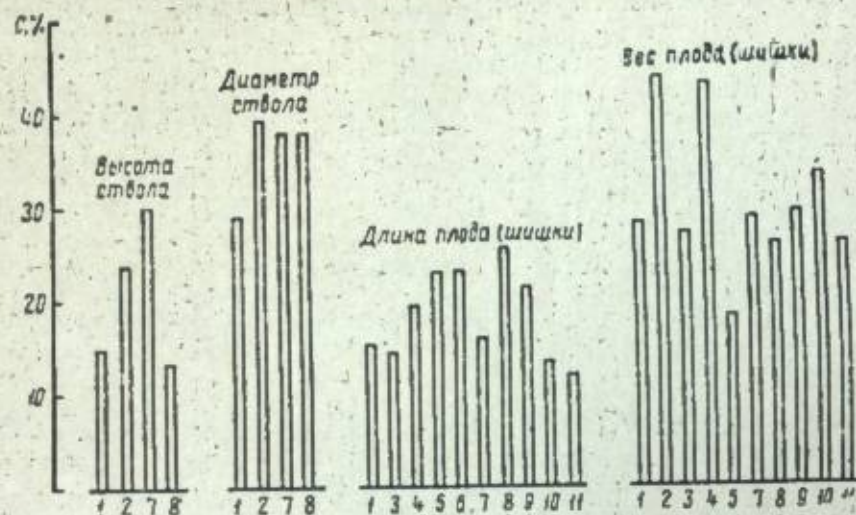


Рис. 5. Средняя величина амплитуды изменчивости (С, %) разных признаков в популяциях некоторых древесных пород.

1 — сосна обыкновенная; 2 — ель европейская; 3 — ель сибирская; 4 — пихта сибирская; 5 — лиственница Сукачевая; 6 — лиственница сибирская; 7 — кедр сибирский; 8 — береза бородавчатая; 9 — ясень пенсильванский; 10 — клен ясенелистный; 11 — орех грецкий.

Таблица 6  
Величина коэффициента вариации некоторых морфологических признаков у лиственных древесных растений в пределах отдельных популяций на территории СССР

Вид	Признак	С, %	Район исследования	Авторы
Береза бородавчатая	Высота ствола	8—10	Белорусская ССР	Захаров, 1910
	»	8	Северный Урал	»
	Диаметр ствола	19—26	Белорусская ССР	»
	»	21—35	Средний Урал	Махнев, 1965
	Диаметр кроны	24—28	»	»
	Объемный вес древесины	3—8	»	»
Ива белая	Протяженность грубой коры	44—53	»	»
	Длина сережек	17	»	Наши данные
	Длина листьев	19	»	Риль, 1966
	»	18	»	Наши данные
Ольха черная	Диаметр ствола	17—18	Белорусская ССР	Захаров, 1950
	Количество семян	30—57	Украинская ССР	Кобранов, 1922
Акация белая	Высота ствола	9—20	Казахстан	Щупляков, 1965
Саксаул	Высота ствола	9—20	Казахстан	Щупляков, 1965
	Длина плодов	14	Свердловск	Наши данные
	Вес плодов	16—23	»	»
Ясень пенсильванский	Длина плодов	14	Свердловск	Наши данные
	Вес плодов	16—23	»	»
	»	9	»	»
Клен ясенелистный	Длина плодов	9	»	»
	Вес плодов	20—24	»	»
	»	9	»	»
Орех грецкий	Длина плодов	5—8	Средняя Азия	»
	Вес плодов	15—19	»	»
Жимолость синяя	Длина плодов	10—13	Средний Урал	Риль, 1966
	»	10—13	»	»

Величины коэффициента вариации по данным разных авторов для одного и того же признака близки между собой. Однако имеются в ряде случаев и существенные различия. Коэффициент вариации высоты ствола для светолюбивых пород — сосны обыкновенной и березы бородавчатой — примерно одинаков: от 6 до 14% — низкий уровень изменчивости.

Как мы и предполагали, для теневыносливых пород (кедра сибирского, ели европейской) варьирование усиливается до 20—30%. Исключение представляют данные Некрасова для ели сибирской. Это, вероятно, объясняется тем, что Некрасов использовал для расчетов только модельные деревья ели, с которых взяты шишки, что и повлекло за собой занижение коэффициента вариации.

Диаметр ствола варьирует сильнее, чем его высота: от 17 до 35%. Видовая принадлежность объекта мало отражается на изменчивости данного признака, различия по величине коэффициента вариации обуславливаются другими причинами, пока еще мало изученными. И только саксауловые леса показывают иной характер дифференциации деревьев по толщине (С=9—20%), что кажется вполне закономерным, если иметь в виду специфический характер сообществ, образуемых этим видом древесных растений (отсутствие сомкнутости).

Объем ствола дерева обладает наивысшей изменчивостью (С=34—49%). В то же время значение объемного веса древесины колеблется очень слабо (С=5—10% для сосны, лиственницы, березы). Этот показатель отражает очень

важное свойство дерева — способность образовывать древесную массу ствола определенной прочности. При понижении объемного веса, как и при чрезмерном повышении, происходит ухудшение физико-механических свойств древесины, что имеет сугубо жизненную важность для организма.

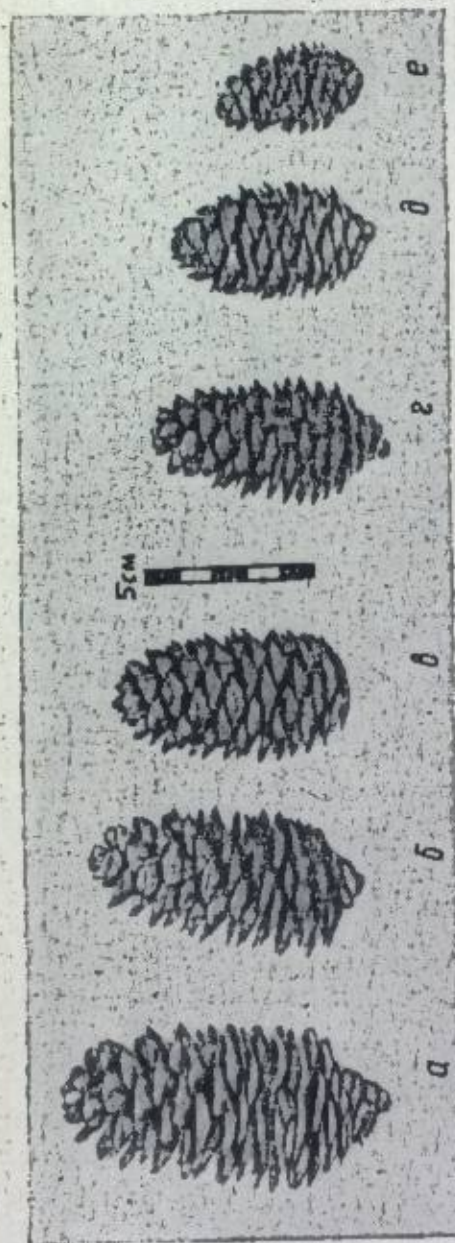


Рис. 6. Изменчивость средних размеров шишек ели сибирской в пределах популяций (Красноярский р-н Свердловской обл.).  
Модельные деревья: а — 84; б — 72; в — 54; г — 100; д — 82; е — 62.

Амплитуда внутривидовой и эндотемной изменчивости признаков некоторых древесных пород на Урале

Вид	Место сбора материала	Признак	Амплитуда изменчивости		
			внутри-популяционной	эндотемной	
Сосна обыкновенная	Уральские горы в районе г. Свердловска	Общая длина тела пыльцевого зерна	4,1	3,3—7,5	5,4
	Там же	Высота тела	5,7	6,2—8,6	7,6
	»	Длина тела	3,7	4,5—5,5	5,1
Ель сибирская	»	Длина воздушного мешка	5,4	7,5—10,5	8,7
	Идельский р-н	Длина спелых шишек	9,0	8,0—13,1	11,0
	»	Вес »	21,6	18,4—25,5	21,7
	Талицкий р-н	Длина ростовой хвои	14,6	13,5—16,7	15,1
	Шалинский р-н	Ширина »	10,2	7,2—9,6	8,6
Пихта сибирская	Шалинский р-н	Высота »	7,5	6,4—8,8	7,1
	Тавдинский р-н	Длина шишек	10,9	5,5—14,0	8,8
Береза пушистая	Шалинский р-н	»	8,7	7,7—14,4	11,4
	Пригород Свердловска	»	12,3	5,8—13,5	8,7
Орех грецкий	Средняя Азия	Длина мужских сережек	16,5	18,3—19,2	18,8
	г. Свердловск, Ботанический сад	Длина плода	6,6	4,0—5,9	5,0
Ясень пенсильванский	Там же	Длина семян с крылатками	13,9	5,1—6,0	5,7
	»	»	9,3	5,1—7,1	5,8
Клен ясенелистный	»	Вес семян	24,0	11,5—18,4	15,0
	Ясень пенсильванский	»	23,2	16,2—16,7	16,5

Варьирование описанных выше признаков, таких как высота ствола, диаметр его и объем, а также и диаметр кроны, в сильной степени определяется фитоценоотическими особенностями того или иного древостоя. Оно может сильно колебаться в зависимости от специфических условий ценоза. Однако у светолюбивых видов размах изменчивости по высоте в спелом насаждении невозможен в силу того, что отставшие в росте деревья погибают от недостатка света.

Довольно низкой вариабельностью ( $C=11-16\%$ ) характеризуется длина хвои изученных двух видов сосны и ели сибирской. У пихты сибирской изменчивость хвои выше. Из лиственных пород мы имеем лишь небольшие данные по иве белой и березе бородавчатой. Они свидетельствуют о повышении амплитуды изменчивости у лиственных деревьев.

Протяженность грубой коры по стволу дерева варьирует на повышенном (сосна обыкновенная) и высоком (береза бородавчатая) уровнях. Этот признак относительно мало зависит от комплекса факторов внешней среды. Большинство авторов считает его наследственной особенностью организмов.

Обратимся теперь к генеративным признакам, величина которых менее тесно связана с фитоценоотическими факторами. Длина шишек у сосны, ели и кедра варьирует почти одинаково: у сосны обыкновенной  $C=7-13\%$ , у ели сибирской  $8-11\%$  (рис. 6), у кедра  $12\%$ , у пихты сибирской и видов лиственниц амплитуда несколько выше ( $C=8-20\%$ ). Амплитуда изменчивости веса шишек, как правило, значительно больше. При этом обнаруживается тесная взаимосвязь между величинами коэффициентов вариации длины ( $C_L$ ) и веса шишек ( $C_P$ ). Вычисление этой взаимосвязи для уральской сосны позволило дать следующую формулу  $C_P=2,4 C_L$  (где  $C$  — величина коэффициента вариации соответствующего признака). Точность этой формулы достигает  $5,8\%$ , отклонения довольно незначительны (квадратическое отклонение  $\sigma=0,485$ ).

Аналогичное (т. е. многосемянное, как и у шишки) плодовое образование у лиственной породы (березы) — женская сережка. Варьирование средней длины ее на разных деревьях выше, чем шишек, и достигает  $17\%$ . Однако эти данные основываются на малом количестве примеров и их нужно проверить.

Такой признак, как длина семени, варьирует на низком уровне ( $6-9\%$ ) у всех изученных видов — ели европейской, сосны обыкновенной, кедра сибирского. Односемянные плоды ореха грецкого и клена ясенелистного изменяются по длине гораздо слабее, чем многосемянные шишки или сережки ( $5-9\%$ ), за исключением ясеня пенсильванского, особи которого весьма разнородны по размерам плодов.

У малосемянных плодов жимолости синей дифференциация по размерам плодов невелика ( $10-13\%$ ). Однако это могло быть просто результатом малого числа наблюдений (около 10 экз. этого вида). Изменчивость деревьев ореха, клена, ясеня, пихты, кедра по среднему весу плодов и семян значительно превышает варьирование по длине. Отношение  $C_P:C_L=1,5-2,5$ , а иногда (по данным Войчаля) даже и  $3,2$ . Здесь пока не удалось в связи с недостатком материала установить такой определенной взаимосвязи, как для веса и длины шишек у сосны.

И, наконец, признаки, характеризующие количество генеративных органов — число семян в шишке и число шишек на одном дереве — варьируют необычайно сильно: на самом высоком уровне. Особенной изменчивостью отличается, по-видимому, сосна. В спелом насаждении на одном экземпляре может находиться от нескольких штук шишек до многих сотен, а иногда и тысяч. У кедра общее количество шишек на дереве редко превышает  $300-400$  шт.

Интересно, что уровни изменчивости того или иного признака в популяции имеют обычно ту же размерность, что и уровень эндогенной изменчивости этого признака в пределах организма. Амплитуда варьирования представляет стабильную, относительно независимую величину. Абсолютные размеры органа или какого-либо другого элемента в популяции или в пределах кроны дерева колеблются, безусловно, не одинако-

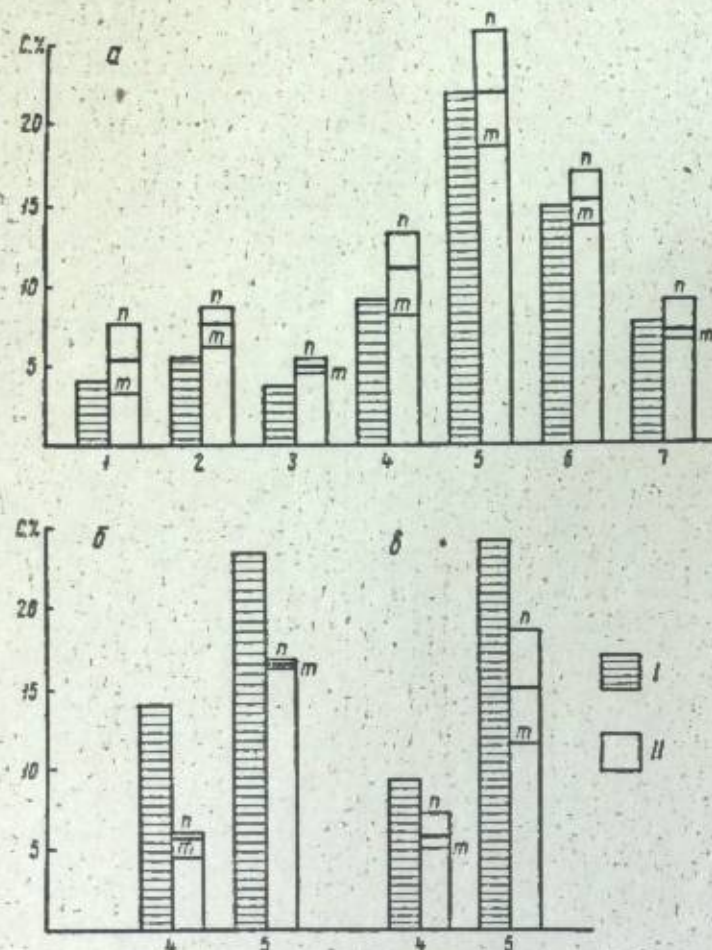


Рис. 7. Величина внутривидовой и эндогенной изменчивости (С, %). а — сосна обыкновенная; б — ясень пенсильванский; в — клен ясенелистный. I — общая длина тела пыльцевого зерна; 2 — высота тела зерна; 3 — длина тела зерна; 4 — длина спелых шишек (или семян для клена и псевды); 5 — вес спелых шишек (или семян); 6 — длина хвои; 7 — высота хвои. I — амплитуда внутривидовой изменчивости; II — амплитуда эндогенной изменчивости. Для амплитуд II показаны три значения: минимальное (m), среднее (толстая линия) и максимальное (n).

во, в их варьировании никакого сходства уловить не удастся. В то же время по уровням изменчивости, относительным показателям, характеризующим общую амплитуду изменчивости признаков организмов и популяций через коэффициент вариации, наблюдается в большинстве случаев определенная закономерная аналогия. Конечно, взаимосвязь этих двух

категорий проявления изменчивости не является прямой, она осложняется многими обстоятельствами, в том числе и случайными, привходящими. При изучении этой связи необходим строгий отбор материала, количество которого пока еще очень ограничено ввиду большой трудоемкости его получения. Однако общие выводы уже можно сделать. Приведем некоторые сопоставления в пределах популяции амплитуды изменчивости особей с амплитудой эндогенной изменчивости одних и тех же признаков (табл. 7, рис. 7).

Наши данные относятся к двум группам древесных растений. В первую входят лесные дикорастущие виды, такие, как сосна обыкновенная, ель сибирская, пихта сибирская, береза пушистая и орех грецкий. Большинство из них в естественных условиях произрастает в лесах Урала. Во вторую группу входят два экзотических, интродуцированных в Свердловске вида: ясень пенсильванский и клен ясенелистный. Весьма примечательно, что у видов первой группы значения амплитуды изменчивости признака в популяции и амплитуды «разнокачественности» в пределах кроны почти совпадают. Природа как бы создает определенные пределы для вариабильности признаков, которые соблюдаются и в случае генетико-фенотипической изменчивости особей в естественной популяции и при эколого-матриальной флюктуации, или эндогенной изменчивости органов и признаков внутри одного организма. Конечно, у отдельных особей степень эндогенной изменчивости может колебаться. Так, коэффициент вариации общей длины тела пыльцевого зерна изменяется у отдельных деревьев сосны от 3,3 до 7,5% (5,4%), длина шишек — от 8,0 до 13,1 (11,0%), длина ростовой хвои — от 13,5 до 16,7% (15,1%) и т. д. (в скобках приведено среднее значение). Однако, как видно, эти колебания флюктуируют вокруг среднего значения, близкого к показателю внутрипопуляционной изменчивости, а величина последнего не выходит за рамки крайних вариантов показателя эндогенной изменчивости.

У видов второй группы несколько иное. Величины амплитуды изменчивости признаков в популяции и амплитуды «разнокачественности» в пределах организма не совпадают. Внутрипопуляционная изменчивость изученных признаков выше, чем эндогенная изменчивость деревьев. По длине семян (вместе с крылатками) это превышение достигает полутора-двукратного значения, а по весу семян — несколько меньше.

Чем объяснить это различие между дикорастущими и интродуцированными видами?

Наиболее вероятным нам кажется предположение о том, что при интродукции растений, т. е. при переносе их из районов естественного распространения в новые условия жизни нарушается естественное соотношение генотипов дикой популяции и создается культурная популяция, характеризующаяся иными закономерностями своей структуры. Набор генотипов здесь уже иной, он, в известной степени, случаен, если иметь в виду рассматриваемые нами признаки — длину и вес плодов. Подбор генотипов культурной популяции характеризуется прежде всего наследственными особенностями, определяющими устойчивость вида в новых условиях. В отношении же других признаков и свойств в популяции наблюдается известная хаотичность и случайность в их распределении, что обуславливает повышение коэффициента вариации и несовпадение амплитуд внутрипопуляционной и эндогенной изменчивости. В пределах организма уровень «разнокачественности» остается прежним, типичным для данного признака, а внутрипопуляционная изменчивость повышается. Со временем в «устоявшейся» популяции изменчивость признаков, вероятно, придет к норме.

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ

Изменчивость функциональных признаков исследователи чаще всего показывают лишь с помощью лимитов. Для эндогенной изменчивости функциональных признаков в пределах организма нам вообще не удалось найти данных, в которых исследователь оперировал бы с коэффициентами вариации. В опубликованных работах обычно приводятся сведения о различиях в транспирации, фотосинтезе, дыхании, активности ферментов и других процессах на вершине и внизу кроны, на северной и южной стороне ее, в затененной и освещенной частях и т. д. (см., например, монографию Крамера и Козловского, 1963). Впрочем, Паркер (Parker, 1959), наоборот, не обнаружил каких-либо различий в интенсивности транспирации листьев дуба и хвой сосны, расположенных в разных ярусах кроны.

Таблица 8

Изменчивость некоторых функциональных признаков у древесных растений уральских популяций

Вид	Признак	Время наблюдения	Число выборок	С. %
Сосна обыкновенная	Абсолютная всхожесть свежесобранных полнозернистых семян в оптимальных условиях	Июль — август, 1963—1964 гг.	6	9,7—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
	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
Лещина разнолистная	Активность каталазы в листьях	Июль, 1964 г.	1	40,2
	Активность пероксидазы в листьях	» 1964 г.	1	77,8
Береза бородавчатая	Активность каталазы в листьях	» 1964 г.	1	25,8
	Активность пероксидазы в листьях	» 1964 г.	1	42,0
Барбарис обыкновенный	Активность каталазы в листьях	Июль — сентябрь, 1966 г.	3	26,8—40,2

В табл. 8 представлены наши наблюдения. Функциональные признаки имеют обычно высокую амплитуду варьирования. Исключение представляет абсолютная всхожесть семян при проращивании в оптимальных условиях. Варьирование всхожести семян резко повысилось и величина коэффициента вариации поднялась на засоленном субстрате (0,1—0,2 N

раствор NaCl), когда изучалась солеустойчивость семян, а также при повышенной температуре (+30°C), когда изучалась их жаростойкость. Таким образом, изменчивость в неблагоприятных условиях существования увеличилась. Этот факт мы наблюдали и в ряде других случаев. В неблагоприятной для растений обстановке происходит их дифференциация по степени устойчивости. Часть индивидуумов отмирает, другие сохраняют жизнеспособность. В оптимальных условиях какого-либо преимущества особой второй группы не было заметно, оно проявилось при критической ситуации. Характерной особенностью функциональной изменчивости является ее тесная связь с фактором времени. Амплитуда изменчивости функциональных признаков зависит от периода их учета. Так, энергия суточного прироста сосны, как показали наблюдения, резко колеблется в различные периоды цикла роста деревьев. То же самое и в отношении начала роста сеянцев (Мамаев, 1968 а). У лещины и березы в зимний период активность ферментов несколько стабилизируется, по сравнению с летним сезоном. Все это отражается, несомненно, на приведенных в табл. 8 показателях коэффициента вариации — его лимиты в ряде случаев (где взяты разные хронологические отрезки) чрезвычайно широки.

На основании малочисленных данных пока еще трудно судить об общих закономерностях изменчивости этой группы признаков. Однако можно констатировать их повышенную изменчивость по сравнению со структурными признаками, а также большие пределы их крайних значений в связи с временным фактором. Последний обычно важен при изучении структурных показателей, поскольку к структурной изменчивости мы относим (см. сообщение I) варьирование уже сформировавшихся элементов и органов растений.

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Так же, как и для функциональных признаков, сведений о внутривидовой изменчивости качественных признаков с приведением коэффициентов вариации немного, а в отношении амплитуды эндогенной изменчивости вообще почти нет. Однако имеется большое количество материалов, свидетельствующих о наличии варьирования этих показателей<sup>3</sup>. В частности, было опубликовано много данных, определяющих разнокачественность побегов и ветвей в кроне дерева по таким признакам, как влажность тканей (Железнов, 1932; Раскатов, 1939; Данилов, 1952), содержание хлорофилла (Любименко, 1914; Seybold u. Egle, 1937; Туркевич, 1954; Wendel, 1957; Lundegordh, 1957; Смольская, 1962; Годнев и Судник, 1958; Савина, 1961), фенолов и углеводов (Губанов, 1966), азотистых веществ и минеральных элементов (Leyton a. Armpson, 1955; Рубин, 1958; Елисеев, 1959; Ovington, 1960; Strebel, 1961; Бурдэ, 1962; Анализ растений... 1964; и др.). Впрочем, имеются данные и о том, что в пределах одной особи заметной разницы по некоторым качественным признакам не существует. Например, Уоллихан (Wallihan, 1944) не нашел различий в химическом составе листьев клена красного на различных ветвях, Уайт (White, 1954) — в составе игл веймутовой сосны на разных сторонах кроны.

Больше материалов о существенных различиях между отдельными особями в пределах популяции и в географическом плане между разными

<sup>3</sup> К данному вопросу не имеют отношения различия в содержании веществ в зависимости от возраста листьев или побегов (как и для функциональных признаков).

Изменчивость некоторых качественных признаков у древесных растений уральских популяций

Вид	Признак	Время на биологический	Число выборок	C, %
Сосна обыкновенная (старые деревья)	Содержание свободной воды в хвое	Сентябрь, 1956 г.	2	3,3—8,7
	» связанной воды	Зимний период, 1960—1961 гг.	4	12,8—19,6
	» хлорофилла «а» в однолетней хвое	Июль — август, 1963—1964 гг.	5	7,4—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
	» фосфора в шишках	»	8	14,1—28,5
	» кальция	»	8	12,2—29,1
	Содержание органического вещества в хвое	Октябрь — декабрь, 1966 г.	3	5,2—6,3
	» азота	То же	3	13,7—17,4
Лещина обыкновенная	» фосфора	»	3	14,1—17,2
	» калия	»	3	13,8—17,9
	» свободной воды в листьях	»	3	20,2—46,3
	» связанной воды	Май — сентябрь, 1964—1965 гг.	4	19,2—26,9
Лещина развильчатая	» общей воды	»	4	2,2—6,6
	» свободной воды	»	4	35,9—46,2
	» связанной воды	Май — сентябрь, 1964—1965 гг.	4	18,7—40,1
	» общей воды	»	4	3,2—3,7
Рябина обыкновенная Барбарис обыкновенный	» аскорбиновой кислоты в плодах	Сентябрь, 1960 г.	1	38,0
	» общей воды в листьях	Июль — сентябрь, 1966 г.	3	3,0—4,1

популяциями. Мы не будем здесь повторять названия исследований подобного характера, они приведены в сообщении 1. Но использовать эти ценные материалы в наших целях трудно, поскольку в них редко можно найти значения коэффициентов вариации. Поэтому мы приводим только результаты собственных исследований или исследований наших сотрудников.

Качественные признаки имеют обычно низкий и средний уровни изменчивости. Однако возможен и очень низкий уровень — для таких признаков, как содержание органического вещества, содержание общей воды в листьях. Низким уровнем характеризуется содержание сырой золы и хлорофилла в хвое сосны. Несколько выше степень изменчивости количества общего азота, фосфора и калия в хвое однолетних сеянцев, выращенных в ящиках с песком в опытных посевах. При этом коэффициент вариации для всех элементов почти одинаков. Примерно на таком же уровне варьирует содержание минеральных элементов (фосфора и кальция) и в хвое старых деревьев. В том и в другом случае хвоя собрана с растений, закончивших вегетацию — зимой или поздней осенью. Интересно, что содержание того же фосфора, но в других органах — в шишках — варьирует заметно сильнее, хотя почти и не выходит за пределы среднего уровня (табл. 9).

В отношении содержания отдельных форм (связанной и свободной) воды можно сказать, что этот показатель сильно изменчив в период вегетации (у листьев лещины) и более стабилен в зимний период (у хвоя сосны). Количество свободной и связанной воды варьирует от среднего до высокого уровня. Здесь нужны еще дополнительные данные для уточнения закономерностей изменчивости признака. И, наконец, высокой изменчивостью отличается показатель количества аскорбиновой кислоты в листьях.

Итак, можно сделать следующие выводы:

1. Изменчивости качественных признаков свойственны различные уровни: от очень низкого до высокого. Однако более характерным является средний уровень, нередко низкий.

2. Наименее вариабильно содержание особо важных веществ: органического вещества, общей воды. Довольно слабо колеблется содержание хлорофилла, основных минеральных веществ и золы в листьях (хвое) растений. В то же время содержание различных форм воды в тканях сильно меняется на фоне стабильного количества общей воды. Возможно, что растению более важен общий запас влаги в листьях, а разные ее формы могут пополняться одна за счет другой, что и вызывает колебание их процента в тканях.

3. Ассимилирующие органы растения — листья, хвоя — для нормальной жизнедеятельности нуждаются в более стабильном содержании минеральных элементов, чем одревесневшие ткани шишек. По-видимому, по этой причине количество общего фосфора в шишках менее постоянно, чем в хвое сосны.

Максимальную изменчивость показала величина, характеризующая содержание аскорбиновой кислоты в плодах рябины. Данный признак уже не оказывает существенного воздействия на жизненные процессы в растении, поэтому его варьирование значительно.

При оценке этих данных следует учитывать также некоторые недостатки современных методов изучения химического состава растений. Довольно часто исследователь сталкивается с тем фактом, что при малых количествах определяемого элемента или вещества увеличивается ошибка анализа. Это может иногда искусственно вызвать увеличение величины коэффициента вариации.

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОЛЕБАНИЯ АМПЛИТУДЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФОРМЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Мы выделили пять форм изменчивости: географическую, экологическую, хронографическую, половую и индивидуальную. Географическая изменчивость представляет, по существу, проявление различий между популяциями, иногда в какой-либо степени заметно разграниченными хронологически, а чаще же плавно переходящими одна в другую и имеющими размытые границы. Хронографическая, половая и индивидуальная формы изменчивости представляют проявления внутривидовой изменчивости, когда особи показывают дифференциацию в пределах одной местной популяции. К внутривидовой изменчивости относятся обычно и экологическая. Однако в известной степени это промежуточная категория. В ряде случаев экологическая изменчивость может становиться формой межпопуляционной изменчивости.

Интересно проследить закономерности колебания амплитуды варьирования при различных формах изменчивости. Несомненно, они могут и должны характеризоваться определенными особенностями. В данной статье мы проанализируем географическую изменчивость и особенности амплитуды варьирования признаков при межпопуляционной (географической) и внутривидовой формах ее проявления.

При оценке амплитуды изменчивости в различных географических районах необходимо очень тщательно отнестись к подбору фактического материала. Он должен быть составлен по единой методике в различных пунктах ареала того или иного вида, причем определенное пространство должно быть охарактеризовано с достаточной полнотой. По этой причине мы не смогли использовать материал других исследователей, каждый из которых опирался на свою собственную методику сбора. В статье использованы только материалы, полученные сотрудниками лаборатории экспериментальной экологии и акклиматизации растений Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР.

В одной из наших статей (Мамаев, 1969) говорилось об изменчивости коэффициента вариации структурных признаков в различных природно-климатических зонах Урала: величина коэффициента варьирует слабо и весьма постоянна на фоне заметных сдвигов в природной обстановке от Северного Урала к Южному и от Предуралья к Зауралью. Таким образом, амплитуда изменчивости структурных признаков является стабильным показателем, зависящим более не от условий существования, а от генетических причин, возраста насаждений и т. д. Оговоримся, однако, что эта независимость от внешней среды понимается при наличии выравненных условий в изучаемом лесном массиве и когда тот или иной вид нормально поддерживает свое существование. При произрастании вида в крайних условиях существования система, обуславливающая наличие определенной амплитуды изменчивости, расстраивается, нарушая и изменяя указанную закономерность.

Мы рассмотрим другую сторону вопроса об амплитуде изменчивости признаков в географическом аспекте. Дело в том, что пока еще не ясно, какая амплитуда изменчивости того или иного признака характерна для вида в целом, с учетом его географического варьирования. Известно, например, что вес семян сосны изменяется от 3—4 мг на северных пределах ее распространения до 10 мг и более на южных. Размеры дерева ели европейской колеблются от 2—3 (и менее) до 35—40 м. Есть много данных и в отношении других признаков для разных видов растений. Какой из широко распространенных видов древесных растений более изменчив, какой — менее? Получить ответ на эти вопросы можно лишь при нали-

чии материала о сравнительной амплитуде изменчивости признаков путем вычисления коэффициента вариации.

Мы рассчитали коэффициенты вариации для сосны обыкновенной в уральской части ее распространения. К сожалению, у нас не было данных для всего ареала сосны, да и по Уралу они имеются не полностью. В табл. 10 показана амплитуда изменчивости некоторых структурных признаков в спелых (VI—VII класса возраста) насаждениях сосны. Изучена сосна в нескольких географических районах: от центральной части Коми АССР до юго-восточной части Башкирской АССР. Каждый географический район условно считается зоной произрастания определенной популяции сосны. Всего изучено предварительно 9 популяций уральской сосны. Из каждой популяции для расчета взяты наиболее характерные типы леса. Для них вычислены средние показатели популяции, которые и включены в вариационный ряд географического распределения признаков. Таким образом, число вариантов очень невелико, в связи с чем точность расчетов несколько снижена.

Величина амплитуды изменчивости изученных структурных признаков на территории Урала весьма неодинакова и зависит от характера изу-

Таблица 11  
Сравнение амплитуды географической и внутривидовой изменчивости структурных признаков сосны обыкновенной на Урале

Признак	Коэффициент вариации	
	географическая изменчивость	внутривидовой изменчивости (лимиты)
Высота ствола (H) . . . . .	21,3	5,8—12,4
Длина хвои . . . . .	17,8	11,0—16,1
Отношение H/D . . . . .	9,6	14,3—20,4
Протяженность грубой коры . . . . .	8,3	26,0—31,5
Вес семян . . . . .	11,2	14,0—23,3
Размер апофиза . . . . .	7,4	24,4—39,3
Длина шишек . . . . .	8,6	7,3—15,5
Диаметр ствола (D) . . . . .	22,1	16,9—27,1
Вес шишек . . . . .	26,9	20,7—35,4
Количество семян в шишке . . . . .	48,7	38,4—90,0
Протяженность кроны . . . . .	24,3	18,0—33,7

Примечание. Коэффициент вариации для внутривидовой изменчивости был вычислен отдельно для 8—9 различных популяций (см. табл. 10). Здесь приведены только крайние значения.

Таблица 10

Амплитуда географической изменчивости структурных признаков сосны обыкновенной в уральской части ее ареала от 52° до 64° с. ш.

Признак	Кол-во изученных популяций	C, %
Размер апофиза . . . . .	8	7,4
Протяженность грубой коры . . . . .	8	8,3
Длина шишек . . . . .	9	8,6
Величина отношения H/D . . . . .	8	9,6
Вес семян . . . . .	9	11,2
Длина 1-летней ростовой хвои . . . . .	9	17,8
Высота ствола (H) . . . . .	8	21,3
Диаметр ствола (D) . . . . .	8	22,1
Протяженность кроны . . . . .	8	24,3
Вес шишек . . . . .	9	26,9
Кол-во семян в шишке . . . . .	8	48,7

чаемого признака. Такие признаки, как величина отношения высоты дерева к его диаметру, относительная протяженность (% от высоты ствола) грубой темной коры, длина шишек, вес семян и размер апофиза шишек, варьируют на низком уровне (C=7,4—11,2). Длина хвои имеет средний показатель изменчивости (C=17,8%). Высота ствола, диаметр его и относительная протяженность кроны также варьируют на среднем уровне, но несколько сильнее, чем два предыдущих признака (21,3—24,3%). Такой показатель, как вес шишек, имеет, в соответствии с правилом Шмальгаузена, повышенный уровень изменчивости (C=26,9%). И, на-



конец, наибольшей вариабильностью ( $C=48,7\%$ ) отличается показатель, характеризующий количество семян в шишке. Таким образом, различные структурные признаки неодинаково реагируют на смену природно-климатических районов. Если высота ствола, диаметр его, протяженность кроны, вес шишек, содержание семян в шишках подвержены заметной географической изменчивости, то размер апофиза шишек, протяженность грубой коры, длина шишек, вес семян, форма ствола ( $H/D$ ), вероятно, мало связаны с географической сменой природных факторов. Длина хвои занимает промежуточное положение. Конечно, этим данным нельзя придавать абсолютное значение. Величина коэффициентов вариации будет, по-видимому, сильно изменяться в зависимости от

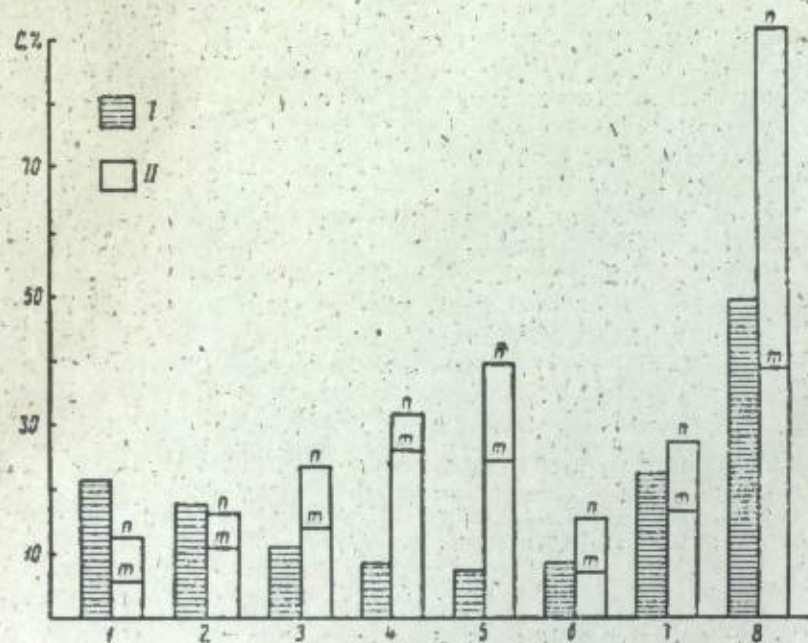


Рис. 8. Соотношение амплитуды географической и внутрипопуляционной изменчивости ( $C$ , %) структурных признаков у сосны обыкновенной. I — высота ствола; 2 — длина ростовой хвои; 3 — вес семян; 4 — протяженность грубой коры; 5 — размеры апофиза; 6 — длина шишки; 7 — диаметр ствола; 8 — количество семян в шишке. I — амплитуда географической изменчивости, II — то же, внутрипопуляционной. Для внутрипопуляционной изменчивости даны значения  $C$ , % каждого признака: минимальное (m) и максимальное (n).

подключения в ряд распределения новых популяций или исключения некоторых из взятых нами. Кроме того, имеет значение тот факт, что мы использовали для расчета довольно случайный набор популяций, разбросанных по территории, да и количество их невелико. В связи с этим абсолютные показатели коэффициентов вариации гораздо менее точны, чем такие же показатели для изменчивости в пределах той или иной популяции. Поэтому наши данные следует рассматривать лишь в связи с их относительной величиной, в сравнительном плане. Здесь они уже дают достаточную точность.

Проведем сравнение показателей (табл. 10) с величинами, характеризующими амплитуду изменчивости внутри отдельных популяций (табл. 11, рис. 8). Здесь наблюдается очень интересная картина и становятся более отчетливыми некоторые закономерности изменчивости признаков у сосны. Все одиннадцать признаков можно разделить на три

группы в зависимости от соотношения величины коэффициентов вариации при географической и при внутрипопуляционной изменчивости.

К первой группе относятся признаки, у которых коэффициент вариации географической изменчивости выше, чем внутрипопуляционной, во второй — признаки с противоположным соотношением величины коэффициентов. Третью группу образуют признаки, размах варьирования которых при географическом распределении примерно равен амплитуде внутрипопуляционной изменчивости. Таким образом, признаки очень неоднородны в отношении их способности к дифференциации. Одни проявляют наиболее сильное варьирование в географическом плане, другие наоборот, в пределах популяции, а крупные природно-климатические (географические) смены условий существования на них оказывают мало влияния. Некоторые признаки одинаково изменчивы и в зависимости от географической среды, и в пределах популяции.

К первой группе относятся следующие признаки: высота ствола, длина хвои. Наибольшим превышением географической амплитуды характеризуется высота ствола. Коэффициент вариации географической изменчивости этого признака превышает таковой для внутрипопуляционной изменчивости в 2—4 раза. Данный показатель наиболее четко отражает воздействие географического фактора на растение. Другой признак той же группы — длина хвои — имеет несколько меньшее, хотя и очень ясно заметное превышение географической амплитуды над внутрипопуляционной. Это является следствием несколько более высокого варьирования данного признака в пределах популяции ( $C=11,0-16,1\%$ ), чем высоты ствола ( $C=5,8-12,4\%$ ).

Во вторую группу включаются: отношение  $H/D$ , протяженность грубой коры, вес семян и размер апофиза. Превышение внутрипопуляционной амплитуды над географической во всех случаях очень заметно. Первый признак отличается несколько повышенной индивидуальной внутрипопуляционной изменчивостью за счет значительной дифференциации особей в дровостое по классам роста. Известно, что величина отношения  $H/D$  («относительная высота») больше у деревьев III—IV классов Крафта и меньше у деревьев II и, особенно, I классов. По нашим данным, в Куровском лесхозе Московской области в насаждениях IV класса возраста величина  $H/D$  составляла: у деревьев V—IV классов Крафта 105—115; у III класса 90—115; у II 70—110; у I 50—85. Влияют, конечно, и другие причины. Все это и вызывает наличие дифференциации особей по указанным признакам, причем уровень изменчивости колеблется от среднего до повышенного. При сравнении разных популяций такой дифференциации не наблюдается, и географическая амплитуда признака снижается. Особого внимания заслуживают три других показателя: протяженность грубой коры, размер апофиза шишек и вес семян. Они имеют весьма высокую индивидуальную изменчивость. Как мы уже отмечали ранее (Мамаев, 1965), высота поднятия по стволу грубой коры имеет некоторую связь с классом роста дерева, но индивидуальность также играет очень большую роль. Для величины апофизов мы не смогли обнаружить какую-либо зависимость от факторов среды, роста дерева и т. д. Этот признак имеет ярко выраженную генотипическую приуроченность. В итоге и размер апофиза, и протяженность грубой коры, показывая резкую изменчивость внутри популяции, слабо реагируют по амплитуде варьирования на географическую смену природно-климатических условий. Большой индивидуальной изменчивостью, определяемой в значительной степени генетическими особенностями, обладает и вес семян. Конечно, это еще не говорит о том, что вообще данные признаки не зависят от условий колебания факторов среды. Мы всюду рассматриваем

пока лишь динамику амплитуды изменчивости, а не характеристику самих признаков. Но это знание амплитуды варьирования позволяет более правильно оценивать и роль природных факторов в трансформации признаков.

Теперь анализируем признаки третьей группы. У них величина амплитуды географической изменчивости не выходит за пределы крайних значений внутривидовой изменчивости. К этой группе относятся: диаметр ствола и протяженность кроны, длина и вес шишек, количество семян в шишке. Примечательно, что при рассмотрении коэффициентов вариации только в географическом аспекте (см. табл. 10) большинство из этих признаков (за исключением длины шишек) можно отнести к заметно реагирующим на изменение природно-климатических условий. Значение коэффициента вариации у них достигает 22,1—48,7%, что превышает величину коэффициента таких географически обусловленных признаков, как высота ствола и размер хвои. При этом, безусловно, не следует забывать, что изменчивость весовой характеристики, согласно правилу Шмальгаузена, всегда выше, чем линейной.

Можно сделать вывод о том, что признаки третьей группы одинаково вариабильны и в пределах одного биотопа, и в масштабе всей обширной изученной части ареала сосны.

Таким образом:

1. Амплитуда географической изменчивости структурных признаков сосны в уральской части ее ареала весьма разнообразна и зависит от характера признака. Коэффициент вариации колеблется от 7—8 до 48,7%. Это обуславливается тем, что одни признаки подвержены значительной географической изменчивости, другие — стабильны и почти не зависят от местоположения района произрастания сосны.

2. При сравнении амплитуды географической (межпопуляционной) изменчивости с внутривидовой видно, что соотношение степени варьирования признаков этих двух форм изменчивости может быть различным в зависимости от особенностей признака. Изучение этого соотношения позволяет вычлнить преобладающее влияние на динамику того или иного признака условий макро- или микросреды и генетических причин.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение показателей, характеризующих амплитуду изменчивости признаков древесных растений, позволяет сделать интересные выводы. К сожалению, накопленный материал пока еще невелик, да и попыток его анализа для биологических целей не было. Оценку изменчивости проводили, главным образом, специалисты в области лесной таксации. В связи с этим наше исследование носит, в известной степени, предварительный характер синтеза разнородных данных различных авторов и основывается, главным образом, на анализе собственных наблюдений.

Одним из важных выводов, полученных при рассмотрении изложенного материала, является установление факта значительной индивидуальности признаков по свойственной им амплитуде изменчивости в пределах популяции (выраженной в относительной величине  $C, \%$ ) и стабильности этой амплитуды в разных условиях. Вообще, наличие неодинаковой степени изменчивости разных признаков живых организмов хорошо известно еще со времени Дарвина. Однако исследователи-ботаники зачастую ограничивались лишь принципиальным установлением этого факта, не указывая амплитуды изменчивости в сравнительных показателях с использованием коэффициента вариации. Это и не дало им возможности

проследить за колебанием величины амплитуды у разных видов растений и при различных условиях. Исключения представляют многочисленные работы с культурными растениями — пшеницей, рожью, чечевицей и другими видами, проведенные в 20—30-е годы текущего столетия. Однако их результаты трудно перенести на популяции дикорастущих видов, характеризующихся иными закономерностями изменчивости. Для дикорастущих, особенно древесных видов, исследований проведено немного.

Итак, амплитуда изменчивости — величина довольно постоянная для того или иного признака, и ее размер обычно примерно одинаков у разных видов одной группы (хотя исключения довольно часты) и в различных частях ареала того или другого вида. Это, конечно, не говорит о том, что не бывает заметных колебаний коэффициента вариации. Наоборот, они всегда существуют уже в силу статистических закономерностей, присущих изучаемому явлению. Элемент случайности здесь играет весьма заметную роль. Однако наличие общей тенденции колебания размеров амплитуды изменчивости признаков, на наш взгляд, можно считать неоспоримым.

Далее. Амплитуда колебания значения признаков в пределах одного организма, или, как мы предлагаем называть ее, амплитуда эндогенной изменчивости, весьма близка к варьированию в популяции. Индивидуум в этом отношении представляет как бы целую популяцию, в которой наблюдается такой же размах колебания значений признаков, как и в истинной популяции.

Это свидетельствует о том, что природа создала для каждого признака определенные пределы размаха его вариабильности. В каждом случае, будь это отдельная популяция или отдельный организм, величины, характеризующие определенный признак, размещаются вокруг среднего значения примерно в одном и том же порядке, несмотря на существенные различия в природно-климатических условиях, в которых размещаются опытные участки, и на различия между сообществом организмов, которое представляет собою популяция, и отдельным организмом. Оговоримся, что сравниваемые совокупности всегда должны быть одновозрастны. Различие в возрасте, вероятно, накладывает свой отпечаток на степень изменчивости признаков.

Абсолютная величина признака, конечно, непрерывно меняется в зависимости от различных внешних и внутренних факторов. Остается стабильной именно относительная величина изменчивости, выраженная коэффициентом вариации, т. е. то, что мы называем амплитудой изменчивости. Эта амплитуда изменчивости не является резко видоспецифичной и относительно стабильна у разных видов растений. В то же время она «признаково специфична». Этот факт заслуживает специального изучения.

Система, обеспечивающая стабильность амплитуды изменчивости, действует при наличии трех условий: а) относительной однородности изучаемой совокупности особей, когда отсутствуют резкие смены экологической обстановки (например, когда внутри этой совокупности нет мозаичного распределения болот и возвышенностей и т. д.); б) относительно оптимальных условий для существования данной популяции; в) сложившейся местной дикорастущей популяции.

Эта система, по-видимому, не действует при большой мозаичности экотопа, в экстремальных условиях среды и во вновь образующейся популяции.

Все описанные закономерности установлены на основе изучения, главным образом, структурных признаков. В отношении признаков функциональных и качественных данных меньше. Есть основание предпола-

гать, что и эти признаки подчиняются некоторым из установленных закономерностей, в частности они, по-видимому, также обнаруживают свойство сохранять более или менее определенную величину амплитуды изменчивости. Это было изучено на примере содержания общей воды в листьях (у барбариса и лещины амплитуда изменчивости оказалась очень сходной) и активности ферментов в листьях.

В группе структурных и в группе функциональных и качественных показателей растений имеются признаки, варьирующие на всех уровнях изменчивости. Чаще преобладает средний уровень ( $C=15-25\%$ ), но для функциональных признаков, отличающихся высокой лабильностью, более характерен повышенный ( $26-35\%$ ) и высокий ( $35-50\%$ ) уровень изменчивости. В пределах группы степень изменчивости того или иного признака зависит от его значения для жизни вида. Как известно, Дарвин еще в 1844 г. утверждал, что «по-видимому, всего больше подвергаются изменению менее важные части организации» (Дарвин, Соч., т. 3, стр. 127). Однако здесь еще много неясного. Например, такой важный признак, как количество полнозернистых семян в шишке, очень изменчив. Коэффициент вариации достигает значения  $38-90\%$  (для сосны обыкновенной), т. е. очень высок. В известной степени это объясняется и тем, что существует зависимость между величиной амплитуды изменчивости и размерностью признака. Структурные показатели, характеризующие количество органов, клеток и т. д., отличаются повышенным уровнем изменчивости.

Характерно, что содержание минеральных элементов и других веществ в тканях плодовых образований колеблется обычно сильнее, чем в тканях листьев или хвои. Данное обстоятельство говорит о необходимости стабилизации химического состава фотосинтезирующих органов и о меньшем значении этого процесса для органов плода.

Нужно помнить, конечно, что мы подвергали анализу не сами семена, а лишь ткани шишек и околоплодники. Анализ структурной изменчивости такого важного генеративного признака, как пыльцевые зерна сосны, показал очень низкую амплитуду варьирования; невысокой изменчивостью характеризуется и длина семян многих видов растений. Вполне вероятно, что и качественная изменчивость этих органов будет ниже, чем у шишек или плодов.

Несмотря на значительную стабильность амплитуды изменчивости, величина ее, конечно, в целом ряде случаев может подвергаться значительным колебаниям. С одной стороны, как уже сказано, здесь влияют чисто случайные моменты. С другой, оказывают, очевидно, воздействие другие факторы: генетический состав популяции, структура древостоя, возраст деревьев, почвенное питание, погодно-климатические условия и т. д. Для различных признаков и разных видов растений роль этих факторов неодинакова, отдельные признаки сильно реагируют на определенную констелляцию факторов. Пока этот вопрос еще слабо изучен. Для функциональных признаков большое значение, например, имеет период времени, когда производится изучение амплитуды изменчивости. Так, энергия прироста колеблется более сильно на начальном этапе роста, затем варьирование ослабляется и в конце снова усиливается. Энергия прорастания семян более изменчива также в первоначальный период. Для большинства структурных признаков фактор времени менее важен.

Исследования показывают, что признаки очень сильно дифференцированы по соотношению степени их изменчивости в пределах популяции и в географическом (межпопуляционном) аспекте. Значения амплитуды признаков рассматриваемых форм изменчивости не совпадают. Учитывая это обстоятельство, можно выделить три группы признаков:

1. Признаки, у которых географическая изменчивость выше внутрипопуляционной ( $C_r > C_n$ ).
2. Признаки, у которых внутрипопуляционная изменчивость выше географической ( $C_r < C_n$ ).
3. Признаки, имеющие географическую и внутрипопуляционную изменчивость примерно одинакового уровня ( $C_r = C_n$ ).

Это обстоятельство, на наш взгляд, дает в руки исследователя способ, с помощью которого можно лучше распознать зависимость динамики признака от внешней среды или генетических причин.

Кстати, изучение соотношения величины амплитуды разнокачественности и амплитуды изменчивости того или иного признака у определенного вида позволяет высказать предположение о том, что такого рода исследование, вероятно, может оказаться бесполезным при разработке метода оценки степени сбалансированности популяции.

Получение данных о величине амплитуды изменчивости того или другого признака крайне важно в сугубо практических целях. Мы уже отмечали, что при селекционных и ботанико-систематических исследованиях необходимо знать степень варьирования изучаемого признака, с тем чтобы иметь представление о нужном количестве модельных экземпляров или образцов. Как известно, ориентировочный расчет этого количества можно произвести по формуле

$$n = \frac{C^2}{p^2},$$

где  $n$  — количество образцов,  $C$  — коэффициент вариации,  $p$  — точность наблюдений. Пользуясь формулой, очень легко рассчитать, какое количество образцов листьев, побегов, семян и т. д. следует взять при заданной точности опыта. Но не менее важно, конечно, и представление о степени изменчивости признака для оценки его селекционного и таксономического значения.

И. И. Шмальгаузен (1935) отмечал, что коэффициент вариации линейных размеров признака всегда меньше коэффициента весовой характеристики этого же признака. Он указывал, что при одинаковой относительной точности измерений вариационный коэффициент для весовых величин теоретически должен быть в три раза больше, чем для линейных. А. В. Яблоков (1966) в дополнение к этому замечает, что такая зависимость справедлива лишь для геометрически правильных тел и не может в точности отражать положение, складывающееся при изучении различных морфологических признаков животных. Мы также не получили теоретически вероятного отношения коэффициента вариации 1:3. Так, для веса шишек оно колеблется от 1:2 до 1:3. Возможно, что для других органов величина отношения будет меняться в зависимости от их геометрической формы, удельного веса и других причин.

Дальнейшие исследования помогут уточнить высказанные в статье положения и выявить новые закономерности динамики амплитуды изменчивости признаков древесных растений.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Анализ растений и проблемы удобрений. М., «Колос», 1964.  
Берг Р. Л. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка. — Бот. ж., 1956, т. 43, № 1.  
Берг Р. Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор. Применение математических методов в биологии. Л., Изд-во ЛГУ, 1964.  
Бурдэ Н. Л. Исследование химического состава древесины некоторых пород, произрастающих на Урале. (Автореф. канд. дисс.) Свердловск, 1962.  
Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Сельское и лесное хозяйство, 1921, № 1—3.

- Вавилов Н. И. Закономерности в изменчивости растений. — Селекция и семеноводство в СССР. М., «Новая деревня», 1924.
- Вавилов Н. И. Линнейский вид как система. М.—Л., Сельхозгиз, 1931.
- Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции. М.—Л., Сельхозгиз, 1935.
- Васильев Б. И. Географическая изменчивость мягких пшениц. — Изв. Бюро по генетике, 1928, № 6.
- Васильченко И. Т. К вопросу о внутривидовых категориях. Флора и систематика высших растений. — Тр. БИН АН СССР, 1958, сер. 1, вып. 12.
- Войчалъ П. И. Физико-механические свойства семян древесных пород. Сборник работ Архангельского лесотехнического института, 1940, вып. 1.
- Войчалъ П. И. К вопросу о сортировании семян ели и сосны. Сборник научно-исследовательских работ Архангельского лесотехнического института, 1946, вып. 8.
- Годнев Т. Н. и Судник Н. С. О накоплении хлорофилла  $\alpha$  и  $\beta$  в листьях молодых сеянцев яблони. — Физиология растений, 1958, т. 5, вып. 2.
- Губанов Г. Я. К физиологии раскрытия коробочек хлопчатника. — Физиология растений, 1966, т. 13, вып. 5.
- Гусев И. И. Изменчивость линейного прироста ели и связь его с некоторыми таксационными показателями деревьев. — Лесной журнал, 1964, № 1.
- Данилов М. Д. Возрастные изменения древесных и кустарниковых пород. Материалы к познанию закономерностей роста и развития древесных растений. (Докт. дисс., рукопись). Пошкар-Ола, 1952.
- Дарвин Ч. Сочинения, т. 8. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Дворецкий М. Л. Текущий прирост древесины ствола и древостоя. М., «Лесная промышленность», 1964.
- Елисеев Э. И. Биохимические изменения в почках яблони и сливы в зависимости от роста и их развития. Сборник работ аспирантов и молодых научных сотрудников. Л., 1959 (ВИР).
- Железнов Г. К методике определения транспирации у древесной растительности. — Социалистическое лесное хозяйство и агролесомелиорация, 1932, № 1.
- Завадский К. М. К вопросу о дифференциации вида у высших растений. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1957, вып. 4, № 21.
- Завадский К. М. Учение о виде. Л., Изд-во ЛГУ, 1961.
- Захаров В. К. Варьирование таксационных признаков древостоев. — Лесное хозяйство, 1950, № 11.
- Зиганшин Р. А., Семечкин И. В., Луценко М. Е. Строение и особенности таксации Причудымских кедровников. — Пути совершенствования инвентаризации лесов Сибири и Дальнего Востока. М., «Наука», 1965.
- Ирошников А. И. Плодоношение кедров сибирского в Западном Саяне. — Плодоношение кедров сибирского в Восточной Сибири. Тр. Ин-та леса и древесины, 1963, т. 12.
- Кравченко В. И. Размеры и вес надземных и подземных частей деревьев ели в древостоях различной густоты. — Лесной журнал, 1964, № 1.
- Краммер П. и Козловский Т. Физиология древесных растений. М., Гослесбумиздат, 1963.
- Кобранов Н. П. Материалы по исследованию биологии плодоношения искусственно разведенных в степных лесах древесных пород. — Зап. с.-х. ин-та, 1922, т. 4.
- Кулцов А. И. Важнейшие итоги и перспективы в области сортоизучения масличных полевых культур. — Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, сер. 9, 1932, № 1.
- Левин В. И. Результат исследования динамики сосновых насаждений Архангельской области. Архангельское книжное изд-во, 1959.
- Лепин Т. Г. Географическая изменчивость персидских пшениц. — Изв. Бюро по генетике и евгенике, 1927, № 5.
- Лепин Т. Г. Изменчивость количественных признаков у твердых пшениц. — Известия Бюро по генетике, 1928, № 6.
- Луганский Н. А. Внутривидовая изменчивость кедров сибирского (*Pinus sibirica* Maug.) на Среднем Урале и ее использование в лесохозяйственной практике. (Канд. дисс., рукопись). Свердловск, 1962.
- Любименко В. Н. О количестве хлорофилла у растений различных географических широт. — Тр. СПб общества естествоиспытателей, 1914, 45, вып. 1.
- Мамаев С. А. Грубокорая сосна в лесах Пермской области. География и динамика растительного покрова. — Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1965, вып. 42.
- Мамаев С. А. Фенологическая изменчивость сеянцев сосны обыкновенной и ее связь с географическим происхождением и индивидуальными особенностями растений. — Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР, 1968а, вып. 60.

- Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. 1. Формы изменчивости. — Там же, 1968б.
- Мамаев С. А. Уровни изменчивости анатомо-морфологических признаков сосны и их колебание в различных природно-климатических зонах. — Зап. Свердловск. отд. ВБО, 1969, вып. 5.
- Махнев А. К. Индивидуальная изменчивость березы Припышминских боров Зауралья. (Канд. дисс., рукопись). Свердловск, 1965.
- Майстер Г. К. и Мамонтова В. Н. Изменчивость количественных признаков у чистых линий яровой пшеницы. Саратов, 1927.
- Мишуков Н. П. Изменчивость сосны обыкновенной в Приобских борах Новосибирской области и ее значение для лесного семеноводства. (Канд. дисс., рукопись). Свердловск, 1966.
- Некрасов М. С. Селекционно-лесоводственные и технические особенности ели сибирской на Среднем Урале. (Канд. дисс., рукопись). Свердловск, 1966.
- Никольский Г. В. Об изменчивости организмов. — Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 4; 1958, т. 37, вып. 7.
- Онучин В. С. О некоторых морфологических признаках лиственницы сибирской, произрастающей в Туве. — Лиственница. (Сборник статей). Изд. Сиб. технологич. ин-та. 29. Красноярск, 1962.
- Петров С. А. Биологические основы организации лесосеменного хозяйства в степных борах Северного Казахстана. (Автореф. канд. дисс.). Алма-Ата, 1962.
- Правдин Л. Ф. и Ирошников А. И. Определение урожая шишек в кедровниках по среднему дереву в древостое. Плодоношение кедров сибирского в Восточной Сибири. — Тр. Ин-та леса и древесины, 1963, т. 12.
- Пугач Е. В. Индивидуальная изменчивость лиственницы Сукачева на Урале. (Канд. дисс., рукопись). Свердловск, 1964.
- Раскатов П. Б. К познанию транспирации древесных и кустарниковых пород в зимний период. — Науч. зап. Воронеж. лесохозяйств. ин-та, 1939, т. 5.
- Риль Т. Р. Отбор, размножение и использование в озеленении некоторых деревьев и кустарников местной флоры на Среднем Урале. (Канд. дисс., рукопись). Свердловск, 1966.
- Розанова М. А. Изменчивость вегетативных и генеративных признаков у *Anthoxanthum odoratum*. — Изв. Глав. бот. сада, 1926, т. 25, вып. 3.
- Рубин С. С. Удобрение плодовых и ягодных культур. М., Сельхозгиз, 1958.
- Савина А. В. Физиологическое обоснование рубок ухода. М.—Л., «Лесная промышленность», 1961.
- Синская Е. Н. К познанию видов в их динамике. — Тр. прикл. бот. ген. сел., 1931, т. 25, вып. 2.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М.—Л., ОГИЗ — Сельхозгиз, 1948.
- Синская Е. Н. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений. — Проблема популяций у высших растений. Л., Сельхозиздат, 1963.
- Смольская Е. Н. Содержание хлорофилла в листьях и хвое в зависимости от расположения их в кроне дерева. — Экспериментальная ботаника. Минск, Ин-т биологии АН БССР, 1962.
- Страна И. Г. Общее семеноведение полевых культур. М., «Колос», 1966.
- Тахтаджян А. Л. Теоретическое и практическое значение систематики растений и пути ее развития. — Ж. общей биологии, 1965, № 1.
- Терентьев П. В. Изменчивость раковины *Limnaea (Limnus) stagnalis* из окрестностей г. Чердыни. — Рус. гидр. ж., 1928, т. 7, № 3—4.
- Терентьев П. В. Изменчивость раковины большого прудовика. — Тр. Ленинград. о-ва естеств., 1961, т. 22, вып. 1.
- Технерядов А. В. Об изменчивости некоторых свойств древесины сосны и ели. — Научно-практическая конференция по вопросам интенсификации лесного хозяйства в Казахстане. Алма-Ата, «Кайнар», 1965.
- Туркевич Н. В. Изменчивость семян и сеянцев древесных пород в зависимости от яркости. (Автореф. канд. дисс.). Киев, 1954.
- Филиппенко Ю. А. Изменчивость количественных признаков у мягких пшениц. — Изв. Бюро по генетике и евгенике, 1926, № 4.
- Филиппенко Ю. А. Генетика мягких пшениц. М.—Л., Огиз — Сельхозгиз, 1934.
- Хлоп М. Л. Изменчивость количественных признаков у яровой пшеницы и ее значение в селекции. — Соц. растениеводство, сер. А, 1935, № 16.
- Шварц С. С. Опыт экологического анализа некоторых морфофизиологических признаков наземных позвоночных. (Автореф. докт. дисс.). Л., 1953.
- Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. — Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1959, вып. 11.
- Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. — Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1960, вып. 21.
- Шмальгаузен И. И. Определения основных понятий и методика исследования роста. — Рост животных. М., Биомедгиз, 1935.

- Шмидт В. М. Применение биометрического метода исследований в ботанической систематике (на примере видов *Odontites Zinn.*). (Канд. дисс., рукопись). Л., 1963.
- Щупляков Ю. И. О подборе древостоев саксаула одного естественного ряда. — Научно-производственная конференция по вопросам интенсификации лесного хозяйства в Казахстане. Алма-Ата, «Кайнар», 1965.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М., «Наука», 1966.
- Bader R. S. Variability and evolutionary rate in the Oreodonts. — *Evolution*, 1955, v. 9.
- Denkert D. E. Die untraindividuelle, fluktuierende Variabilität. — *Bot. Abhandlungen*, 1926, H. 9.
- King H. D. The growth and variability in the weight of the Norway rat. — *Anat. Rec.*, 1923, v. 25, № 2.
- Leyton L. a. Armson K. A. Mineral composition of the foliage in relation to the growth of Scots pine. — *Forest Sci.*, 1955, № 1.
- Lundegordh H. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena, 1957.
- Lupe J. Z., Lazarescu C. Cercetari biometrice asupra semintelor de *Fraxinus excelsior* L. — *Studii si cercetari Acad. RPR., Ser. biol. veget.* 1962, Bd 14, № 1.
- Ovington J. D. The volatile matter, organic carbon and nitrogen contents of tree species grown in close stands. — *New Phytologist*, 1960, Bd 56, № 1.
- Parker J. The cut-leaf method and estimations of diurnal trends in transpiration from different heights and sides of an oak and a pine. — *Bot. Gaz.*, 1957, Bd 119, № 2.
- Roemer Th. Die Bedeutung des Gesetzes der Parallelvariationen für die Pflanzenzüchtung. — *Nova Acta Leopoldina. Neue Folge*, 1936, Bd 4, № 23.
- Sauber F., Härtel O. Pflanze und Strahlung. Leipzig, 1959.
- Seybold A. u. Egle K. Lichtfeld und Blattfarbstoffe. — *Planta*, 1937, Bd 26.
- Sokal R. R. a. Sneath P.H.A. Principles of numerical taxonomy, 1963.
- Strebel O. Nadelanalytische Untersuchungen an Fichten — Altbeständen sehr guter Wuchslleistung im bayerischen Alpenvorland. — *Forstwiss. Cbl.*, 1961, № 11—12.
- Sumner F. B. Linear and colorimetric measurements of small mammals. — *J. Mammal.*, 1927, v. 8.
- Wallihan E. F. Chemical composition of leaves in different parts of sugar maple trees. — *J. Forestry*, 1944, Bd 42.
- Wendel K. Über die Veränderungen der Lichtkeit des Chlorophyllgehaltes einiger Pflanzen im Ablauf eines Tages. — *Protoplasma*, 1957, Bd 48.
- White D. P. Variation in the N, P and K contents of pine needles with season, crown position and sample treatment. — *Soil. Sci. Soc. Am. Proc.*, 1954, v. 18.
- Zederbauer E. Variationsrichtungen der Nadelhölzer. *Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Abt. I*, 1907, Bd 114, (Wien).
- Zederbauer E. Die parallelen Variationen der gärtnerischen Kulturpflanzen. *Festschrift der österr. Gartenbaugesellschaft 1827—1927*. Wien, 1927.

А. К. МАХНЕВ

О ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ  
ИЗМЕНЧИВОСТИ И МОРФОГЕНЕЗЕ ЛИСТЬЕВ *BETULA*  
*VERRUCOSA* EHRLH. И *BETULA PUBESCENS* EHRLH.  
НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Известно, что на Среднем Урале и прилегающих районах широко распространены два вида березы: бородавчатая (*Betula verrucosa* Ehrh.) и пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.). Об этом сообщают В. С. Говорухин (1937), Н. А. Коновалов (1951), С. А. Мамаев (1965), К. К. Полуяхтов (1958), М. Е. Ткаченко (1943). Оба вида часто произрастают совместно, смешиваясь в различных соотношениях.

В настоящее время внутрипопуляционная и географическая изменчивость берез на Урале изучена слабо. Между тем необходимость такой работы вполне очевидна как в теоретическом, так и в практическом отношении. В частности, биометрическое изучение вегетативных и генеративных органов, установление корреляций между отдельными признаками и изучение экологических особенностей указанных видов березы помогут изучить структуру отдельных популяций, выделить наиболее перспективные формы и в определенной степени решить вопрос о формообразовательных процессах. Последний вопрос очень сложен и далек от окончательного решения, на что обращали внимание В. Lindquist (1947), Р. Н. Woodworth (1931) и другие авторы. Довольно распространена точка зрения, согласно которой различные совместно произрастающие или имеющие соприкасающиеся ареалы виды березы скрещиваются и дают многочисленные промежуточные формы, причем некоторые из них классифицируются как виды. Эта мысль в той или иной степени разделяется В. Н. Сукачевым (1938), М. Г. Поповым (1957), И. Д. Юркевичем и В. С. Гельтманом (1956), Э. Регелем (1861), а Gunnarsson (1925) считает, что единственный путь видообразования в роде *Betula* L. заключается в гибридизации с последующей изоляцией. А. Helms и С. А. Jörgensen рассматривают полиморфизм березы как следствие гибридизации.

Р. Н. Woodworth (1931) высказывает предположение, что видообразование в роде *Betula* L. происходит благодаря изменениям в структуре хромосом и их числе; мутации генов и другие структурные изменения в пределах отдельных хромосом могут дополняться гибридизацией между разновидностями. Другой путь видообразования у *Betula* он видит в эффекте удвоения хромосом в чистых линиях (автополиплодия) или в комбинации хромосом из различных видов (аллополиплодия).

В. Lindquist (1947), опираясь на результаты морфологических и цитологических исследований, установил, что амплитуда изменчивости при-

знаков у этих берез значительно больше, чем предполагал I. G. Gunnarsson и другие исследователи, а то, что последние рассматривали как гибриды, фактически является лишь результатом изменчивости в пределах вида. Предполагаемые гибриды на самом деле довольно редки. Эта точка зрения разделяется Джонсоном (Johnsson, 1945) и J. Jentys-Szaferova (1950), которая, говоря о наличии промежуточных по форме листьев в местах соприкосновения двух или больше видов березы, предполагает, что это могут быть не гибриды, а смесь очень близких типов, которые образовались в результате конвергенции.

Изменчивость берез пушистой и бородавчатой по некоторым, важным в таксономическом отношении, признакам изучена сравнительно хорошо, особенно в европейской части их ареала. В частности, достаточно много внимания уделено исследованию, выделению и описанию форм березы, отличающихся строением и цветом коры, и нахождению корреляций между типом коры и другими признаками (Гроздова, 1957; Ильин, 1960; Махнев, 1965; Мегалинский, 1950; Ткаченко, 1943; Gardiner, 1958; Lehonkoski, 1940; Lindquist, 1948; Schröck и Scholz, 1953; Vaclav, 1963; и др.). В большинстве случаев в этих исследованиях не ставилась цель определить таксономический ранг той или другой формы. Установлено, что от основного типа резко отличается так называемая «чернокорая» береза, о наличии которой в лесной и лесостепной зоне Западной Сибири сообщает Г. В. Крылов (1961), причем она рассматривается как разновидность березы пушистой (var. *sibacademika* Vagan). На западе, в Тарнопольской области, Б. В. Заваруха (1960) нашел соответствующий тип коры у березы бородавчатой.

Слабо изучена изменчивость берез пушистой и бородавчатой по генеративным органам. Lindquist (1947) справедливо отметил, что описания и рисунки этих органов иллюстрируют лишь их «типичную» среднюю форму и не дают представления об их изменчивости. Вместе с тем он показал, что изменчивость генеративных органов сильно выражена, хотя амплитуду изменчивости он, по-видимому, не определял.

Изменчивость листьев, как правило, рассматривается систематиками, так как это один из наиболее удобных таксономически важных признаков. У березы пушистой и бородавчатой найден ряд разновидностей и типов, имеющих характерную форму листьев. В частности, Г. В. Крылов (1961) отмечает, что в лесной зоне Западной Сибири широко распространена «ромболистная» разновидность (var. *vulgaris* Winkl.) березы бородавчатой, а в лесостепной — «усеченнолистная» (var. *truncata* Kryl.). Линдквист (1947) называет по типу листьев 5 форм у березы бородавчатой, а именно: 1) *f. truncata* (Kryl.) Lindq. nov. f., упомянутая выше как разновидность, листья яйцевидные с усеченным основанием; 2) *f. cuneata* Schn., листья ромбические с клиновидным основанием, характерна для Центральной Европы и юга Швеции; 3) *f. subcordata* Lindg. nov. f., листья сердцевидно-яйцевидные, или сердцевидные, часто просто зубчатые, встречается в Швеции; 4) *f. dalecarlica* (L.fil.) Schn., листья ромбовидные или ромбовидно-яйцевидные, встречается очень редко в Швеции; к этой же серии В. Lindquist относит *f. lobulata* Reg. и *f. dentata*, с сильно надрезанными листьями; 5) *f. denticulata* Schn. со слабо надрезанными листьями. У березы пушистой В. Н. Сукачев (1914) выделяет две разновидности с характерной формой листьев: 1) var. *ovalifolia* Sukacz., листья яйцевидные, коротко заостренные, с закрученным или чуть сердцевидным основанием; 2) var. *rhombifolia* (Taush.) Sukacz., листья ромбовидные, заостренные, при основании ширококлиновидные. По степени опушенности листьев и побегов выделена разновидность (var. *glabra* Fick), у которой они голые или слабо опушены (Флора СССР).

Трудоемкие и тщательные биометрические исследования листьев некоторых видов берез секции *Albae* Rgl., главным образом, березы бородавчатой и пушистой из их европейского ареала, проделаны Нентис-Шаферовой (Jentys-Szaferova, 1949, 1950, 1952). Изучением индивидуальной изменчивости и формового разнообразия она не занималась, ее целью было определить систематический ранг рассматриваемых видов. Однако эти материалы характеризуют особенности отдельных популяций и достаточно полно показывают амплитуду изменчивости листьев по многочисленным признакам и ее закономерности.

#### МЕТОДИКА, ОБЪЕМ РАБОТЫ И РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор материала для биометрических исследований производился со второй половины июля, когда листья и женские сережки вполне сформировались и прекратили свой рост. Материал собран в трех<sup>1</sup> районах южной тайги Среднего Урала, расположенных на одной широте и условно названных Западный, Центральный и Восточный (табл. 1). При этом пер-

Таблица 1  
Краткая климатическая характеристика районов исследования

Показатель	Центральный	Западный
Географические координаты (широта, долгота)	56°16'—56°21' 59°55'—60°15'	56°32'—56°37' 54°37'—54°47'
Высота над ур. м., м	300	160
Среднегодовое количество осадков, мм	500	450
Гидротермический коэффициент	1,6	1,2
Температура, °С:		
среднегодовая	+1,0	+2,0
абсолютный максимум	+36	+38
абсолютный минимум	-47	-46
Продолжительность периода с температурой +5°С и выше, дней	155	165
Средняя продолжительность безморозного периода, дней	98	115
Сумма положительных температур выше 10°С	1600	1975

Примечание. Использованы: «Климатический справочник СССР», вып. 9, Свердловск, Гидрометеониздат, 1946; «Агроклиматический справочник по Свердловской области», Л., Гидрометеониздат, 1962; «Агроклиматический справочник по Пермской области», Л., Гидрометеониздат, 1959.

вый находится на западной, а последний на восточной границе Большого Урала, между ними — Центральный. В каждом районе имеется по два опытных участка, расположенных в крупных лиственных массивах с преобладанием березы и неравноценных в экологическом отношении. Во всех районах образцы ветвей с листьями и женскими сережками собирались с модельных деревьев, количество которых на каждом опытном участке составляет 100—125 шт. Все модельные деревья подробно описаны; отмечается видовая принадлежность, возраст, высота дерева и диаметр на высоте груди, расстояние до первого живого и мертвого сука, диаметр и форма кроны, толщина и цвет сучьев, угол их отхода от ствола, цвет и строение коры, общее состояние и плодоношение дерева. Ветки с листьями и женскими сережками собирались с четырех сторон дерева на половине высоты кроны или несколько выше (но не с верхней части).

<sup>1</sup> В статье приведены данные по двум районам.

Для измерений с каждого дерева взято 4 листа: наиболее крупный, самый мелкий и два средних, все они с коротких, несущих женские сережки побегов. Листья удлиненных однолетних побегов, не говоря уже о листьях пневой поросли и «водяных» побегов, чрезвычайно сильно варьируют по размерам и для сравнительных анализов не годятся (Юркевич и Гельтман, 1956; Lindquist, 1947; Jentys-Szaferova, 1937, 1950). У листьев определялись следующие показатели: длина черешка, мм; длина пластинки листа, мм; ширина пластинки, мм; количество пар жилок второго порядка, шт.; расстояние между первым зубцом и основанием пластинки листа, мм; расстояние между концами второй и третьей от основания жилок, мм; число зубов между концами второй и третьей жилки, шт.; отношение длины пластинки листа к длине черешка; отношение длины пластинки к ее ширине; среднее расстояние между жилками, мм; отношение длины пластинки к расстоянию до первого зубца; удаление наиболее широкой части пластинки от ее основания, мм; угол отклонения второй от основания пластинки жилки, град.; угол основания пластинки, град.; угол вершины, град.; отношение длины пластинки к ее ширине на  $\frac{1}{5}$  ее высоты от основания, количество листьев на коротких побегах, шт. То же изучала Нентис-Шаферова, за исключением предпоследнего. Она относит признаки с первого по седьмой к категории количественных, а остальные (кроме последнего) к категории качественных. Хотя, по-видимому, все признаки следует считать структурными. Результаты измерений обработаны методами вариационной статистики.

По климатическому районированию Б. П. Алисова (1956), Центральный район находится в юго-западной подобласти континентальной лесной западно-сибирской климатической области, а Западный — в северо-восточной подобласти атлантико-континентальной лесной области. В свою очередь, согласно лесорастительному районированию Б. П. Колесникова (1960), Центральный район находится в южно-таежной подзоне. Западный район по ботанико-географическому районированию Башкирской АССР (Определитель растений, 1960) находится на северо-западе темнохвойно-широколиственных лесов Уфимского плато. Климатические условия для лесной растительности, по некоторым показателям, в Центральном районе несколько хуже, чем Западном. Ниже дается описание опытных участков.

Полевской опытный участок Центрального района расположен в Полдневском лесничестве Полевского лесхоза. Рельеф сильно пересеченный, гористый. Участок делится на две части. Одна из них в 20 га располагается в пониженной избыточно увлажненной части, вдоль лесной речки. Насаждение однородное, представлено только березой пушистой и ольхой серой, в подлеске ивы. Средний диаметр насаждения 14 см, высота 14 м, полнота 0,8; производительность IV бонитета. Из трав преобладают осоки, таволга городчатая. Почва травяно-болотная. Почвенный разрез следующий:

- A<sub>1</sub> — 0—9 см. Темно-коричневый, рыхлый, разложившийся торф.
- A<sub>2</sub> — 10—45 см. Темно-коричневый бесструктурный сравнительно плотный, торфянисто-суглинистый влажный.
- B — 46—85 см. Синева-белый, оглеенный тяжелый суглинок со ржаво-красными прослойками и включениями горных пород.
- C — 86 см и глубже. Синева-белая глина со значительными включениями горных пород.

Вторая часть Полевского опытного участка размером 5 га по условиям соответствует Ревдинскому участку. Ревдинский опытный участок Центрального района (рис. 1) располагается в Мариинском лесничестве



Рис. 1. Общий вид Ревдинского опытного участка в Центральном р-не.

Ревдинского лесхоза, занимает верхнюю и среднюю часть склона, экспозиция южная, уклон 10—12°; микрорельеф не выражен. В районе расположения участка местность гористая. Древостой в наиболее повышенной части имеет состав 7Б2Ос1Е (Б — береза бородавчатая). Единично встречается пихта сибирская, лиственница Сукачева, полнота 0,7; тип леса — березняк разнотравный, бонитет II (рис. 2). В подлеске рябина, малина,



Рис. 2. Березняк разнотравный в повышенной части Ревдинского опытного участка.

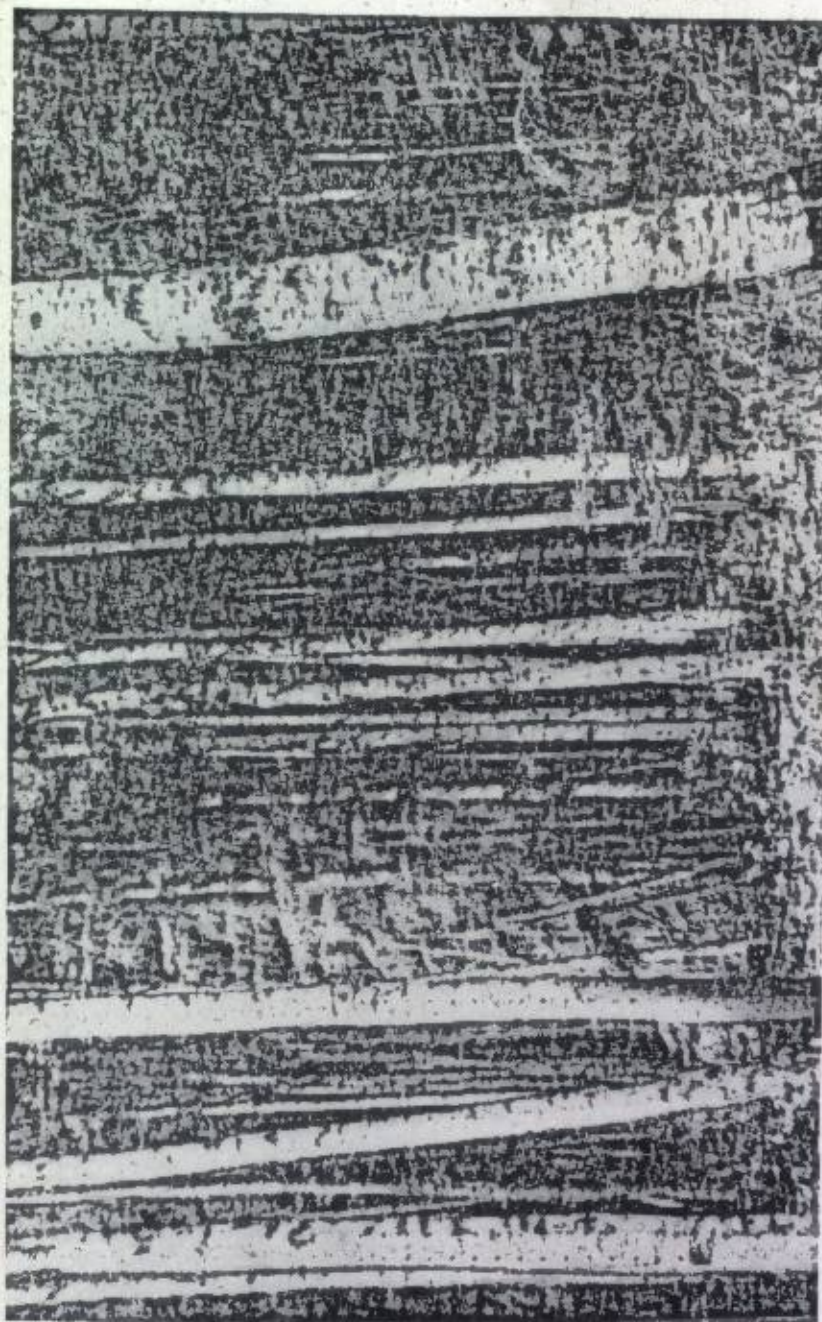


Рис. 3. Березняк кислотно-разнотравный в пониженной части Ревдинского опытного участка.



Таблица 2

## Условия произрастания и характеристика модельных деревьев березы

№	Вид	Условия произрастания	Таксационная характеристика				Плодоношение
			диаметр на высоте 1,3 м, см	высота, м	пространственная площадь кроны, м	диаметр кроны, м	
202	Береза бородавчатая	Насаждение с полнотой 0,8; отенение со всех сторон, местоположение повышенное	28,0	24,5	12,5	4,5	Слабое, только в верхней части кроны
201	Береза пушистая	То же; местоположение несколько повышенное	34,0	23,0	13,5	5,0	То же
204	То же	На опушке небольшой группы деревьев, отенение с северо-востока, местоположение пониженное	29,0	20,0	17,2	7,7	Обильное, срежки по всей кроне
203	То же	Одиноко среди луга, местоположение пониженное	27,0	21,0	19,8	6,8	Исключительно обильное, особенно в верхней части кроны

волчегодник обыкновенный. В травяном покрове преобладают вейник наземный, щитовник мужской и др. Почва горно-дерново-слабоподзолистая. Почвенный разрез следующий:

## Средние размеры и форма листьев в различных частях кроны и

№ признака	Признак	Модель 202				
		Уровень			Среднее значение	
		I	II	III	M	C. %
1	Длина черешка	21,7	20,2	15,2	19,0	17,4
2	Длина листа	51,1	47,1	38,9	45,7	12,9
3	Ширина листа	38,6	36,0	29,8	34,8	14,5
4	Число пар боковых жилок	8	8,2	7,6	7,9	7,9
5	Расстояние до первого зубца	11,7	11,0	10,7	11,1	20,6
6	Расстояние между концами второй и третьей жилок	7,7	6,8	5,8	6,77	16,7
7	Число зубцов между концами второй и третьей жилок	4,4	4,3	3,6	4,1	18,4
8	Отношение длины листа к длине черешка	2,37	2,37	2,59	2,44	12,8
9	Отношение длины листа к ширине	1,33	1,32	1,31	1,32	5,5
10	Среднее расстояние между жилками	6,38	5,73	5,23	5,78	13,2
11	Отношение длины листа к расстоянию до первого зубца	4,53	4,30	3,67	4,17	13,6
12	Удаление наиболее широкой части листа от основания	13,0	13,1	10,7	12,3	17,9
13	Угол ответвления второй жилки	44,6	42,4	43,6	43,5	9,2
14	Угол основания	151,1	147,2	103,4	142,9	8,1
15	Угол вершины	34,5	31,5	34,2	33,4	9,6
16	Отношение длины листа к его ширине на 4/5 от основания	6,06	6,77	6,86	6,56	16,1
17	Количество листьев на коротких побегах	2,0	2,0	2,0	2,0	—

Примечание. Уровни: I — нижняя, II — средняя, III — верхняя часть кроны.

A<sub>0</sub> — 0—2 см. Лесная подстилка из полуразложившихся веточек, листьев, рыхлая, бурого цвета.  
 A<sub>1</sub>A<sub>2</sub> — 3—17 см. Темновато-желтого цвета свежий суглинок.  
 B — 17—70 см. Красновато-бурый тяжелый суглинок со значительными каменными включениями, свежий плотный.  
 C — 70 см и глубже. Глина.

В более пониженной части участка состав древесных пород такой же, но береза бородавчатая встречается единично, уступив место березе пушистой. Полнота достигает 0,8; бонитет II<sub>5</sub>; тип леса — березняк кислично-разнотравный (рис. 3). В подлеске, кроме перечисленных выше видов, появляются роза гололистная и черемуха обыкновенная. В травяном покрове преобладает кислица обыкновенная, хвощ лесной, вейник наземный и др.

Куединский опытный участок Западного района находится в Ошьянском лесничестве Куединского лесхоза, площадь его 50 га, рельеф всхолмленный, местоположение — верхняя и средняя часть склона, экспозиция восточная, общий уклон местности 8—10°, кроме того, участок имеет несколько понижений в виде логов с избыточным увлажнением. Насаждения представлены несколькими типами леса: наиболее повышенные места — ельники и березняки разнотравные I—Ia бонитета, в средней части склона — ельники и березняки кислично-разнотравные и в понижениях — березняки осоково-разнотравные III—IV бонитета. В составе древостоя обычна ель сибирская, пихта сибирская (сравнительно редко), сосна обыкновенная, осина. Береза бородавчатая господствует на повышенных частях, в понижениях, как правило, распространена только береза пушистая. В переходных частях рельефа встречаются оба вида березы. В подлеске обилён бересклет бородавчатый. Кроме того, встре-

Таблица 3

## коэффициенты изменчивости признаков для отдельных деревьев

№ признака	Модель 201					Модель 204					Модель 203				
	Уровень			Среднее значение		Уровень			Среднее значение		Уровень			Среднее значение	
	I	II	III	M	C. %	I	II	III	M	C. %	I	II	III	M	C. %
1	27,8	24,9	20,7	24,5	17,3	17,1	17,2	14,3	16,2	15,1	10,7	11,6	8,5	10,3	23,9
2	57,5	54,9	48,9	53,8	16,4	51,9	47,1	41,9	47,0	13,7	42,7	41,7	27,6	37,3	18,8
3	38,3	37,4	29,3	35,0	23,7	35,8	30,9	26,0	30,9	18,9	33,2	28,1	18,4	26,5	22,7
4	8,1	7,4	6,5	7,33	12,9	7,9	7,5	6,8	7,4	8,5	7,4	7,3	6,2	7,00	10,9
5	12,1	15,2	14,2	13,8	20,4	12,4	12,3	11,1	11,9	13,7	7,9	9,1	7,6	8,2	17,1
6	8,2	7,3	7,0	7,5	20,6	7,9	7,0	5,7	6,9	19,8	6,3	5,3	3,7	5,1	21,1
7	3,5	3,2	2,8	3,2	17,0	3,3	3,0	2,9	3,1	11,6	3,3	2,9	2,5	2,9	17,1
8	2,09	2,22	2,41	2,24	19,6	3,05	2,77	2,97	2,93	13,5	4,14	3,62	3,51	3,76	20,2
9	1,52	1,52	1,67	1,57	10,2	1,43	1,54	1,62	1,53	9,5	1,26	1,42	1,54	1,41	10,6
10	7,37	7,86	7,75	7,66	18,2	6,78	6,64	6,43	6,62	11,3	5,63	5,62	4,23	5,16	15,7
11	4,78	3,64	3,48	3,97	17,7	4,23	3,87	3,79	3,96	10,0	5,56	4,66	3,74	4,65	23,6
12	20,6	21,4	19,2	20,4	17,8	16,0	15,8	14,5	15,4	14,3	14,2	15,1	12,5	13,9	19,8
13	36,9	34,2	34,0	35,0	9,8	38,7	37,4	34,7	36,9	7,7	40,9	38,3	36,4	38,5	9,0
14	111,4	99,3	88,3	99,7	13,5	124,8	110,8	98,7	111,4	13,7	129,6	111,0	88,9	109,8	15,1
15	45,0	49,4	51,0	48,5	19,1	43,2	40,4	44,1	42,6	9,4	43,8	41,1	45,6	43,5	12,8
16	4,24	4,44	4,25	4,31	20,6	5,46	6,11	5,00	5,52	23,7	3,83	4,74	4,31	4,29	19,3
17	3,4	2,5	2,1	2,7	25,2	2,3	2,1	2,1	2,2	18,2	2,6	2,5	2,0	2,4	20,4

Показатели достоверности различия (t) листьев, взятых из различных по высоте частей кроны

№	Признак	Модель 202			Модель 201			Модель 204			Модель 203		
		Сравнимые уровни											
		I-II	II-III	I-III	I-II	II-III	I-III	I-II	II-III	I-III	I-II	II-III	I-III
1	Длина черешка . . . . .	1,2	4,4	6,6	1,8	2,2	3,7	0,1	2,7	2,4	0,8	2,7	2,0
2	Длина листа . . . . .	2,0	3,4	5,4	0,7	1,5	2,4	1,8	2,3	3,9	0,4	6,1	8,7
3	Ширина листа . . . . .	1,4	2,7	4,4	0,2	2,2	3,4	2,1	2,2	4,5	3,1	4,9	8,4
4	Число пар боковых жилок . . . . .	0,8	1,8	1,3	2,0	2,2	5,0	1,6	3,3	4,9	0,3	4,4	4,7
5	Расстояние до первого зубца . . . . .	0,6	0,4	0,7	2,7	0,8	2,0	0,1	1,5	1,7	2,1	2,4	0,5
6	Расстояние между концами второй и третьей жилки . . . . .	1,9	2,5	5,3	1,2	0,4	2,1	1,5	3,3	4,2	2,5	4,0	8,6
7	Число зубцов между концами второй и третьей жилки . . . . .	0,3	2,1	2,5	1,4	1,7	2,7	2,0	1,0	2,2	2,2	2,1	3,5
8	Отношение длины листа к длине черешка . . . . .	0,0	1,2	1,4	0,9	1,3	2,3	1,7	1,0	0,4	1,6	0,3	1,5
9	Отношение длины листа к ширине . . . . .	0,3	0,1	0,5	0,0	1,9	2,7	1,8	1,0	2,9	3,5	1,7	4,2
10	Среднее расстояние между жилками . . . . .	2,6	1,5	3,2	0,7	0,2	1,0	0,4	0,6	0,9	0,1	5,3	6,3
11	Отношение длины листа к расстоянию до первого зубца . . . . .	0,9	4,4	3,3	6,5	1,0	7,0	1,4	0,4	1,7	1,9	2,2	4,0
12	Удаление наиболее широкой части листа от основания . . . . .	0,1	2,3	2,1	0,6	1,6	0,9	0,2	1,7	1,5	0,7	1,9	1,6
13	Угол ответвления второй жилки . . . . .	1,2	0,7	0,5	1,7	0,1	1,9	1,0	3,4	3,4	1,7	1,3	4,2
14	Угол основания . . . . .	0,9	4,2	4,1	2,1	2,3	4,6	2,2	3,2	4,2	4,1	5,1	10,7
15	Угол вершины . . . . .	2,3	1,7	0,2	0,9	0,3	2,3	1,6	1,9	0,5	1,6	1,2	0,5
16	Отношение длины листа к его ширине на 4/5 от основания . . . . .	1,4	0,2	1,4	0,4	0,4	0,1	1,0	2,7	0,7	4,0	0,7	0,9
17	Количество листьев на коротких побегах . . . . .	0,0	0,0	0,0	3,9	2,0	6,8	1,1	0,0	1,1	0,4	3,4	3,7

чаются липа сердцелистная, рябина обыкновенная, роза иглистая, жимолость обыкновенная. Основные представители травянистых растений — вейник наземный, костяника, кислица обыкновенная, чина весенняя и др. Для участка характерна легкосупесчаная свежая дерново-подзолистая почва. В понижениях почва торфяно-болотная. Чайковский опытный участок Западного района расположен в Фокинском лесничестве, в пойме р. Пизь, его протяженность 5 км. Рельеф ров-

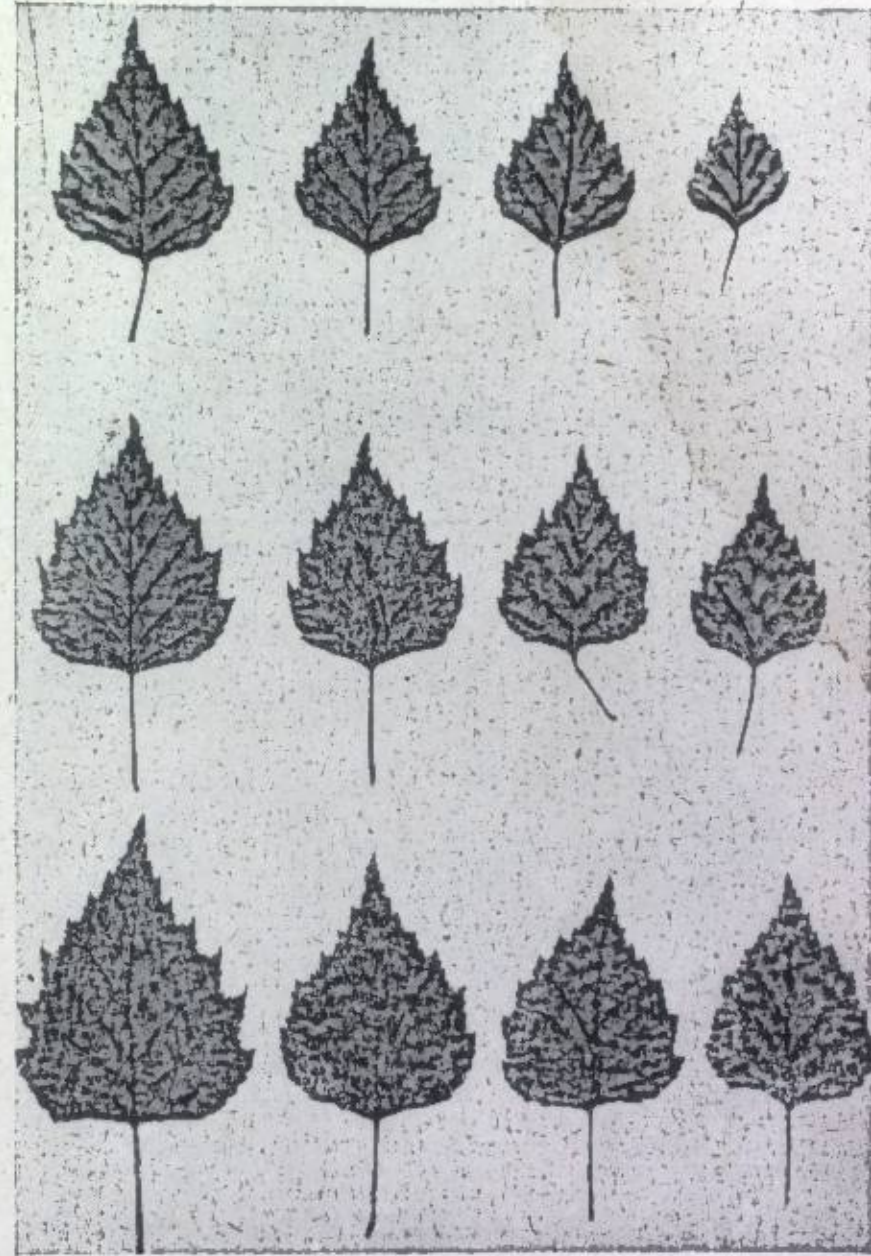


Рис. 4. Изменчивость листьев березы бородавчатой в пределах кроны: верхний ряд — из верхней, средний ряд — из средней, нижний ряд — из нижней части кроны (модель 202).

ный, местоположение несколько пониженное. Половина площади занята лугом, который чередуется с более или менее крупными куртинами леса. Распространенный тип леса — березняк осоково-травяной III, реже IV бонитета. Из древесной растительности преобладает береза пушистая, береза бородавчатая встречается крайне редко. Широко распространен вяз гладкий. Встречаются также ольха клейкая, ольха серая и редко ель



Рис. 5. Изменчивость листьев березы пушистой в пределах кроны: верхний ряд — из верхней, средний ряд — из средней, нижний ряд — из нижней части кроны (модель 203).

сибирская. В подлеске обычны смородина черная, малина обыкновенная, черемуха обыкновенная, крушина ломкая, ивы, а также хмель вьющийся. Травянистые растения широко представлены лабазником вязолистным, крапивой двудомной, осоками и др.

#### ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТЬЕВ БЕРЕЗЫ В ЦЕНТРАЛЬНОМ РАЙОНЕ

Исследовались четыре модельных дерева, имеющие довольно различные условия произрастания (табл. 2). В силу этих условий относительная протяженность и диаметр кроны, а также степень плодоношения значительно выше у деревьев, растущих на опушке и открытом месте, чем

Таблица 5

Краткая характеристика групп березы Центрального р-на на опытных участках

Группа	Колич.		Вид	Средняя таксационная характеристика для группы				Тип леса, местоположение
	деревьев	листьев		диаметр на высоте 1,3 м, см	высота, м	возраст, лет	бонитет	
Полевской								
IaП	110	440	Береза пушистая	15,4	13,9	70	IV	Березняк осоково-разнотравный; повышенная часть
IбП	7	28	То же	21,0	21,1	70	II	Березняк чернично-разнотравный; средняя часть склона
IбБ	7	28	Береза бородавчатая	29,6	23,3	70	II	То же
Ревдинский								
IIaБ	51	204	То же	33,4	25,3	80	II	Березняк разнотравный, верхняя часть увала
IIбБ	15	60	»	29,8	24,1	80	II	Березняк кислотно-разнотравный; средняя часть склона
IIбП	53	212	Береза пушистая	24,9	21,8	80	II	То же

в насаждении. С каждого дерева для измерений взято 30 листьев, в том числе по 10 из нижней, средней и самой верхней части кроны. Результаты математической обработки измерений приводятся в табл. 3 и 4. У всех без исключения деревьев размеры листьев (длина и ширина пластинки) от основания кроны к вершине постепенно уменьшаются (рис. 4, 5), соответственно также уменьшается число пар боковых жилок, расстояние между концами второй и третьей от основания пластинки жилок, число зубцов между концами второй и третьей жилок и количество листьев на коротких побегах. Эта закономерность не выражена только в отношении величины расстояния первого зубца от основания пластинки. Чем выше расположены листья в кроне, тем больше отношение длины пластинки к ее ширине, в то же время меньше угол основания пластинки, угол ответвления второй жилки, среднее расстояние между жилками и отношение длины пластинки к расстоянию до первого зубца. Таким образом, листья, по форме от основания кроны к ее верхней части становятся более вытянутыми. Ясно также, что меньше всего зависят от высоты расположения в кроне признаки листьев, характеризующие заостренность и оттянутость их вершин (15, 16).

Интересно отметить, что относительная длина черешка листьев увеличивается от вершины к основанию кроны, причем это более четко вы-

Среднее значение (М) и амплитуда изменчивости (С, %) признаков листьев березы для различных групп (Центральный р-н)

№ признака	Признак	Среднее значение у березы						С, % у березы					
		пушистой			бородавчатой			пушистой			бородавчатой		
		IaП	IaП	IaП	IaБ	IaБ	IaБ	IaП	IaП	IaП	IaБ	IaБ	IaБ
1	Длина черешка	17,3	18,4	18,3	19,5	20,2	18,9	21,3	19,1	24,8	13,8	20,1	19,9
2	Длина листа	48,6	50,6	50,4	46,8	47,6	44,6	24,5	15,1	18,4	14,8	16,3	14,3
3	Ширина листа	34,1	36,1	34,4	32,1	33,4	32,4	19,7	14,0	21,9	16,7	19,2	17,8
4	Число пар боковых жилок	6,36	6,89	6,43	6,43	6,46	6,25	10,8	15,6	13,1	14,0	11,9	15,3
5	Расстояние до первого зубца	14,1	14,0	13,8	14,1	14,5	14,2	23,1	24,3	23,1	17,2	19,7	17,8
6	Расстояние между концами второй и третьей жилок	6,73	6,86	6,77	6,82	7,0	6,88	20,6	13,9	22,4	17,6	20,3	20,1
7	Число зубцов между концами второй и третьей жилок	2,70	2,86	2,72	3,46	3,38	3,08	20,3	15,4	20,4	21,1	18,5	19,0
8	Отношение длины листа к длине черешка	2,92	2,90	2,84	2,44	2,45	2,28	17,2	17,3	20,9	14,2	20,0	18,2
9	Отношение длины листа к ширине	1,47	1,42	1,48	1,47	1,45	1,39	13,3	9,7	12,6	11,5	11,9	11,7
10	Среднее расстояние между жилками	8,01	7,81	8,04	7,49	7,50	7,41	14,4	14,1	17,1	12,7	13,2	15,2
11	Отношение длины листа к расстоянию до первого зубца	3,61	3,76	3,75	3,37	3,36	3,17	20,8	11,5	20,2	14,0	14,4	14,6
12	Удаление наиболее широкой части листа от основания	20,8	21,7	21,6	16,1	16,0	14,5	18,8	15,6	22,2	19,5	22,2	18,6
13	Угол отставления второй жилки	31,6	32,0	32,5	35,7	36,3	36,8	13,5	7,6	13,6	16,3	14,7	12,9
14	Угол основания	98,1	100,5	96,3	113,1	113,4	118,9	18,3	12,8	16,5	16,4	17,0	15,2
15	Угол вершины	52,4	56,3	47,9	26,7	28,0	30,4	18,1	20,4	24,7	15,4	16,1	16,4
16	Отношение длины листа к его ширине на 4/5 от основания	4,06	3,77	3,90	9,48	7,94	7,05	22,9	25,9	24,6	26,8	23,7	26,7
17	Количество листьев на коротких побегах	2,67	2,79	2,43	2,21	2,14	2,22	23,8	20,0	26,5	18,6	16,1	20,3

ражено у деревьев, растущих в высокополнотных насаждениях, чем на открытых местах.

Из табл. 4 видно, что размеры листьев с крайних уровней, длина и ширина пластинки, а также длина черешков на деревьях, растущих в насаждениях, существенно отличаются. Существенными являются в боль-

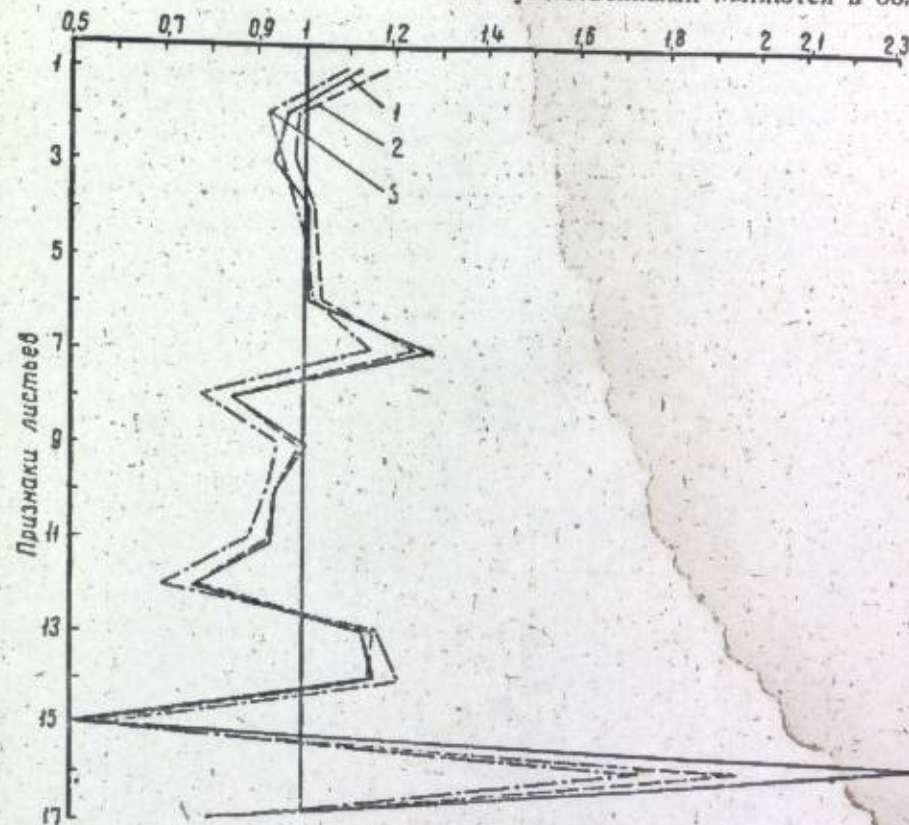


Рис. 6. Центральный р-н. Сравнение трех групп листьев березы бородавчатой с листьями березы пушистой (прямая линия — группа IaП 440 листьев). 1 — группа I6B (28 листьев), 2 — группа IIaБ (208 листьев), 3 — группа II6B (60 листьев).

шинстве случаев и различия между размерами листьев средней и верхней части кроны, в то время как между листьями средней и нижней части кроны соответствующее различие недостоверно. Совершенно другая картина наблюдается в отношении признаков, характеризующих форму листа. За исключением угла основания, различия листьев разных, в том числе и крайних, уровней по соответствующим признакам, как правило, несущественны.

Таким образом, для сравнительных анализов при изучении индивидуальной изменчивости листьев березы их следует брать из определенной, лучше всего средней части кроны. В противном случае можно получить лишь более-менее достоверные результаты относительно формы листьев, но не их размеров.

Амплитуда варьирования листьев по отдельным признакам у всех рассматриваемых деревьев довольно близка, о чем свидетельствует величина коэффициентов изменчивости. При этом признаки, характеризующие число пар боковых жилок, отношение длины пластинки листа к его

ширине, угол ответвления второй жилки, угол основания, а у березы бородавчатой и угол вершины — имеют низкий уровень изменчивости (6—12%). Остальные признаки листьев характеризуются средним уровнем изменчивости (15—25%). (По шкале уровней изменчивости, предложенной С. А. Мамаевым, 1968.)

Прежде чем перейти к характеристике изменчивости листьев березы в рассматриваемом районе, отметим, что вариационные ряды для каждого признака листьев составлялись по отдельным группам деревьев. Эти группы отличаются тем, что принадлежат к разным видам березы, взяты

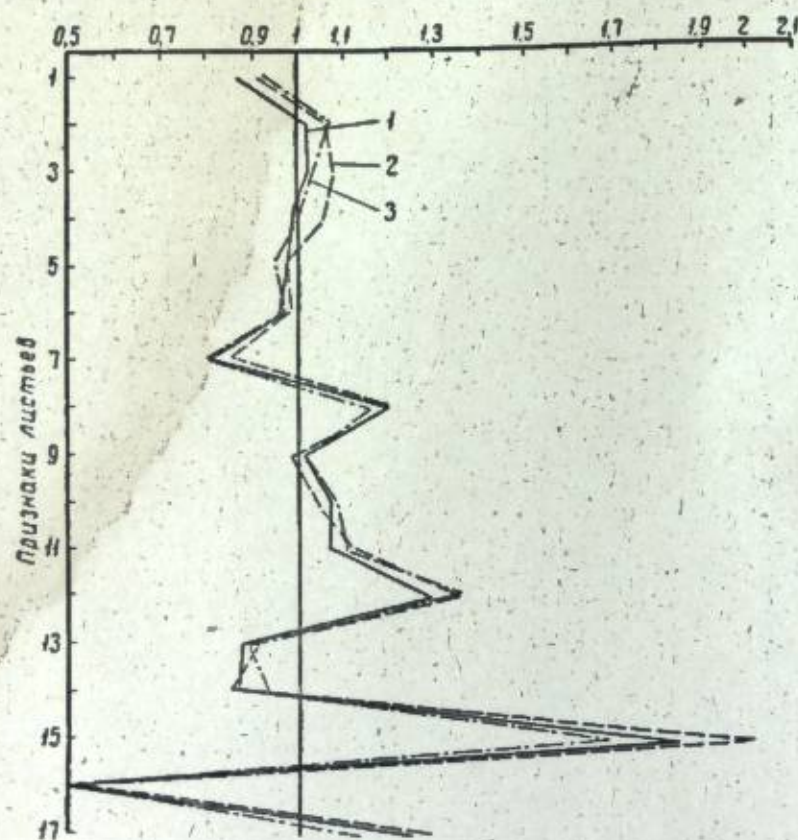


Рис. 7. Центральный р-н. Сравнение трех групп листьев березы пушистой с листьями березы бородавчатой (прямая линия 1/1 — группа IIaB 204 листа).  
1 — IaП (440 листьев), 2 — IbП (28 листьев), 3 — IIbП (212 листьев).

с разных опытных участков или с одного и того же участка, но имеют разный экологический фон. Краткая характеристика их дана в табл. 5. К данным таблицы следует добавить, что на площадях, с которых взяты образцы листьев групп IaП и IIaB, встречается только данный вид березы; на площадях же других групп совместно произрастают оба вида. Результаты математической обработки данных измерений листьев приводятся в табл. 6. По средним значениям признаков листа трех групп березы бородавчатой сравниваются с листьями березы пушистой (группа IaП) (рис. 6), а листья трех групп березы пушистой с листьями березы бородавчатой (группа IIaB) (рис. 7). При сравнении использовался метод, который Иентис-Шаферова (1949, 1950, 1952) применяла для анализа

листьев видов березы секции Albae. Сущность метода состоит в том, что один из двух или нескольких сравниваемых видов (в данном случае групп) выбирается в качестве сравнительной единицы и изображается на графике как прямая линия, а сравниваемый с ним по определенным признакам вид — как ломаная линия, которую Иентис-Шаферова называет линией размера и формы листьев вида А в сравнении с видом В.

Из табл. 6 видно, что у обоих видов наблюдается изменчивость листьев по изучаемым признакам. Если судить по абсолютному значению коэффициента вариации, то для популяции, как и для отдельных индивидуумов, характерны в основном два типа признаков: с низким (7—15%) и средним (15—25%) уровнем изменчивости. К числу признаков, изменчивость которых превышает средний уровень, следует отнести признак 16 — отношение длины пластинки листа к ее ширине на  $\frac{1}{5}$  от основания и 17 — количество листьев на коротких побегах.

Наиболее стабильным, с низким уровнем изменчивости является признак 4 — число пар жилок, а также отношение длины пластинки листа к ее ширине (признак 8). Учитывая, что указанная особенность этих признаков характерна для обоих видов берез, их следует отнести к разряду надвидовых.

Большинство рассматриваемых признаков листьев имеет средний уровень изменчивости.

Можно полагать, что экологические факторы и наличие совместного произрастания двух видов березы в какой-то степени влияют на размеры или форму листьев. Однако данные табл. 6 и сравнение различных по условиям произрастания групп березы показывают, что это влияние крайне незначительно. На рис. 6 и 7 видно, что линии размера и формы листьев различных групп березы довольно специфичны для данного вида в сравнении с другим и близки между собой, несмотря на различие экологических и биотических факторов. Вместе с тем у березы пушистой листья по абсолютным размерам в худших условиях произрастания несколько меньше, чем в лучших, разница составляет 3—6%. По форме же листьев определенных различий нет. У березы бородавчатой в наиболее типичных для нее местах произрастания листья имеют несколько большую зубчатость и оттянутость верхушки.

По форме листьев у березы бородавчатой различаются индивидуумы с листьями двух крайних типов (рис. 8): широкоугольные, почти треугольные, которые встречаются сравнительно редко, и узкоусеченно-клиновидные преобладающего типа. Кроме того, встречаются индивидуумы с листьями промежуточной формы. У березы пушистой четко различаются листья трех форм (рис. 8): ромбовидные, широкояйцевидные и яйцевидно-ромбовидные (промежуточная между первыми двумя форма). Сделанный выше краткий обзор литературы позволяет судить о том, что почти все перечисленные формы листьев были описаны ранее. Кроме указанных типов, имеющих характерную форму листа, у березы бородавчатой различаются индивидуумы с глубоко надрезанными по краю листьями (при этом концы зубцов сильно отогнуты к верхушке листа) и индивидуумы с листьями мелко, почти равномерно пальчатыми (рис. 8, 4). По цвету пластинки различаются листья более или менее темноокрашенные.

Форма листьев березы пушистой по большинству признаков более изменчива, чем у березы бородавчатой, о чем позволяет судить абсолютная величина коэффициентов вариации (табл. 6). Однако, напротив, по степени надрезанности листьев изменчивость сильнее выражена у листьев березы бородавчатой.

Характеристика изменчивости и сравнение трех преобладающих форм листьев березы пушистой дается в табл. 7 (на примере группы IaП). Уро-

вень изменчивости листьев отдельных форм по большинству признаков такой же, как и в целом для популяции. Однако для листьев, принадлежащих к той или другой форме, более стабильны, чем в среднем для популяции, признаки 10, 13 и 14 (среднее расстояние между жилками, угол



Рис. 8. Формы листьев березы из Центрального р-на.

Береза пушистая: 1 — широкояйцевидные, 2 — ромбовидные; 3 — яйцевидно-ромбовидные. Береза бородавчатая: 4 — широкояйцевидные (треугольные); 5 — узкояйцевидно-усеченные, глубоко надрезанные; 6 — узкояйцевидно-усеченные, глубоко надрезанные.

основания пластинки листа и угол ответвления второй жилки). Эти признаки, вероятно, следует рассматривать как формовые. В большинстве случаев различные формы по этим признакам имеет высокую степень досто-

Таблица 7

Характеристика изменчивости трех основных форм листьев березы пушистой (Центральный р-н)

№ признака	Признак	Среднее значение			С. %			Достоверность различия (t)		
		I	II	III	I	II	III	I-II	II-III	I-III
1	Длина черешка . . . . .	17,0	17,5	17,3	22,8	21,4	20,7	0,9	0,3	0,5
2	Длина листа . . . . .	4,98	49,3	47,8	17,3	15,1	16,6	0,6	1,4	1,7
3	Ширина листа . . . . .	32,2	33,8	38,5	19,8	18,9	16,7	2,4	5,6	7,0
4	Число пар боковых жилок . . . . .	6,17	6,46	6,45	9,5	10,6	12,2	4,3	0,1	2,7
5	Расстояние до первого зубца . . . . .	15,6	13,5	13,1	21,9	23,0	18,5	5,8	1,1	6,1
6	Расстояние между концами второй и третьей жилок . . . . .	6,52	6,66	7,36	21,3	19,3	20,2	1,0	3,7	4,1
7	Число зубцов между концами второй и третьей жилки . . . . .	2,61	2,75	2,80	20,8	23,8	20,1	2,2	0,6	2,4
8	Отношение длины листа к длине черешка . . . . .	2,97	2,92	2,81	18,6	16,4	16,3	0,9	1,8	2,3
9	Отношение длины листа к ширине . . . . .	1,57	1,48	1,25	11,7	10,9	8,8	4,7	13,8	15,9
10	Среднее расстояние между жилками . . . . .	8,30	8,04	7,64	42,5	13,8	11,7	2,3	3,2	4,9
11	Отношение длины листа к расстоянию до первого зубца . . . . .	3,30	3,78	3,71	19,7	20,2	18,8	6,4	0,7	4,2
12	Удаление наиболее широкой части от основания . . . . .	22,3	20,7	18,4	18,9	21,1	19,4	3,5	4,6	7,2
13	Угол отставления второй жилки . . . . .	29,6	31,6	35,2	12,6	11,7	12,2	5,0	6,5	9,6
14	Угол основания . . . . .	85,3	97,9	122,3	13,2	13,7	12,1	9,7	12,7	19,0
15	Угол вершины . . . . .	49,2	52,7	57,3	19,5	17,6	12,7	3,4	4,4	6,9
16	Отношение длины листа к его ширине на 4/5 от основания . . . . .	4,41	4,06	3,41	23,4	20,1	18,9	3,4	7,1	8,8
17	Количество листьев на коротких побегах . . . . .	2,63	2,67	2,72	23,7	23,4	25,0	0,6	0,8	1,0

Примечание. Формы листьев: I — ромбовидные; II — яйцевидно-ромбовидные; III — широкояйцевидные.

вень изменчивости листьев отдельных форм по большинству признаков такой же, как и в целом для популяции. Однако для листьев, принадлежащих к той или другой форме, более стабильны, чем в среднем для популяции, признаки 10, 13 и 14 (среднее расстояние между жилками, угол



Рис. 8. Формы листьев березы из Центрального р-на.

Береза пушистая: 1 — широкояйцевидные, 2 — ромбовидные; 3 — яйцевидно-ромбовидные.  
Береза бородавчатая: 4 — ширококлиновидные (треугольные); 5 — узкоклинно-усеченные, неглубоко надрезанные, 6 — узкоклинно-усеченные, глубоко надрезанные.

основания пластинки листа и угол ответвления второй жилки). Эти признаки, вероятно, следует рассматривать как формовые. В большинстве случаев различие форм по этим признакам имеет высокую степень досто-

Таблица 7

Характеристика изменчивости трех основных форм листьев березы пушистой (Центральный р-н)

№ признака	Признак	Среднее значение			С. %			Достоверность различия (t)		
		I	II	III	I	II	III	I-II	II-III	I-III
1	Длина черешка . . . . .	17,0	17,5	17,3	22,8	21,4	20,7	0,9	0,3	0,5
2	Длина листа . . . . .	4,98	49,3	47,8	17,3	15,1	16,6	0,6	1,4	1,7
3	Ширина листа . . . . .	32,2	33,8	38,5	19,8	18,9	16,7	2,4	5,6	7,0
4	Число пар боковых жилок . . . . .	6,17	6,46	6,45	9,5	10,6	12,2	4,3	0,1	2,7
5	Расстояние до первого зубца . . . . .	15,6	13,5	13,1	21,9	23,0	18,5	5,8	1,1	6,1
6	Расстояние между концами второй и третьей жилки . . . . .	6,52	6,66	7,36	21,3	19,3	20,2	1,0	3,7	4,1
7	Число зубцов между концами второй и третьей жилки . . . . .	2,61	2,75	2,80	20,8	23,8	20,1	2,2	0,6	2,4
8	Отношение длины листа к длине черешка . . . . .	2,97	2,92	2,81	18,6	16,4	16,3	0,9	1,8	2,3
9	Отношение длины листа к ширине . . . . .	1,57	1,48	1,25	11,7	10,9	8,8	4,7	13,8	15,9
10	Среднее расстояние между жилками . . . . .	8,30	8,04	7,64	12,5	13,8	11,7	2,3	3,2	4,9
11	Отношение длины листа к расстоянию до первого зубца . . . . .	3,30	3,78	3,71	19,7	20,2	18,8	6,4	0,7	4,2
12	Удаление наиболее широкой части от основания . . . . .	22,3	20,7	18,4	18,9	21,1	19,4	3,5	4,6	7,2
13	Угол ответвления второй жилки . . . . .	29,6	31,6	35,2	12,6	11,7	12,2	5,0	6,5	9,6
14	Угол основания . . . . .	85,3	97,9	122,3	13,2	13,7	12,1	9,7	12,7	19,0
15	Угол вершины . . . . .	49,2	52,7	57,3	19,5	17,6	12,7	3,4	4,4	6,9
16	Отношение длины листа к его ширине на 4/5 от основания . . . . .	4,41	4,06	3,41	23,4	20,1	18,9	3,4	7,1	8,8
17	Количество листьев на коротких побегах . . . . .	2,63	2,67	2,72	23,7	23,4	25,0	0,6	0,8	1,0

Примечание. Формы листьев: I — ромбовидные; II — яйцевидно-ромбовидные; III — широкояйцевидные.

верности. Достоверны различия между отдельными формами листьев и по ряду других признаков (9, 12, 13, 15, 16). Кроме того, листья ромбовидной формы существенно отличаются от других форм менее густым жилкованием и большей удаленностью первого зубца от основания пластинки, а листья широкояйцевидной формы — шириной листа и более густым жилкованием.

Количественное соотношение вариаций березы, различающихся по форме листьев, в рассматриваемой группе следующее: ромбовидных 32%, яйцевидно-ромбовидных 51%, широкояйцевидных 17%. Если учесть, что листья ромбовидной формы довольно широко распространены в насаждениях, представленных только березой пушистой, то в данном случае нет оснований рассматривать их как гибридную форму берез пушистой и бородавчатой (Гроздов, Гроздова, 1960).

Листья березы пушистой и бородавчатой существенно отличаются лишь формой пластинки, тогда как другие их признаки довольно близки. На рис. 6, 7 видно, что для листьев березы бородавчатой характерна большая удлиненность черешков и более выраженная зубчатость. Кроме того, у березы бородавчатой меньше листьев на коротких побегах. Более специфична для сравниваемых видов та часть линии, которая характеризует форму листьев. Заостренность и оттянутость листьев у березы бородавчатой значительно больше, чем у березы пушистой. Несомненно, данные признаки следует отнести к категории видовых. На особенность этих признаков у листьев указанных видов обращают внимание многие систематики. Следует отметить также, что самая широкая часть пластинки листа у березы бородавчатой расположена к основанию пластинки значительно ближе, чем у березы пушистой.

#### ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТЬЕВ БЕРЕЗЫ В ЗАПАДНОМ РАЙОНЕ

Краткая таксационная характеристика модельных деревьев, с которых взяты образцы листьев для биометрических исследований, приводится в табл. 8, здесь же указаны и условия произрастания отдельных групп. Выше уже отмечалось, что на Куединском опытном участке совместно произрастают оба вида березы, а на Чайковском — господствует береза пушистая. Возраст березы на обоих опытных участках почти соответствует возрасту березы на опытных участках Центрального района. На Куединском участке обнаружено несколько деревьев (7 из 100 модельных деревьев), у которых семенные чешуйки по некоторым признакам являются промежуточными между рассматриваемыми видами берез, соответственно промежуточный и внешний вид коры. По форме листьев эти деревья больше соответствуют листьям березы бородавчатой. Листья указанных деревьев из обработки исключены.

Данные, характеризующие изменчивость листьев березы Западного района, приводятся в табл. 9. Подобно Центральному району, для листьев березы этого района по абсолютному значению коэффициента вариации характерны, в основном, два типа признаков с низким и средним уровнем изменчивости. Однако в отличие от Центрального района низкий уровень изменчивости имеют не только признаки 4 и 9, а также признаки 13 и 14 (угол ответвления второго нерва и угол основания пластинки). Большинство признаков имеет средний уровень изменчивости и только три признака (1, 16, 17) — выше среднего.

Абсолютные размеры пластинки листа и длина черешка у березы бородавчатой, произрастающей в не свойственных ей условиях (Чайковский участок) несколько больше, чем на Куединском участке. Напротив, зубчатость и оттянутость верхушки листа сильнее выражена у березы

Таблица 8  
Краткая характеристика групп березы (Западный р-н) на опытных участках

Группа	Количество		Вид	Средняя таксационная характеристика для группы				Тип леса, местоположение
	модельных деревьев	листьев		диаметр на высоте 1,3 м, см	высота, м	возраст, лет	бонитет	
Куединский								
IIП	21	84	Береза пушистая	27,6	24,3	80	III	Березняк осоково-разнотравный; пониженная часть Березняк разнотравный; верхняя часть склона
IB	72	288	Береза бородавчатая	30,2	28,7	80	Ia	
Чайковский								
IIП	95	380	Береза пушистая	35,5	20,9	85	III	Березняк осоково-разнотравный; пойма реки
IIБ	5	20	Береза бородавчатая	34,5	19,2	85	III	Березняк осоково-разнотравный; пойма реки

Таблица 9  
Средние значения и коэффициенты изменчивости признаков листьев березы (Западный р-н)

№ признака	Признак	Среднее значение				С. %			
		IIП	IIIП	IB	IIБ	IIП	IIIП	IB	IIБ
1	Длина черешка . . . . .	16,8	17,6	16,2	19,4	27,9	22,8	20,8	22,9
2	Длина листа . . . . .	54,1	53,8	46,9	50,6	17,9	16,4	16,1	16,6
3	Ширина листа . . . . .	38,4	36,5	33,4	35,0	19,6	19,9	16,5	18,2
4	Число пар боковых жилок	6,80	6,89	6,70	6,70	11,3	12,9	12,5	10,9
5	Расстояние до первого зубца . . . . .	13,8	15,3	13,9	14,6	22,7	20,8	18,7	21,5
6	Расстояние между концами второй и третьей жилки . . . . .	7,41	7,11	6,89	7,10	21,0	20,4	20,4	13,2
7	Число зубцов между концами второй и третьей жилки . . . . .	2,92	2,88	3,52	3,40	18,5	18,9	20,5	17,6
8	Отношение длины листа к длине черешка . . . . .	3,32	3,17	2,95	2,66	20,6	20,1	17,8	16,0
9	Отношение длины листа к ширине . . . . .	1,42	1,50	1,41	1,45	9,2	10,0	8,9	11,1
10	Среднее расстояние между жилками . . . . .	8,18	7,97	6,95	7,41	16,2	14,4	12,6	17,9
11	Отношение длины листа к расстоянию до 1-го зубца	4,09	3,65	3,44	3,43	19,4	21,7	18,4	11,8
12	Удаление наиболее широкой части листа от ованки . . . . .	21,5	21,7	14,1	16,7	20,1	17,7	18,1	17,5
13	Угол ответвления второй жилки . . . . .	35,1	34,5	39,1	37,0	12,4	12,4	13,2	14,8
14	Угол основания . . . . .	106,5	98,5	118,4	108,0	12,2	13,7	13,5	12,6
15	Угол вершины . . . . .	55,5	51,9	32,6	31,6	14,7	19,0	21,1	19,1
16	Отношение длины листа к его ширине на 4/5 от основания . . . . .	3,75	4,04	7,47	7,41	20,6	21,3	28,0	21,2
17	Количество листьев на коротких побегах . . . . .	2,42	2,38	2,00	1,95	24,3	24,8	14,4	11,5



бородавчатой в типичных для нее местах произрастания. На рис. 9 показано, что форма и размеры листьев двух групп березы пушистой, из которых одна произрастает совместно с березой бородавчатой, а другая — почти в чистом виде, несколько отличаются. Однако эти отличия, по-видимому, носят случайный характер, а не связаны с каким-то закономерным отклонением признаков листьев одной группы березы в сторону при-

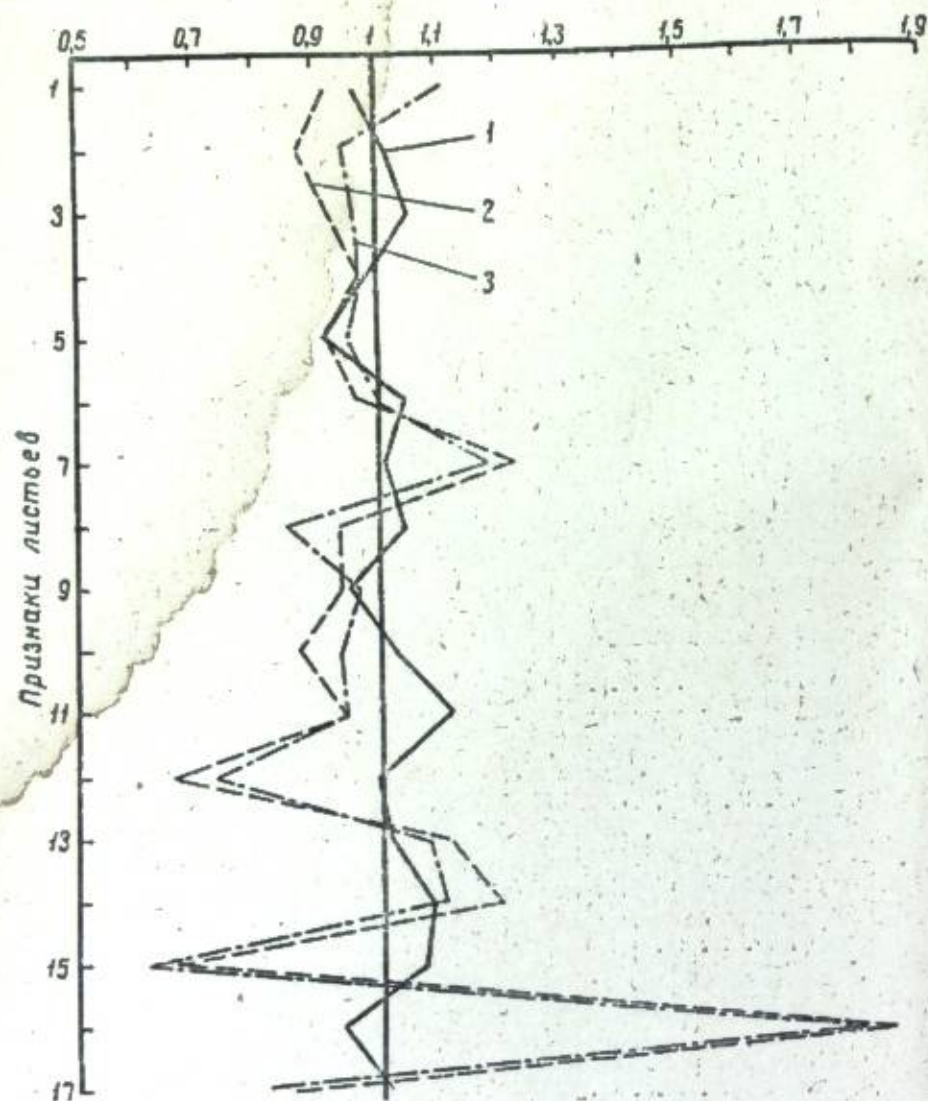


Рис. 9. Западный р-н. Сравнение двух групп листьев березы бородавчатой и одной группы березы пушистой с листьями березы пушистой (прямая линия 1/1 группа ИП 380 листьев).

1 — группа ИП 84 листа, 2 — группа ИБ 288 листьев, 3 — группа ИБ 20 листьев.

знаков листьев березы бородавчатой как результаты их совместного произрастания.

По форме пластинки у березы бородавчатой и березы пушистой различаются индивидуумы с листьями таких же типов, как и в Центральном районе (рис. 10). Распространенность деревьев с разными формами листьев показана в табл. 10.

Как видим, наиболее распространенной формой листьев у березы пушистой является яйцевидно-ромбовидная. Наблюдается и изменчивость пластинки листа у обоих типов по ее окраске, а у березы бородавчатой и по степени рассеченности края.

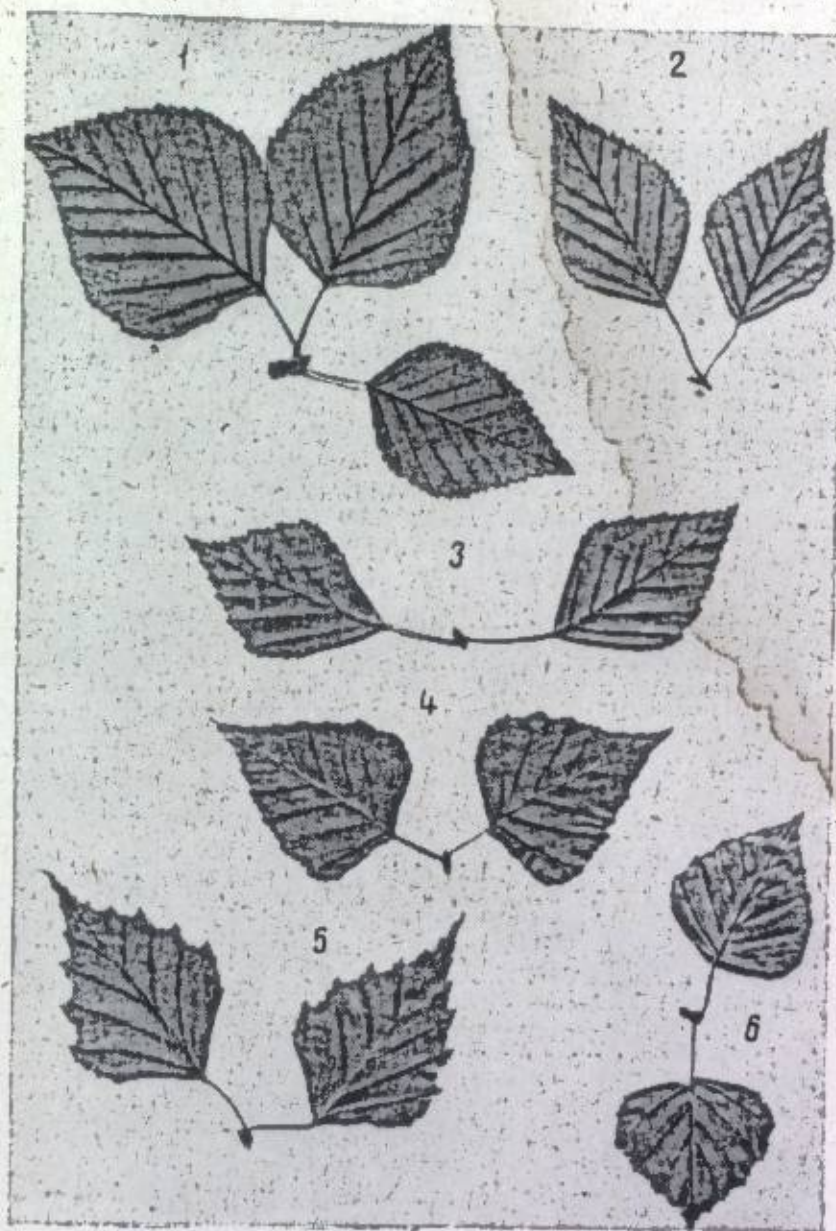


Рис. 10. Формы листьев березы из Западного р-на. Береза пушистая: 1 — широкояйцевидные, 2 — яйцевидно-ромбовидные, 3 — ромбовидные. Береза бородавчатая: 4 — широкоэллиптические, 5 — узкоэллиптически-усеченные (типичная форма), 6 — широкоэллиптические (очень редко).

Характеристика двух форм листьев березы бородавчатой дается в табл. 11, из которой видно, что формы отличаются с наиболее высокой степенью достоверности по величине угла основания пластинки листа и угла ответвления второй жилки, отношением длины пластинки к ее шири-

Таблица 10

## Формы листьев березы и их распространение

Форма листьев	Процент модельных деревьев с листьями по участкам	
	первый	второй
Береза пушистая		
Ромбовидные	—	26
Яйцевидно-ромбовидные	62	50
Широкояйцевидные	38	24
Береза бородавчатая		
Широкоугольные	51	—
Узкоусеченно-клиновидные	49	—

шими показателями форм листьев березы бородавчатой в Центральном районе (см. табл. 7).

Сравнение размеров и формы листьев березы пушистой и березы бородавчатой (рис. 9) показывает, что, как и в Центральном районе, виды имеют свою специфичную линию размера и формы. Наиболее специфична эта линия в той части, которая характеризует форму листьев (признаки 8—16), за исключением признака 9 (отношение длины пластинки листа к ее ширине), различие листьев рассматриваемых видов по указанной

Таблица 11

## Характеристика изменчивости двух основных форм листьев березы бородавчатой (Западный р-н)

№ признака	Признак	Среднее значение		С. %		Достоверность различия (t)
		I	II	I	II	
1	Длина черешка	15,8	16,7	21,6	20,1	2,3
2	Длина листа	47,3	46,6	15,5	16,6	0,8
3	Ширина листа	32,0	34,7	16,3	16,6	4,2
4	Число пар боковых жилок	6,58	6,82	12,3	12,7	2,4
5	Расстояние до первого зубца	14,6	13,3	17,8	19,7	4,3
6	Расстояние между концами второй и третьей жилок	6,55	7,21	20,6	20,2	4,0
7	Число зубцов между концами второй и третьей жилок	3,27	3,75	20,0	21,0	5,6
8	Отношение длины листа к длине черешка	3,06	2,84	18,9	16,7	3,7
9	Отношение длины листа к его ширине	1,48	1,34	8,3	9,5	9,3
10	Среднее расстояние между жилками	7,12	6,79	11,9	13,3	6,5
11	Отношение длины листа к расстоянию до первого зубца	3,31	3,57	18,9	18,0	3,4
12	Удаление наиболее широкой части от основания	15,3	13,0	16,9	19,6	7,5
13	Угол ответвления второй жилки	36,5	41,6	12,5	13,8	8,4
14	Угол основания	106,0	130,1	13,6	13,4	12,8
15	Угол вершины	31,7	33,5	20,8	21,3	2,5
16	Отношение длины листа к его ширине на 4/5 от основания	8,04	6,93	30,2	25,6	4,4
17	Количество листьев на коротких побегах	1,98	2,01	14,1	14,7	0,9

Примечание. Формы листьев: I — узкоклиновидные, II — ширококлиновидные.

не и удалением наиболее широкой части пластинки от ее основания. Существенно отличие между формами и по многим другим признакам.

У березы пушистой (табл. 12) формы листьев наиболее существенно отличаются по тем же признакам, что и формы березы бородавчатой (признаки 9, 12, 13, 14). Вообще, характер соотношения и особенностей отдельных форм листьев березы пушистой по большинству признаков почти совпадает с соответствующими

Таблица 12

## Характеристика изменчивости трех основных форм листьев березы пушистой (Западный р-н)

№ признака	Признак	Среднее значение			С. %			Достоверность различия (t)		
		I	II	III	I	II	III	I—II	II—III	I—III
1	Длина черешка	18,3	17,2	17,7	24,8	22,3	21,6	2,1	1,1	1,0
2	Длина листа	55,4	53,1	53,5	15,9	17,0	15,7	0,3	1,4	1,5
3	Ширина листа	34,1	36,3	39,4	21,4	20,5	17,6	2,3	3,4	5,1
4	Число пар боковых жилок	6,49	6,90	7,29	13,0	12,7	13,4	3,9	3,3	6,1
5	Расстояние до первого зубца	17,4	14,9	13,8	19,2	20,1	24,4	6,2	2,6	7,3
6	Расстояние между концами второй и третьей жилок	6,80	7,12	7,41	20,4	20,4	20,5	1,8	1,5	2,9
7	Число зубцов между концами второй и третьей жилок	2,69	2,93	2,97	20,2	19,0	17,5	3,6	0,6	3,7
8	Отношение длины листа к длине черешка	3,23	3,16	3,14	24,8	17,4	20,3	0,8	0,2	0,9
9	Отношение длины листа к его ширине	1,65	1,48	1,37	11,1	9,8	8,9	7,9	6,9	12,8
10	Среднее расстояние между жилками	8,60	7,87	7,50	13,7	13,8	16,5	5,1	2,1	5,5
11	Отношение длины листа к расстоянию до первого зубца	3,25	3,67	4,06	18,7	19,9	27,7	5,2	3,1	6,2
12	Удаление наиболее широкой части от основания	24,3	21,3	19,8	15,5	18,2	19,6	6,3	3,0	8,0
13	Угол ответвления второй жилки	30,6	34,8	38,2	12,9	12,1	12,3	8,4	6,0	12,1
14	Угол основания	82,9	97,9	116,5	15,0	13,6	12,9	9,5	10,1	16,8
15	Угол вершины	49,2	51,1	56,6	20,9	18,0	19,1	1,6	4,2	4,9
16	Отношение длины листа к его ширине на 4/5 от основания	4,36	4,04	3,66	25,5	19,8	19,3	2,6	4,0	5,2
17	Количество листьев на коротких побегах	2,40	2,34	2,43	22,0	25,0	27,3	0,9	1,1	0,4

Примечание. Форма листьев: I — ромбовидные, II — яйцевидно-ромбовидные, III — широкояйцевидные.

Таблица 13

Достоверность различия признаков листьев березы разных видов в пределах одного района и одного и того же вида из разных районов

№ признака	Признак	Достоверность различия (t) между березами пушистой и бородавчатой в разных районах		Достоверность различия (t) между видами берез из Центрального и Западного р-нов		Разница признаков между видами берез из разных районов (Западный р-н 100%), %	
		Центральный	Западный	Береза пушистая	Береза бородавчатая	Береза пушистая	Береза бородавчатая
1	Длина черешка . . .	4,5	1,0	2,5	11,0	109	124
2	Длина листа . . .	3,3	6,3	3,0	1,0	93	101
3	Ширина листа . . .	1,5	5,6	4,1	0,0	90	100
4	Число пар боковых жилок . . .	0,4	1,0	3,6	3,3	94	96
5	Расстояние до первого зубца . . .	2,4	0,3	0,0	2,4	100	104
6	Расстояние между концами второй и третьей жилки . . .	1,6	2,8	3,2	0,9	91	102
7	Число зубцов между концами второй и третьей жилки . . .	11,4	8,3	2,9	2,3	93	96
8	Отношение длины листа к длине черешка . . .	7,4	4,3	5,7	10,9	85	83
9	Отношение длины листа к его ширине . . .	1,7	0,5	3,1	2,8	104	103
10	Среднее расстояние между жилками . . .	4,6	8,0	0,8	6,4	98	108
11	Отношение длины листа к расстоянию до первого зубца . . .	6,3	6,9	2,9	1,6	93	98
12	Удаление наиболее широкой части от основания . . .	12,6	14,9	0,2	6,7	100	114
13	Угол отвлечения второй жилки . . .	7,9	7,1	4,6	5,8	93	93
14	Угол основания . . .	9,9	7,0	5,7	3,1	90	96
15	Угол вершины . . .	24,1	23,4	6,5	9,0	86	86
16	Отношение длины листа к его ширине на 4/5 от основания . . .	27,3	24,9	1,4	2,1	104	106
17	Количество листьев на коротких побегах . . .	5,8	6,3	0,1	4,8	101	107

группе признаков имеет высокую степень достоверности (табл. 13). Напротив, различие листьев этих берез по признакам, характеризующим размеры (за исключением длины пластинки листа и числа зубцов между концами второй и третьей жилки), как правило, недостоверно и носит случайный характер. Показатели достоверности также свидетельствуют о том, что различие листьев березы бородавчатой и березы пушистой наиболее существенно по следующим трем признакам: удалению наиболее широкой части пластинки листа от ее основания, углу вершины и отношению длины пластинки листа к ее ширине на  $\frac{4}{5}$  от основания. Выше эти признаки отнесены к категории видовых, несмотря на их сравнительно большой уровень варьирования. Обращает на себя внимание то, что в Западном районе (Куединский участок) длина черешков у листьев березы бородавчатой несколько меньше, чем у березы пушистой, в то же время на других участках Центрального и Западного районов соответствующее соотношение обратное. Листья березы из этих районов довольно су-

щественно отличаются по некоторым признакам (см. табл. 13) (сравниваются группы со сходными условиями произрастания). В частности, листья березы пушистой Центрального района по сравнению с листьями Западного района имеют в среднем более длинные черешки. Величина других признаков, кроме расстояния до первого зубца, у листьев Центрального района значительно меньше. Рассматривая признаки, характери-

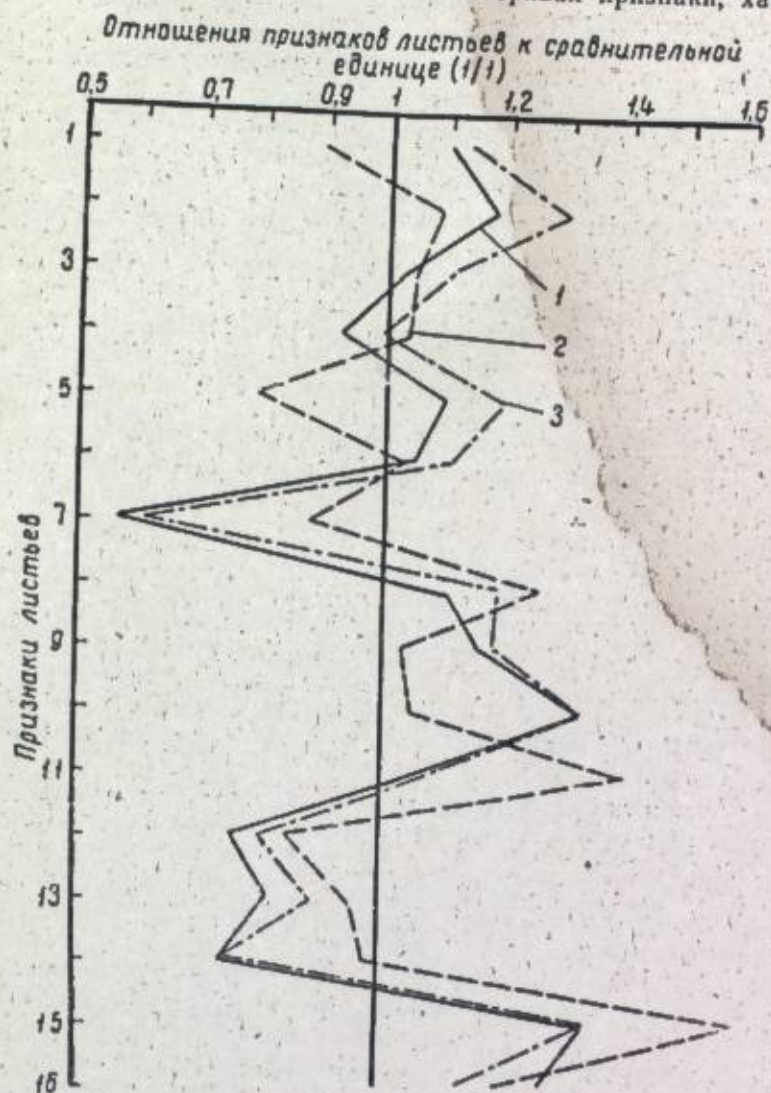


Рис. 11. Сравнение листьев березы пушистой из Центральной Европы, Западного и Центрального р-нов Урала с листьями березы бородавчатой из Центральной Европы (прямая линия 1/1 1000 листьев).

1 — береза пушистая из Центрального р-на Урала, группа IaП, 440 листьев; 2 — береза пушистая из Центральной Европы 1000 листьев; 3 — береза пушистая из Западного р-на Урала, группа II П, 380 листьев.

зующие форму листьев, видим, что листья березы пушистой Центрального района более вытянутые со сравнительно узким клиновидным основанием и более заостренной и оттянутой вершиной. Признак, характеризующий удаление широкой части пластинки от ее основания, для листьев обоих районов различается мало.

Черешки листьев березы бородавчатой Центрального района значительно длиннее, чем у листьев Западного района. Однако другие количественные признаки листьев в том и другом районе, за исключением числа пар боковых жилок, довольно близки. Напротив, по большинству признаков, характеризующих форму, листья березы бородавчатой данных районов существенно отличаются. В общем листья березы бородавчатой Центрального района имеют более суженное клиновидное основание и соответственно более острый угол ответвления второй жилки и более значительное удаление от основания пластинки ее широкой части; верхушка листа острее и сильнее оттянута. Следовательно, по форме листа в рассматриваемых районах наблюдается параллельная изменчивость березы пушистой и березы бородавчатой. Однако это меньше выражено в отношении признака 12 (удаление широкой части пластинки от ее основания). На последнее обстоятельство обращала внимание Иентис-Шаферова (1950).

Наличие существенных различий в форме листьев березы бородавчатой из Западного и Центрального районов Урала вполне закономерно, если учесть, что эти районы находятся сравнительно близко, но, вероятно, по разные стороны от предполагаемой границы распространения двух ее разновидностей *Betula verrucosa* var. *saxatilis* Lindq. и *B. verrucosa* var. *truncata* Krgl.). Причем первая характерна для европейской части, а вторая — для Западной Сибири (Lindquist, 1947; Крылов, 1961). Обработка материалов из Восточного района позволит более детально разобраться в этом вопросе.

Несомненный интерес представляет вопрос о том, насколько рассматриваемые популяции березы близки друг к другу и к популяциям из Центральной и Западной Европы, размеры и форму листьев которых изучала Иентис-Шаферова (1949, 1950, 1952). Для сравнений мы использовали соответствующие данные, опубликованные в работе Иентис-Шаферовой (1952). В качестве сравнительной единицы взята береза бородавчатая из Европы (1000 листьев с 500 деревьев), а с ней сравниваются листья березы пушистой из Европы (1000 шт.), Западного (380 листьев) и Центрального (440 листьев) районов Урала (рис. 11).

Рассматривая линии размера и формы листьев березы пушистой из разных районов в сравнении с листьями березы бородавчатой, можно отметить следующее:

1. Почти по всем признакам листья березы пушистой из Западного и Центрального районов Среднего Урала значительно ближе друг к другу, чем к популяции западноевропейских берез.

2. Листья березы пушистой из Центральной Европы по сравнению с листьями березы пушистой из районов Среднего Урала довольно сильно отличаются по большинству признаков, характеризующих размеры, и сравнительно меньше по признакам, характеризующим их форму.

3. Судя по характеру соотношения линий размера и форм листьев, можно сказать, что, по-видимому, мы имеем дело с различными популяциями одного и того же вида, которые в географическом отношении весьма удалены.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алисов Б. П. Климат СССР. М., Изд-во МГУ, 1956.  
 Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловск, 1937.  
 Гроздова Н. Б. Пособие для таксаторов, лесоводов и студентов при определении различных форм березы в смешанных лесах лесной подзоны европейской части СССР. Брянск, 1957.  
 Гроздова Н. Б., Гроздов Б. В. Краса русских лесов. — Лесное хозяйство, 1960, № 8.

- Заваруха Б. В. Береза темная с Кременецких гор. — Природа, 1960, № 2.  
 Ильин В. С. Физико-механические свойства древесины из Карельской АССР. — Тр. Брянского технологического ин-та, 1960, т. 9.  
 Колесников Б. П. Основные итоги изучения естественного возобновления на концентрированных вырубках в лесах Свердловской области. — Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1960, вып. 14.  
 Коновалов Н. А. Деревья и кустарники Урала. Свердловское областное изд-во, 1951.  
 Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1961.  
 Мамаев С. А. Определитель деревьев и кустарников Урала. — Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1963, вып. 41.  
 Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. — Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР, 1968, вып. 60.  
 Махнев А. К. Формы березы в лесах Припышминского Зауралья и их таксационно-морфологическая характеристика. — Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1965, вып. 47.  
 Мегалинский П. Н. О некоторых лесоводственных свойствах берез в связи с характером коры. — Тр. ЛТА, 1950, вып. 68.  
 Определитель растений Башкирской АССР. М.—Л., «Наука», 1966.  
 Полуяхтов К. К. Растительность Свердловской области, ч. 1. Смоленск, 1958 (Смоленский педагогический ин-т).  
 Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.  
 Регель Э. Монография о березах (Monographia Betulacearum hucusque cognitarum). М., 1861.  
 Сукачев В. Н. О *Betula pubescens* и близких к ней видах. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1914, № 3.  
 Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники, 2-е изд., Гослесбумиздат, 1938.  
 Ткаченко М. Е. Рационализация лесного хозяйства на Урале в связи с обороной страны. Свердловск, Свердловгиз, 1943.  
 Флора СССР, т. V. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1936.  
 Юркевич И. Д., Гельтман В. С. О березовых лесах Полесья. — Сб. научных работ Ин-та леса АН БССР, 1956, вып. 7.  
 Gardiner A. S. Variation in bark characteristics in birch. — Scot. Forestry, 1958, vol 12, № 4.  
 Gunnarsson J. G. Monografi över Skandinaviens Betulae. Arlöv, 1925.  
 Helms A., Jørgensen C. A. Birkene paa Maglemose. — Bot. Tidsskr., 1927, Bd 39 (København).  
 Jenty-Szaferova J. Analysis of the collective species *Betula alba* L., on the basis of leaf measurements. — Extrait du Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres. Série B, p. 1 (1949); 2 (1950); 3 (1952), Cracovie.  
 Johnsson H. Interspecific hybridization within the genus *Betula*. — Hereditas, 1945, Bd 31, H. 1.  
 Lehonkoski M. A. Kennst du deinen Bürkebestand. — Z. Forstarchiv, 1940, H. 23—24.  
 Lindquist B. On the variation in scandinavian *Betula verrucosa* Ehrh. with some notes on the *Betula* ser. *verrucosae* Sukacz. — Bot. Tidsskrift, 1947, Bd 41, H. 1.  
 Lindquist B. Genetics in Swedish Forestry Practice. Stockholm, 1948.  
 Regel E. Monographia *Betulacearum hucusque cognitarum*. М. 1961.  
 Schröck O. u. Scholz E. Einiges über Furnierbirken insbesondere Flammbirken und deren Erkennen im Bestande. — Wald, 1953, Jg 3, H. 6.  
 Szaferowa J. Biometrical studies of the collective species *Betula alba* L. I. Polymorphism of the leaves of birches. — Travaux Inst. Forêt. Dom. Pol. Serie A, 1937, N 40 (Warszawa).  
 Vaclav E. Vjuziti tecknikjck forem drevin na prikkladu briz]. — Lesnicka práce zari, 1963, rocnik 42, 9.  
 Woodworth R. H. Polyploidy in the Betulaceae. J. Arnold Arboret., 1931, vol. 12.

С. А. МАМАЕВ, Ю. Ф. РОЖДЕСТВЕНСКИЙ

### ИЗМЕНЕНИЕ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В РАЗЛИЧНЫХ ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ РАЙОНАХ ПРЕДУРАЛЬЯ

На особенности анатомического строения органов растений оказывают сильное влияние природно-климатические факторы места произрастания. В пределах вида наблюдается географически обусловленная изменчивость многих анатомо-морфологических показателей и в том числе анатомического строения листа. Эта зависимость от климата должна более ясно проявляться у широко распространенных видов. К числу таких видов относится сосна обыкновенная, ареал которой занимает большую часть Европы и северную часть Азии. Имеются некоторые данные, свидетельствующие об изменении ряда анатомических показателей сосны в широтном направлении. Так, еще Хольмерц и Ортенблад (Holmerz, Ortenblad, 1888) приводили данные о том, что у сосны Северной Швеции повышенное количество смоляных каналов по сравнению с Южной. Увеличение числа смоляных ходов по мере продвижения с юга на север на территории СССР установил П. Я. Соколов (1928). Деревья с малым числом смоляных каналов в хвое часто встречаются на севере, в Среднерусской равнине и на Кавказе (Правдин, 1964). На остальной территории европейской равнины число смоляных ходов среднее, а в Армянской ССР — повышенное.

На территории азиатской части СССР малое число смоляных каналов свойственно северным и верхнеенисейской популяциям сосны. В других частях Сибири отмечается среднее количество каналов, а в островных борах Казахстана — повышенное, где, кроме того, хвоя отличается большей длиной, толщиной и шириной, а смоляные ходы встречаются не только на периферии хвоинки, но и в паренхиме (Правдин, 1964). К северу, западу и востоку от Казахстана такое расположение каналов встречается значительно реже. Казахстанская сосна характеризуется еще и тем, что в ее хвое часто можно увидеть третий коллатеральный пучок, кроме двух обычных.

П. Я. Соколов (1928) установил наличие географической изменчивости хвои сосны и по некоторым другим показателям. По его данным, у южных разновидностей сосны обыкновенной хвоя имеет более тонкий эпидермис и гиподерму и более развитый центральный цилиндр. Такие же результаты получила при обследовании географических посадок сосны Л. И. Гладкова (1955). Однако по Н. Д. Нестеровичу и А. В. Пономаревой (1961), толщина кутикулы, наоборот, увеличивается при усилении освещенности хвои (на южной стороне кроны дерева).

При оценке данных, основанных на изучении географических куль-

тур, полезно учитывать указания О. Г. Каппера (1952) о том, что в этом случае происходит выравнивание многих особенностей растений, перенесенных из одного района в другой.

М. Моисеева (1938) собрала свой материал в дикорастущих сосняках Украины. Однако из ее большого и детального исследования трудно сделать вывод о наличии каких-либо географических закономерностей в изменении анатомического строения хвои.

А. В. Фомин (1914) в своем определителе крымско-кавказских видов рода *Pinus* приводит данные о различии подвидов сосны, т. е. географически определенных таксономических единиц по анатомическим признакам. Также и Госсен (Gausseu, 1960) использует анатомические особенности хвои для внутривидовой таксономии сосны обыкновенной. В его работе можно найти сведения о количестве смоляных ходов, расположении проводящих пучков, форме клеток эндодермы у различных вариаций сосны. По его данным, у вариаций, произрастающих на севере Европы (*var. lapponica* Fries.), в Пиренеях (*var. pyreneica* Svob., *var. catalaunica* Gaus.), вдоль Рейна (*var. haguensis* Loudon), в Центральной и Северной Испании (*var. iberica* Svob.), Карпатах (*var. carpatica*) и в других местах количество смоляных каналов обычно 4-7, иногда 9; у прибалтийской сосны (*var. rigensis*), у восточно-альпийской (*var. vasconitana* Guhier et Gaus.), и других — до 13-17. Имеются также значительные отклонения отдельных вариаций сосны по форме хвоинки, по густоте сосудов и т. д. Более детально Госсен охарактеризовал анатомические особенности хвои сосны из Западной и Центральной Европы.

Следует отметить, что для обширной территории Советского Союза, где произрастает сосна обыкновенная, данных о географической изменчивости анатомического строения ее хвои очень немного. Исследователей привлекал, главным образом, вопрос о количестве и расположении смоляных каналов. Мы уже говорили о большом материале, который собрал Л. Ф. Правдин. Что же касается данных о строении ассимиляционной ткани — хлорофиллоносной складчатой паренхимы, о деталях строения проводящих и механических тканей, то их почти нет. В значительной степени это объясняется большой трудоемкостью исследований подобного рода.

В распоряжении систематиков и экологов сейчас нет материалов, на основе которых можно было бы с достаточной полнотой представить картину географического изменения основных анатомических элементов листа и раскрыть формообразующую роль климатических факторов. Можно лишь считать, что, по-видимому, по направлению с юга на север уменьшаются абсолютные размеры большинства анатомических элементов листа, поскольку, по мнению ряда авторов, в этом направлении падает величина самого листа, с которой коррелирует размерность внутренних органов. Но в то же время толщина гиподермы и эпидермиса у северных популяций, наоборот, возрастает.

Мы провели ряд исследований по изучению анатомических признаков хвои сосны обыкновенной, произрастающей в Предуралье.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ

Образцы хвои собирались в трех районах Предуралья: левобережной части низовья Камы (Фокинский район Пермской области), в верховьях Камы (Гайнский район Пермской области) и в междуречье Вычегды и Печоры (Ухтинский район Коми АССР). Они находятся примерно на одном меридиане и располагаются на линии север — юг друг от друга на расстоянии в 350—400 км. Северный участок удален от юж-

ного на 750 км по прямой линии. Это обуславливает значительное различие между ними в отношении природно-климатических условий. Южный (Фокинский) участок расположен в юго-восточной подобласти, центральный (Гайнский) — в южной части, а северный (Ухтинский) — в северной части северо-восточной подобласти Атлантико-континентальной лесной области умеренного пояса (по Алисову, 1956).

Все три района находятся в лесной зоне, но в разных подзонах: Фокинский — в южно-таежной, переходной к подзоне темнохвойно-широколиственных лесов; Гайнский — в средней тайге; Ухтинский — в северной.

В табл. 1 дана краткая характеристика климата каждого участка.

Таблица 1

Краткая характеристика климата района исследования

Участок	Географические координаты		Высота над ур. м.	Суммарная радиация за год, ккал/см <sup>2</sup>	Температура воздуха, °С			Продолжительность безморозного периода, дней	Продолжительность периода с температурой 10°, дней	Сумма положительных температур выше 10°	Среднегодовое количество осадков, мм	Гидротермический коэффициент
	широта	долгота			среднегодовая	максимальная	абсолютный минимум					
Южный (Фокинский)	56°50'	54°20'	130	Около 90	2,0	38	-46	115	125	1975	450	1,2
Центральный (Гайнский)	60°17'	54°18'	158	82	0,4	35	-45	100	105	1575	500	1,6
Северный (Ухтинский)	63°30'	53°40'	—	75	-0,7	35	-47	95	—	—	454	1,5

Примечание. Использованы «Климатический справочник СССР», вып. 9, Свердловск, Гидрометеиздат, 1946; «Мировой агроклиматический справочник», М.—Л., Гидрометеиздат, 1937; А. А. Борисов «Климаты СССР» М., Учпедгиз, 1959; «Агроклиматический справочник по Пермской области», Л., Гидрометеиздат, 1959.

Таким образом, участки сильно различаются между собой и прежде всего — по тепловому балансу. Разница в сумме получаемого за год тепла составляет для соседних участков 7—8 ккал/см<sup>2</sup>. Это обуславливает значительное расхождение в сумме положительных температур, величине среднегодовой температуры и продолжительности безморозного периода и периода со средней температурой суток больше 10°. Ухуд-

Таблица 2

Среднемесячная температура воздуха и количество осадков

Участок	Температура воздуха, °С											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Фокинский	-14,9	-13,4	-6,8	2,6	11,1	16,3	18,7	16,2	9,9	2,3	-5,8	-12,6
Гайнский	-13,8	-14,6	-7,7	1,9	8,2	15,4	17,3	15,0	8,4	1,0	-6,7	-12,6
Ухтинский	-15,4	-17,1	-9,2	1,4	5,0	12,6	14,6	13,4	6,8	-0,3	-8,1	-11,9
	Количество осадков, мм											
Фокинский	27	18	22	24	43	61	63	60	59	44	42	36
Гайнский	25	20	70	25	49	49	67	64	64	52	33	37
Ухтинский	26	17	20	19	41	58	51	48	69	42	28	34

Примечание. Использованы данные местных метеостанций.

шение теплового режима происходит с юга на север. Постепенно нарастает суровость зимы, уменьшается продолжительность лета, оно становится все более холодным (табл. 2).

В отношении количества выпадающих осадков различие менее заметно. Однако в связи с уменьшением числа теплых дней к северу увеличивается величина гидротермического коэффициента, и климат становится более влажным.

Образцы хвой были взяты в чистых сосновых насаждениях наиболее распространенных в данном районе типов леса. В связи с этим в разных участках использованы разные типы. В табл. 3 приведено краткое описание опытных участков.

Таблица 3

Характеристика опытных участков

Участок	Тип леса	Бонитет	Возраст, класс	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Протяженность кроны, %	Средняя длина хвои, мм
Фокинский	Бор брусничный . . . . .	II	VII	25	35	40,6	47,8
Гайнский	Бор вересковый . . . . .	III	VIII	22	31	40,0	38,2
Ухтинский	Бор долгомошниково-бульняковый . . . . .	V	VII, VIII	13	19	—	38,0

В соответствии с ухудшением природно-климатических условий резко изменяется продуктивность лесных насаждений: высокобонитетные сосняки низовьев р. Камы сменяются низкобонитетными заболоченными лесами верховьев рек Вычегды и Печоры. В этом районе уже почти невозможно встретить сосновое насаждение выше IV класса бонитета, а средний бонитет по Ухтинскому лесхозу V<sub>2</sub>. Деревья из Ухтинского участка вдвое меньше по размеру, чем из Фокинского. В то же время размеры хвой снижаются непропорционально — всего на 25%, а по сравнению с Гайнским участком уменьшения длины хвои вообще не наблюдается.

На каждом опытном участке хвоя собиралась с 8—10 модельных деревьев, которые довольно значительно отличались друг от друга (табл. 4). Образцы ветвей срезались с кроны срубленных в зимний период деревьев. В работе по сбору материала большую помощь оказал научный сотрудник нашей лаборатории В. М. Яценко, которому авторы статьи выражают свою благодарность.

Наиболее крупные модели (24—31 м высотой) оказались, естественно, на южном участке, средние (высота 22—23 м) — на центральном и самые мелкие (13—18 м) — на северном (где деревья плохо плодоносили).

Во избежание больших различий в анатомическом строении, которые могут быть следствием неодинакового размера хвои, мы подбирали для анализа хвою примерно одинакового размера — шириной поперечного сечения 1200—1300 мк и высотой 600—700 мк, причем отношение  $\frac{A}{B}$  выбиралось примерно одинаковым.

У подвергшихся анализу образцов хвоя различалась по средней длине соответственно району исследования: была наибольшей на Фокинском участке (49,0 мм) и гораздо меньшей на Гайнском (37,4 мм) и Ухтинском (33,8 мм). По ширине (A) и толщине (B) у хвои Гайнского и Ухтинского района различий не было, а хвоя из Фокинского оказалась несколько меньше — на 8—9%.

Таблица 4

## Характеристика модельных деревьев на участках

Модель	Высо-та, м	Диаметр, см	Протяжен-ность кро-ны, %	Плодошение	Хвоя		
					длина (L), мм	ширина (A), мк	толщи-на (B), мк
<b>Фокинский</b>							
10	28,4	36,5	34,2	Среднее	47,8	1250	622
13	27,7	36,0	46,9	Слабое	42,8	1231	631
14	36,0	43	43,2	Хорошее	54,0	1261	591
17	25,7	32	29,2	Среднее	54,4	1268	617
26	28,0	37,5	30,7	Хорошее	40,6	1222	615
31	27,7	42	37,2	"	50,4	1229	608
49	23,8	34	39,5	"	49,8	1259	639
106	25,8	38	42,6	"	52,2	1253	639
Средняя	27,3	37,4	37,9		49,0	1247	615
<b>Гайнский</b>							
1	22,2	32,5	39,6	Хорошее	44,4	1304	676
7	21,6	29,0	27,3	"	33,2	1260	685
8	21,7	25,0	53,9	Слабое	33,6	1385	740
9	22,9	41,5	39,7	Хорошее	44,0	1389	690
6	22,9	34,5	47,2	"	35,6	1136	648
11	23,1	37,5	58,9	"	34,4	1354	676
14a				"		1354	648
14	22,6	32,0	34,5	"	36,6	1376	662
Средняя	22,4	33,0	43,0		37,4	1324	678
<b>Ухтинский</b>							
15	14,9	26,0	Не измерялась	Неизвестно	34,0	1364	675
38	13,1	25,0	"	"	37,8	1339	688
44	13,6	19,0	"	Слабое	39,4	1343	648
58	12,9	16,0	"	"	32,2	1364	648
78	17,0	29,0	"	"	40,6	1329	681
76	16,9	20,0	"	"	33,6	1343	682
79	17,1	22,0	"	Неизвестно	40,2	1349	648
80	18,4	31,0	"	"	46,0	1349	691
85	15,3	23,0	"	Среднее	44,0	1330	707
86	16,3	30,0	"	Слабое	35,6	1361	660
Средняя	15,55	24,1	"		38,3	1347	673

От каждого модельного дерева отбирались женские, ростовые и мужские побеги с различных сторон кроны и из средней ее части. Образцы хранились в растворе формалина. Мы приводим данные только для однолетней хвои ростовых побегов последнего года прироста. Со средней части каждого из пяти таких побегов срезано по одной паре хвоинок. На середине хвоинки (согласно Моисеевой, 1938) сделано с помощью санного микротомы несколько поперечных срезов. В дальнейшую обработку поступали срезы наименьшей ширины во избежание ошибок при измерениях в связи с перекосом хвоинки. Срезы обрабатывались раствором флороглюцина с соляной кислотой, помещались в глицерин и просматривались под микроскопом при увеличении  $\times 600$ .

На поперечном срезе изучались следующие анатомические особенности (рис. 1):



Рис. 1. Основные измеренные анатомические элементы хвои сосны обыкновенной на поперечном срезе. 1 — кутикула, 2 — эпидермис, 3 — склеренхимы, 4 — гиподермис, 5a — устьица, 5b — устьица, 6a — периферический смоляной канал, 6b — средний смоляной канал, 7a — складчатая паренхима, 7b — складчатая паренхима, 8 — крахмалоносная клетка трансфузионной ткани, 9 — эндодерма, 10a — склеренхимы, 10b — фазовая часть, 10c — клетчатая часть проводящего пучка, 11 — расстояние между пучками, A — ширина, B — толщина хвои.

1. Толщина кутикулярного слоя.
2. Форма, количество и размеры клеток эпидермиса, форма просвета клеток.
3. Количество слоев и размеры клеток гиподермы.
4. Количество устьиц.
5. Подсчет количества смоляных каналов с разделением их на периферические, промежуточные, срединные (паренхиматические) и центральные.
6. Количество слоев складчатой паренхимы на внутренней (морфологически нижней) и наружной (верхней) стороне листа.
7. Форма и степень складчатости клеток паренхимы.
8. Форма и количество клеток эндодермы.
9. Количество склеренхимных, трахеидных и крахмалоносных паренхимных клеток, находящихся в стели на разрезе.
10. Количество ксилемных клеток в обоих проводящих пучках.
11. Расстояние между проводящими пучками.

Для определения размера клеток гиподермы, эндодермы и складчатой паренхимы подсчитывалась их длина в тангенциальном направлении (а для складчатой паренхимы и ширина) у 10 шт. на каждом срезе. Клетки складчатой паренхимы (из слоя, прилегающего к гиподерме) предварительно зарисовывались с помощью рисовального аппарата. При изучении гиподермы не измерялись клетки, прилегающие к устьицам, и клетки, расположенные против периферических смоляных ходов. Итак, мы изучили особенности покровных, проводящих и механических тканей, смоляных каналов и ассимилирующей ткани.

Прежде чем перейти к изложению результатов исследования, отметим некоторые общие черты анатомического строения хвои, не подвергающиеся каким-либо изменениям в зависимости от географической среды обитания. Во всех случаях наблюдается наличие только однослойной гиподермы. Количество слоев ассимиляционной паренхимы — два с внутренней и три с наружной (верхней) стороны. Форма клеток эпидермиса округлоконическая, а просвета — разнообразная: от щелевидной до округлой. Околопучковая склеренхима обычно располагается рядом с флоэмной частью двуслойно, а рядом с ксилемой однослойно и нередко не на всем протяжении ксилемы.

#### ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗМЕНЕНИЯ РАЗМЕРОВ ПОВРНЫХ И МЕХАНИЧЕСКИХ ТКАНЕЙ

Для древесных пород, произрастающих в суровом континентальном климате, защитные покровные ткани играют очень важную роль, предохраняя основные элементы листа от повреждений в зимние холода, при весенних и осенних заморозках и в летнюю жару. Естественно и предположение о том, что с усилением континентальности климата, которое в наших условиях наблюдается по мере приближения к северному участку, увеличивается и толщина кутикулярного покрова хвои.

Расчеты показывают, что у сосны самого северного участка (Ухтинского) толщина кутикулы хвои действительно наивысшая. В то же время сосна из Гайнского участка имеет заметно менее высокий показатель, чем сосна южнее расположенного Фокинского.

Изученные нами образцы хвои, однако, имели некоторые различия по толщине и ширине листовой пластинки. Для того чтобы учесть данное обстоятельство, мы вычислили индексы, характеризующие относительную величину каждого анатомического элемента, поскольку размеры их безусловно коррелированы с общими размерами органа. Для

толщины кутикулярного покрова, толщины клеток эпидермиса, гиподермы и эндодермы использовано отношение этих показателей к общей толщине листа  $B$ , а для тангенциальных размеров (длины) клеток эпидермиса, гиподермы, эндодермы и т. д. — отношение к общей ширине листа  $A$ .

При таком расчете оказывается, что относительная толщина кутикулы одинакова на Фокинском и Ухтинском участках и заметно ниже на Гайнском (табл. 5).

При измерении длины клеток эпидермиса обнаружено снижение абсолютной длины на южном участке. Относительная длина клеток всюду одинакова. Следовательно, этот признак определяется общими размерами (шириной) хвои. Более показательной величиной может служить толщина клеток эпидермиса.

На Фокинском участке его абсолютная толщина заметно ниже, чем на Гайнском и Ухтинском участках. Различия здесь вполне достоверно ( $t_{1-2}=4,8$ ;  $t_{1-3}=6,1$ , т. е. больше 3,0). Два последних участка отличаются друг от друга очень незначительно — на 0,35 мк (превышение для Ухтинского) и критерий достоверности  $t=1,5 < 3,0$ .

Однако, если вычислить показатель, характеризующий отношение толщины эпидермиса к толщине хвоинки, то такого заметного различия между популяциями уже не обнаруживается. Толщина клеток эпидермиса (как и их длина) определяется в значительной степени размерами поперечного сечения хвоинки.

Что касается формы клеток эпидермиса, то обычно преобладают округлоконические клетки с различного типа просветом — от щелевидного до округлого.

Гиподерма выполняет, как известно, также функции защитной покровной ткани. У сосны эта ткань, по нашим наблюдениям, однослойная, хотя по В. Ф. Раздорскому (1949), она может быть и двух- и трехслойной. Измерения показывают, что величина клеток гиподермы как будто

Таблица 5  
Средняя толщина кутикулы и размер клеток эпидермиса у хвои сосны на участках

М ± m	Кутикула (толщина), мк			Эпидермис (длина клеток), мк			Эпидермис (толщина клеток), мк				
	С, %	Длины	M/B	М ± m	С, %	Длины	M/A	С, %	Длины	M/B	
6,40 ± 0,28	12,2	5,71—7,89	0,0104	13,81 ± 0,64	13,0	10,54—16,27	0,0111	13,0 ± 0,23	5,9	12,20—14,60	0,0210
5,78 ± 0,22	11,6	5,18—7,09	0,0085	14,84 ± 0,52	10,4	13,44—17,09	0,0112	14,35 ± 0,16	2,9	13,93—15,00	0,0212
7,35 ± 0,33	13,6	6,52—9,44	0,0709	14,85 ± 0,35	7,5	13,30—17,30	0,0110	14,70 ± 0,17	3,7	14,70 ± 15,67	0,0218

Фокинский

Гайнский

Ухтинский



Таблица 6

Величина клеток гиподермы у хвоя сосны

Участок	Длина, мк			Ширина (толщина), мк		
	M	Лимиты	$\frac{M}{A}$	M <sub>1</sub>	Лимиты	$\frac{M_1}{B}$
Фокянский . . . . .	14,56	12,41—17,24	0,011	7,42	6,23—8,46	0,012
Гайнский . . . . .	14,10	12,30—15,84	0,010	7,31	6,20—9,16	0,010
Ухтинский . . . . .	15,06	11,70—18,06	0,011	7,93	6,54—9,58	0,011

Примечание. Измерялись клетки, расположенные между устьищами; клетки, прилегающие непосредственно к устьищам, имеют значительно больший размер и сильно варьируют по ширине.

бы меняется незначительно в различных районах Предуралья (табл. 6). Во всяком случае, коэффициент достоверности различия между деревьями из отдельных популяций меньше 3. Вычисление индексов позволяет, однако, отметить некоторое снижение относительной толщины эпидермиса опять же на Гайнском участке по сравнению с двумя другими, хотя и здесь разница не достоверна ( $t=1,5$ ). К образованиям, выполняющим в известной степени функции защитной ткани, следует отнести и эндодерму, отграничивающую стель, или центральный цилиндр, в котором находятся проводящие пучки. У самого северного и самого южного участков абсолютная длина и ширина клеток эндодермы одинакова, а на Гайнском участке эти показатели заметно больше (табл. 7).

Вычисление индексов показывает, что на самом деле на Ухтинском участке уменьшаются размеры клеток и одновременно увеличивается их количество. Снижение относительного размера клеток эндодермы доказывается статистически ( $t=3,5-3,6$ ).

Таблица 7  
Величина и количество клеток эндодермы

Участок	Колич. клеток		Длина, мк	
	M	Лимиты	M <sub>1</sub>	Лимиты
Фокянский . . . . .	45,5	43—50	36,55	32,81—39,50
Гайнский . . . . .	46,7	40—51	38,23	33,90—45,01
Ухтинский . . . . .	51,9	46—58	35,28	32,30—38,80

Участок	Длина, мк		Ширина, мк	
	$\frac{M_1}{A}$	M <sub>2</sub>	Лимиты	$\frac{M_2}{B}$
Фокянский . . . . .	0,029 ± 0,0006	19,58	16,86—24,39	0,031 ± 0,0012
Гайнский . . . . .	0,028 ± 0,0014	21,90	18,52—23,94	0,032 ± 0,0011
Ухтинский . . . . .	0,026 ± 0,0006	18,52	16,65—21,19	0,027 ± 0,0009

И, наконец, рассмотрим количество склеренхимных клеток, находящихся в центральном цилиндре (табл. 8). Число клеток сильно различается в каждой популяции. На Гайнском участке оно снижено по сравнению с другими, а на Ухтинском — резко увеличено.

Таблица 8  
Количество склеренхимных клеток в центральном цилиндре хвоя

Участок	M ± m	c	Лимиты	Досто- верность	$\frac{M}{S}$
Фокянский . . . . .	73,50 ± 1,88	8,6	62—81	4,3	191,4
Гайнский . . . . .	63,22 ± 1,53	7,3	58—71	8,6	140,8
Ухтинский . . . . .	92,50 ± 3,03	10,4	82—112		204,6

Разница во всех случаях достоверна. При расчете индексов (отношение числа клеток к площади сечения хвоя) соблюдается тот же порядок, что и для абсолютных величин, однако показатели Фокянского и Ухтинского участков сближаются и разница между ними становится недостоверной. Резкое отличие Гайнского участка сохраняется и статистически достоверно ( $t=6,5 > 3$ ). Околопучковая склеренхима в хвое сосны обычно располагается двухслойно около флоэмы и однослойно — около ксилемы. Иногда у отдельных участков ксилемной части пучка склеренхимные клетки вообще отсутствуют.

Оценка приведенного материала позволяет сделать следующие выводы:

1. Абсолютная величина и количество клеток изученных анатомических элементов хвоя сосны варьируют в зависимости от того, в каком географическом районе взяты образцы хвоя.

2. Наблюдается незначительное увеличение абсолютных размеров кутикулы и покровных тканей (особенно их толщины), а также количества клеток эндодермы и склеренхимных клеток центрального цилиндра по направлению с юга на север.

3. На Гайнском участке абсолютные размеры кутикулярного слоя, длина и ширина клеток гиподермы и число склеренхимных волокон меньше, чем на двух других, а размеры клеток эндодермы, наоборот, — больше. Сосна Ухтинского района отличается повышенным количеством склеренхимных и эндодермальных клеток.

4. Возникновение отмеченных выше закономерностей в основном определяется коррелятивными соотношениями между общими размерами (шириной и толщиной) листа и размерами анатомических элементов. При увеличении ширины листа *A* увеличиваются и абсолютные размеры: длина клеток эпидермиса, гиподермы и эндодермы, при увеличении его толщины *B* — ширина этих клеток. Данное обстоятельство хорошо заметно при вычислении индексов — отношений между абсолютными размерами анатомических элементов, с одной стороны, и размерами листа (хвоя), — с другой.

5. В ряде случаев указанная корреляция размеров листа частично нарушается и становятся заметны отклонения в анатомическом строении хвоя. Так, на Гайнском участке хвоя отличается пониженной относительной толщиной кутикулы и клеток гиподермы, а также уменьшенным количеством склеренхимных клеток, находящихся в центральном цилиндре.

На Ухтинском участке у хвоя клетки эндодермы по относительной величине гораздо меньше, чем в других районах.

#### ИЗМЕНЕНИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ АССИМИЛЯЦИОННЫХ ТКАНЕЙ И УСТЬИЦ

Нами были изучены следующие показатели, характеризующие в той или иной степени особенности ассимиляционной деятельности растений: количество устьиц по всему периметру поперечного среза, форма клеток («степень складчатости») ассимиляционной складчатой хлорофиллоносной паренхимы и количество ее слоев (табл. 9).

Таблица 9

Количество устьиц на поперечном срезе и степень складчатости хлоренхимы

Участок	Устьица, абс. колич. шт.			Кол-во на 1 мм периметра	% складчатости		
	$M \pm m$	$C$	Лимиты		$M \pm m$	$C$	Лимиты
Фокинский . . . . .	$15,50 \pm 0,55$	10,0	14—18	7,95	$34,13 \pm 1,02$	8,5	30,44—38,99
Гайнский . . . . .	$13,78 \pm 0,52$	11,3	12—16	6,56	$29,82 \pm 0,89$	8,9	24,44—33,36
Ухтинский . . . . .	$14,00 \pm 0,32$	7,4	12—15	6,63	$28,86 \pm 0,76$	8,3	25,60—32,96

Расчет числа устьиц показывает, что в более благоприятных условиях, на южном участке, оно несколько больше. Это может способство-



Рис. 2. Форма клеток складчатой паренхимы хвои двух деревьев сосны обыкновенной: а — из Фокинского; б — из Ухтинского участка.

вать и лучшей работе фотосинтезирующего аппарата листа. На Гайнском и Ухтинском участках различия по этому признаку хвои не имеет. Расхождение абсолютных показателей хвои южного участка от двух других недостоверно ( $t=2,3-2,4 < 3,0$ ), но при расчете индексов оно сильно повышается, при этом коэффициент  $t > 3,0$ .

Клетки хлорофиллоносной паренхимы хвои сосны очень разнообразны по своей форме и величине. Поэтому мы обратили внимание только на одну их особенность — степень складчатости. Этот показатель может, по нашему мнению, характеризовать потенциальные возможности клетки хлоренхимы к ассимиляции углекислоты из воздуха и к обменным процессам внутри листа. Чем более выражена складчатость клеток, тем больше поверхность их тела и выше степень соприкосновения с межклетным пространством. Кроме того, образование выступов внутрь полости клетки, т. е. развитие складчатости, позволяет разместиться большему числу хлорофилловых зерен в одной клетке (Раздорский, 1949). Процент складчатости вычислялся путем расчета соотношения суммы длин выступов к общей длине периметра клетки.

Изменчивость степени складчатости характеризуется теми же закономерностями, что и количество устьиц (рис. 2. Цифры для перевода в микроны следует разделить на 0,46). Фокинский участок заметно отличается по этому показателю от двух других. Разница достигает 4—5% и достоверна ( $t > 3,0$ ). Гайнский и Ухтинский участки между собой отличаются несущественно, хотя и наблюдается некоторая тенденция к уменьшению степени складчатости по мере удаления на север.

Таким образом, оба показателя, характеризующие свойства хвои, касающиеся ассимиляционной функции ее, подчиняются общей закономерности: как количество устьиц, так и степень складчатости клеток паренхимы увеличивается в условиях более благоприятных для роста сосновых насаждений, т. е. на южном Фокинском участке.

Количество слоев складчатой паренхимы у различных образцов хвои одинаково: на выпуклой стороне хвоинки их обычно три, а на плоской, внутренней — два.

#### ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОВОДЯЩИХ ТКАНЕЙ

Проводящая система хвои сосны представлена прежде всего двумя проводящими пучками, состоящими из ксилемной и флоэмной части. С ними тесно связаны своими жизненными функциями трахеидные клетки трансфузионной ткани, передающие воду с минеральными и другими веществами из ксилемы проводящих пучков в хлоренхиму, и живые крахмалсодержащие клетки, по которым идет ток органических веществ из хлоренхимы во флоэму проводящих пучков.

Изменение количества клеток ксилемы проводящих пучков показало значительное преимущество хвои Ухтинского участка (табл. 10).

Таблица 10

Количество клеток ксилемы проводящих пучков, на поперечном срезе хвои

Участок	1-й пучок			2-й пучок			Сумма	Относительное кол-во клеток на ед. площади, мм
	$M \pm m$	$C$	Лимиты	$M \pm m$	$C$	Лимиты		
Фокинский . . . . .	$41,0 \pm 1,44$	9,9	36—47	$41,5 \pm 1,64$	11,2	36—48	82,5	214
Гайнский . . . . .	$38,2 \pm 1,67$	13,4	32—46	$40,6 \pm 1,37$	10,1	37—50	78,8	175
Ухтинский . . . . .	$59,6 \pm 2,59$	13,8	49—68	$59,9 \pm 2,86$	15,1	47—71	119,5	265

Среднее количество ксилемных клеток здесь достигает 119,5 шт. против 78,8—82,5 в хвое, собранной на Фокинском и Гайнском участках. Разница, безусловно, достоверна ( $t > 3$ ). В двух же последних участках количество ксилемных клеток почти одинаково, несмотря на сильное различие в природно-климатических и лесотипологических условиях этих районов.

Обращает на себя внимание интересный факт: среднее количество клеток в 1-м и 2-м пучках совершенно одинаково. Проводящие системы в хвойнке развиваются довольно равномерно.

Подсчет относительного количества клеток ксилемы подтверждает еще раз повышенную насыщенность этими элементами проводящих пучков хвои Ухтинского участка и показывает, кроме того, резкое снижение их в хвое Гайнского участка (табл. 11).

Таблица 11

Количество трахеидных и живых крахмалсодержащих паренхимных клеток в трансфузионной ткани на поперечном срезе хвои

Участок	Трахеидные клетки				Крахмалсодержащие клетки			
	$M \pm m$	<i>S</i>	Лимиты	На ед. площади мм <sup>2</sup>	$M \pm m$	<i>S</i>	Лимиты	На ед. площади мм <sup>2</sup>
Фокинский	152,2 ± 4,4	8,9	134—171	396	36,1 ± 1,58	12,4	30—42	94
Гайнский	160,2 ± 4,7	8,8	143—183	357	55,3 ± 2,39	12,9	43—63	123
Ухтинский	172,8 ± 3,3	6,1	158—190	382	52,3 ± 2,00	12,0	44—65	116

Параллельно с увеличением числа клеток ксилемы умножается количество трахеидных клеток, развитие которых, по-видимому, тесно взаимосвязано. В хвое сосны Ухтинского участка их образуется наибольшее количество. По этому признаку хвоя достоверно отличается от Фокинского участка ( $t = 3,7$ ) и менее достоверно от Гайнского ( $t = 2,2$ ). Различия между Фокинским и Гайнским участками невелики и недостоверны ( $t = 1,2$ ). Однако отмеченная закономерность связана с неодинаковым размером поперечного сечения хвои из разных участков. При пересчете на единицу площади поперечного сечения становится заметным сниженное количество трахеидных клеток у хвои Гайнского участка по сравнению с другими.

Абсолютное количество крахмалсодержащих клеток в центральном цилиндре, как и в предыдущем случае, минимально в хвое из Фокинского участка. Различия достоверны ( $t > 3$ ). Гайнский и Ухтинский участки по этому признаку друг от друга не отличаются. То же наблюдается и для относительного количества этих клеток.

Таблица 12

Расстояние между проводящими пучками на поперечном срезе, мк

Участок	$M \pm m$	<i>S</i> , %	Лимиты	Относительное расстояние $\frac{M}{A}$
Фокинский	234,7 ± 6,60	8,0	207—256	0,189
Гайнский	185,3 ± 3,89	5,5	170—199	0,140
Ухтинский	191,9 ± 9,32	15,3	146—235	0,143

Многие исследователи (Gausseu, 1960; Моисеева, 1938 и др.) придают определенное значение измерению расстояния между проводящими пучками для полного представления об анатомическом строении хвои.

Мы также провели такие измерения (табл. 12) и установили, что хвоя Фокинского участка заметно отличается от других образцов как по абсолютной, так и по относительной величине расстояния между пучками. Отличие это вполне достоверно ( $t = 6,6$ ). Хвоя с Гайнского и Ухтинского участка по данному признаку не различается.

В отношении проводящих тканей можно сделать следующие выводы:

1. Наибольшее абсолютное и относительное количество клеток ксилемы проводящих пучков наблюдается на Ухтинском, наименьшее — на Гайнском участке.
2. Абсолютное количество трахеидных клеток трансфузионной ткани увеличивается с юга на север, а для относительного наблюдается заметное снижение на Гайнском участке.
3. Как абсолютное, так и относительное количество крахмалсодержащих клеток в центральном цилиндре примерно одинаково у хвои Гайнского и Ухтинского участка и меньше у хвои Фокинского.
4. Расстояние между проводящими пучками (и в абсолютном, и в относительном выражении) у хвои Фокинского участка гораздо больше, а на двух других участках — почти одинаково.

#### КОЛИЧЕСТВО СМОЛЯНЫХ КАНАЛОВ

В изученных образцах хвои, как правило, встречаются лишь периферические смоляные каналы. Очень редко можно увидеть промежуточные, срединные и почти никогда — центральные смоляные ходы. Суммарное количество каналов колебалось от 7 до 12 шт. на одном срезе и составляло в среднем на участках: Фокинском 9,75; Гайнском 10,44; Ухтинском 10,90. Различия между образцами малы и недостоверны ( $t < 3$ ).

Сопоставим полученные нами данные с результатами наблюдения других авторов (табл. 13). По сравнению с районами Зауралья, Новгородской области, Латвийской ССР, Украины и некоторыми другими районами количество смоляных каналов в Предуралье снижено, но по сравнению со многими популяциями Западной Европы оно увеличено.

#### ВЫВОДЫ

Изучение анатомических элементов хвои сосны показывает определенные различия, возникающие в анатомическом строении в различных природно-климатических районах Предуралья. Комплекс факторов, из которых наибольшее значение имеют климатические и почвенно-гидрологические, обуславливает изменения покровных и проводящих тканей, ассимилирующих органов. Возможно, что имеют значение и генетические

Таблица 13

Среднее количество смоляных каналов в хвое сосны в различных районах ареала сосны

Район	Среднее количество	Автор
Кустанайская обл.	15,5	Правдин, 1964
Курганская обл.	12,7	"
Челябинская обл.	12,8	"
Пермская обл.		
юг	9,7	Наши данные
север	10,4	"
Ком. АССР	10,9	"
Крымская обл.	7,9	Соколов, 1928
Новгородская обл. УССР	13,5	"
Латвийская ССР	8,3—13,7 8,0—13,8	Моисеева, 1938 Калиныч, Рунайс, Милютина, 1955
Шотландия	8,6	Steven, Carbisle, 1959
Польша	12—12,5	Sokolowski, 1931
Пиреней	3—8	Gausseu, 1960
Франция (центральный массив)	5—8	"
Северная Испания	3—8	"
Восточные Альпы	9—13	"
Карпаты	4—7	"

причины. Как видно, эти изменения носят только количественный характер. Качественных отличий в строении хвои мы не обнаружили. Это и понятно: популяции сосны Предуралья относятся к одной внутривидовой систематической группе. Количественные же различия могут возникать в хвое одной генетической группы под влиянием действия тех или иных факторов. А. Н. Шатерникова (1929) показала, что при заболачивании местности уменьшается количество устьиц и склеренхимных клеток в хвое сосны. По М. Моисеевой (1938), при увеличении освещенности хвои больше образуется механических элементов, устьиц, смоляных ходов, проводящих пучков, а эпидермис и смоляные каналы становятся крупнее.

Какие же изменения происходят в анатомическом строении хвои в зависимости от того, в каком участке были взяты образцы?

Ясной географической смены, что можно было бы ожидать для большинства признаков при передвижении с юга на север, не наблюдается. Отмеченное увеличение толщины покровных тканей (и количества механических клеток) объясняется просто изменением толщины взятых для анализа хвоинок. При изучении хвои необходимо учитывать коррелятивные отношения между общими размерами ее и размерами отдельных органов, чтобы не впасть в заблуждение, объединяя закономерности в изменении анатомических структур. Поэтому мы обратили основное внимание на относительные показатели, отдавая им предпочтение перед абсолютными величинами.

Хвоя из разных участков отличается отдельными показателями. Так, образцы из Гайнского участка характерны общим ослаблением системы покровных и механических тканей и анатомических элементов, проводящих воду с растворенными минеральными веществами (ксилемы и трахеидных клеток). Сосна же более северного, Ухтинского участка отличается, наоборот, укреплением механической основы своей структуры, хотя она произрастает в условиях избыточного увлажнения, что, по данным А. Н. Шатерниковой, должно было бы вызвать изменение количества склеренхимных клеток.

Оба этих северных участка отличаются от более южного, Фокинского, тем что такие важные для ассимиляционной деятельности листа показатели, как количество устьиц и степень складчатости клеток паренхимы, заметно уменьшены. Создается впечатление, что на южном участке хвоя более приспособлена к высокой интенсивности фотосинтеза. В то же время здесь уменьшено количество крахмалсодержащих клеток в центральном цилиндре, а расстояние между проводящими пучками значительно больше, чем на двух северных участках. По количеству смоляных каналов каких-либо различий мы не заметили.

Таким образом, на изученной территории не обнаружено ясно выраженной клинальной изменчивости. Дифференциация признаков обуславливается, по-видимому, многими пока мало известными причинами. Направления в изменении разных показателей не совпадают. В то же время можно предполагать, что по совокупности анатомических признаков популяции сосны северных (Ухтинского и Гайнского) участков генетически более близки между собой и значительно отличаются от южного (Фокинского).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алисов Б. П. Климат СССР. М., Изд-во МГУ, 1956.  
Гладкова Л. И. Морфоанатомические и эколого-физиологические особенности сосны обыкновенной разного географического происхождения. (Автореф. канд. дисс.). М., 1955.

- Калинин А. И., Рупайс Е. А., Милюткина С. В. Исследование хвои высокосмолоносных сосен. — Изв. АН Латв. ССР, 1955, 3(92).  
Каппер О. Г. Хвойные породы. М.—Л., Гослесбуиздат, 1952.  
Моисеева М. До анатомичної будови хвоїнки деревини української сосни. Отд. отт. из «Збірник пам'яті акад. О. В. Фоміна», Изд-во АН УССР, 1938.  
Нестерович Н. Д., Пономарева А. В. О некоторых анатомических особенностях хвои древесных пород. — Бюлл. Ин-та биол., 1960—1961, № 6 (Минск).  
Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. (Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция). М., «Наука», 1964.  
Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М., «Сов. наука», 1949.  
Соколов П. Я. К вопросу о географических расах *Pinus silvestris* L. Изв. Глав. бот. сада СССР, 1928, вып. 27, № 5—6.  
Фомин А. В. К систематике крымско-кавказских видов и подвидов рода *Pinus*. — Вестн. Тифлис. бот. сада, 1914, вып. 34.  
Шатерникова А. Н. Влияние различного стояния грунтовых вод в почве на анатомическое строение сосны. — Труды по лесному делу. Ленинградский филиал, Центральная ЛОС, 1929.  
Gausson H. Les gymnospermes, actuelles et fossiles. — Trav. Lab. forestiere Toulouse, 1060, t. 2, vol. 1.  
Holmerz C. G., Ortenblad T. Om den hognordiska tallformen *Pinus silvestris* L. lapponica Fries. — K. Svenska vetenskapskad. handl., 1888, 13, 3.  
Sokolowski S. Prace biometryczne nad rasami sosny zwyczajnej (*Pinus silvestris* L.) na ziemiach Polski. — Polska Acad. Umiejetnosci. Krakow, 1931.  
Steven H. M., Garlisle A. The native pinewoods of Scotland. Edinburgh — London, 1959.

Л. А. СЕМКИНА

**ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ПИГМЕНТОВ  
В РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ОКРАСКЕ ЛИСТЬЯХ  
БАРБАРИСА ОБЫКНОВЕННОГО**

Как известно, в пределах вида часто встречаются вариации, отличающиеся по окраске листьев. Наиболее характерные из них красные

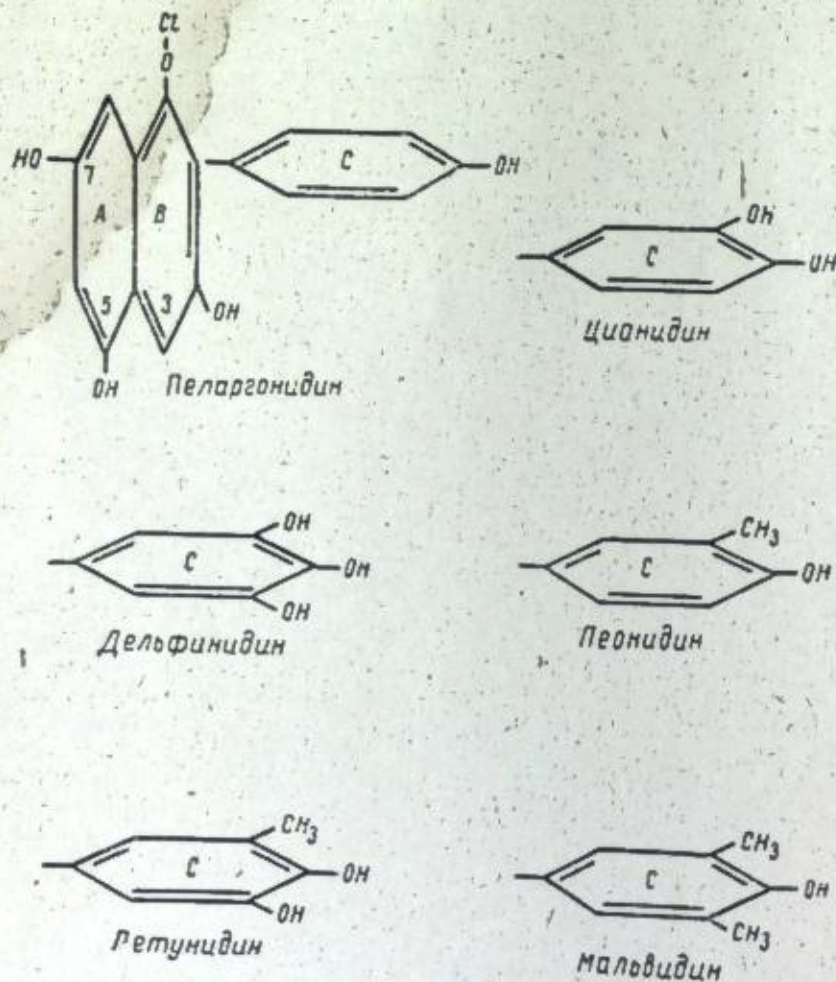


Рис. 1. Структурная формула пеларгонидина и боковые кольца других антоцианидинов.

листные и пурпурнолистные формы. Особенностью этих вариаций является дополнительное содержание пигментов клеточного сока — антоциана.

Антоцианы — гетероциклические соединения, у которых цикл бензо- фенольный радикал. В клетках растений антоцианы находятся в форме гликозидов или антоцианинов, у них к молекуле антоциана присоединены одна или две молекулы сахара (3-е и 5-е положение, рис. 1). Агликонового сока наиболее часто встречаются пеларгонидин, цианидин и дельфеонидин; они отличаются друг от друга только степенью окисления, производными цианидина и дельфинидина (см. рис. 1).

Вопрос о различиях в накоплении пигментов клеточного сока и пигментов пластид в окрасочных вариациях растений разработан недостаточен. Имеющиеся данные в отношении содержания и накопления пигментов пластид у красных и зеленых листьев можно суммировать следующим образом:

- 1) содержание хлорофилла в зеленых листьях больше, чем в красных (Станко, Закман, 1964; Арешидзе, 1964; Kuilman, 1930);
- 2) в красных и зеленых листьях это содержание одинаковое (Gabrielsen, 1940; Willstätter, Stoll, 1918);
- 3) красные листья содержат больше пластидных пигментов, чем зеленые (Глушенко, Соколова и др., 1966; Blank, 1947).

Что же касается накопления и содержания пигментов клеточного сока у различно окрашенных вариаций, то таких данных не удалось найти. В связи с этим нами проведены наблюдения с целью показать различия в пигментном составе листьев двух форм барбариса, отличающихся по окраске.

**МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ**

Опыт был поставлен в 1966 г. в ботаническом саду Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР на посадках *Berberis vulgaris* L., который имеет пурпурнолистную вариацию (*atropurpurea* Rgl.), не изменяющую своей окраски в течение вегетационного периода. Листья для анализов брались с 9-летних кустов с одинаково освещенных, однолетних побегов. Определения антоциановых пигментов проводили с интервалом 15 дней, а пигментов пластид — через месяц.

Идентификацию антоциановых пигментов проводили путем сравнения коэффициента Rf в различных растворителях (Bate-Smith, 1950; Harborne, 1958b), химическим путем — по цветным реакциям агликонов методом Гейссмана (1960) и по максимуму поглощения различных пигментов по Харборну (Harborne, 1960).

Количество антоцианов определяли по методу Харборна (Harborne, 1958a) с некоторыми изменениями. Навеску листьев 500 мг экстрагировали 1%-ной HCl в этаноле, затем многократным промыванием петролейным эфиром освобождали от пластидных пигментов. Сумма антоцианов определялась на спектрофотометре СФ-4А при 5300 Å.

Разделение отдельных антоцианинов проводили с помощью хроматографии на бумаге. На лист хроматографической бумаги плотностью 85 г/м<sup>2</sup> наносили 1 мл вытяжки и разгоняли с помощью восходящей хроматографии. Был исследован целый ряд растворителей, но лучше всего разгонка проходила в растворителе 85%-ной муравьиной кислоты + 3N HCl (1:1 в объемном соотношении).

Пятна отдельных антоцианинов мелко разрезались и многократно элюировались раствором этанол — вода — уксусная кислота (70:25:5). Спектрофотометрирование велось при различных длинах волн (5200, 5250, 5300 и 5350 Å). Калибровочная кривая построена по цианидин-моногликозиду при длине волны 5250 Å в растворителе этанол — уксусная кислота — вода (70:25:5). Цианидин-моногликозид (хризантемин) был выделен из черной смородины Т. Г. Деминой в лаборатории биохимии растений Центрального сибирского ботанического сада (СО АН СССР). За предоставленный препарат выражаю ей глубокую благодарность.

Пигменты пластид (хлорофиллы *a* и *b*, каротин, лютеин, виолаксантин и неоксантин) определяли хроматографически по методу Д. И. Сапожникова (1964) на спектрофотометре.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При исследовании пурпурных и зеленых листьев барбариса оказалось, что качественный состав антоциановых пигментов в них одинаков. Пурпурные листья содержат 4 формы антоцианов: пеонидин-, цианидин-, дельфинидин-моногликозиды, четвертая форма представлена очень небольшим количеством, поэтому идентифицировать ее не удалось. Зеленые листья в весенний и осенний период, когда наблюдается их покраснение, содержат в основном два типа антоциана: цианидин- и пеонидин-моногликозид, а дельфинидина — следы. В растворителе 3*M* HCl:85%-ная муравьиная кислота (1:1) исследуемые антоцианы имели значения *R<sub>f</sub>*: дельфинидин-моногликозид 0,37, цианидин-моногликозид 0,50 и пеонидин-моногликозид 0,62.

Основной антоцианин пурпурных листьев пеонидин-3-гликозид, который составляет 55—65% от суммы антоцианов. У зеленых листьев барбариса преобладающим антоцианином является цианидин-3 гликозид, который составляет 70—75% от общего содержания антоцианов.

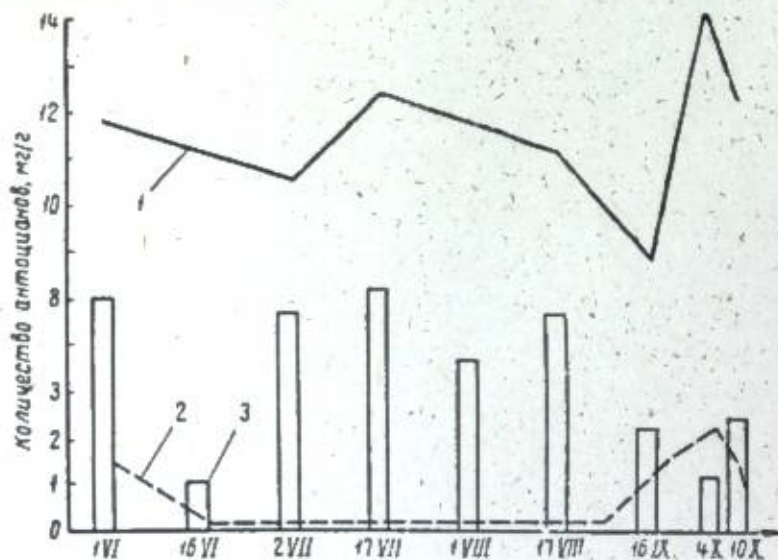


Рис. 2. Сумма антоцианов пурпурных и зеленых листьев (*мг/г* сырого веса) в различные периоды вегетации и сумма температуры за 5 дней перед определением антоцианов (1966 г.). 1 — пурпурные, 2 — зеленые листья, 3 — сумма температур.

Интересно заметить, что осенью, в начале покраснения зеленых листьев, основной антоцианин хризантемин в них составляет 80%, а через месяц происходит увеличение содержания пеонидин-гликозида (метилированной формы цианидина) и сниженное содержание хризантемина (оба антоциана содержатся теперь в равных количествах).

Наблюдаются коренные различия в динамике антоцианов у различных вариаций барбариса в течение вегетационного периода. У пурпуриolistной вариации сумма антоциановых пигментов колеблется менее резко, чем у зеленолистной, и относительно слабо зависит от этапов онтогенеза и условий среды. Можно наблюдать некоторое увеличение содержания антоциана в середине лета (17/VII), после этого максимума идет снижение до середины сентября, затем снова резкое увеличение (рис. 2). В осенний период содержание антоцианов в клетках больше, чем в весенний, в связи с тем, что в результате действия пониженных температур задерживается отток ассимилятов и происходит избыточное накопление сахаров, необходимых для синтеза пигментов (Overton, 1898). У барбариса с зелеными листьями образование антоциана носит временный характер и более заметно зависит от условий среды. Весной распутившиеся листочки имеют красный цвет, но уже через 7—10 дней антоциан исчезает, листья становятся зелеными, и с середины сентября антоциан появляется вновь.

Содержание пигментов пластид в листьях различных форм барбариса, *мг/г* сырого веса (1966 г.)

Дата анализа	Вариация	Хлорофилл <i>a</i>		Хлорофилл <i>b</i>		Лютеин		Каротин		Веолаксантин		Неоксантин	
		<i>M<sub>ср</sub> ± m</i>	<i>t</i>	<i>M<sub>ср</sub> ± m</i>	<i>t</i>	<i>M<sub>ср</sub> ± m</i>	<i>t</i>	<i>M<sub>ср</sub> ± m</i>	<i>t</i>	<i>M<sub>ср</sub> ± m</i>	<i>t</i>	<i>M<sub>ср</sub> ± m</i>	<i>t</i>
18/VII	Пурпурные	2,754 ± 0,244	2,34	1,180 ± 0,104	3,5	0,407 ± 0,033	2,54	0,220 ± 0,013	1,34	0,180 ± 0,017	3,3	0,150 ± 0,027	0,86
	Зеленые	2,190 ± 0,137		0,750 ± 0,065		0,310 ± 0,013		0,200 ± 0,007		0,110 ± 0,013		0,120 ± 0,024	
18/VIII	Пурпурные	2,190 ± 0,182	1,62	0,506 ± 0,091	1,3	0,407 ± 0,024	2,5	0,208 ± 0,018	1,2	0,133 ± 0,020	0,8	0,155 ± 0,015	1,82
	Зеленые	1,797 ± 0,159		0,748 ± 0,087		0,295 ± 0,037		0,176 ± 0,018		0,146 ± 0,087		0,108 ± 0,016	
18/IX	Пурпурные	1,630 ± 0,185	3,7	0,490 ± 0,08	3,45	0,315 ± 0,100	1,16	0,166 ± 0,031	1,02	0,118 ± 0,023	1,17	0,110 ± 0,024	1,52
	Зеленые	0,750 ± 0,15		0,190 ± 0,034		0,197 ± 0,03		0,126 ± 0,026		0,088 ± 0,012		0,071 ± 0,011	
10/X	Пурпурные	0,700 ± 0,182	1,11	0,310 ± 0,089	0,88	0,237 ± 0,026	2,0	0,089 ± 0,008	0	0,105 ± 0,013	1,5	0,095 ± 0,018	0,53
	Зеленые	0,490 ± 0,058		0,230 ± 0,018		0,154 ± 0,03		0,090 ± 0,015		0,083 ± 0,015		0,085 ± 0,006	

Содержание антоцианов у зеленолистной вариации в осенний и весенний периоды в 7—8 раз меньше, чем у пурпурнолистной. Наблюдаются отличия этих вариаций и по содержанию пластидных пигментов.

За весь исследуемый период содержание всех пигментов пластид у пурпурных листьев больше, чем у зеленых (таблица). Статистически достоверны различия по содержанию хлорофиллов *a* и *b* и лютеина. Различия пурпурных и зеленых листьев по накоплению каротина, виолаксантина и неоксантина статистически не обеспечено.

Следует отметить, что в конце вегетационного периода, при усиленном распаде пластидных пигментов, не наблюдается статистической достоверности различий в результате повышенного варьирования в содержании хлорофилла в клетках различных особей, но превышение в содержании пластидных пигментов пурпурных листьев в сравнении с зелеными все-таки имеется. По-видимому, в зеленых листьях хлорофилл находится в более активной форме и быстрее происходит его самообновление, в пурпурных же листьях антоциан препятствует самообновлению хлорофилла, в результате этого происходит его большее накопление. По данным С. И. Лебедева и Л. Г. Литвиненко (1966), хлоропласты антоциансодержащих листьев обладают меньшей фотохимической активностью, чем хлоропласты зеленых листьев; это подтверждает предположение о том, что антоциансодержащие листья содержат хлорофилл в большом количестве, но в менее активной форме.

#### ВЫВОДЫ

1. Пурпурнолиственная вариация барбариса имеет основной пигмент — леонидин, а зеленолиственная — цианидин-моноголикозид.
2. Качественный состав антоцианов не изменяется в течение вегетации.
3. У пурпурнолистной вариации содержание антоцианов менее зависит от действия факторов внешней среды, чем у зеленолистной вариации, у которой антоциан является временным образованием, появляющимся при изменении условий среды.
4. Пурпурнолиственная вариация характеризуется повышенным содержанием пластидных пигментов в листьях.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Арешидзе И. В. Пигменты и фотосинтез некоторых антоциансодержащих растений. (Автореф. канд. дисс.). Одесса, 1964.
- Гейссман Т. Антоцианы, халконы, аурины, флавоны и родственные им водорастворимые растительные пигменты. — В сб. «Биохимические методы анализа растений», М., Изд-во иностр. лит., 1960.
- Глущенко И. Е., Соколова Л. К., Кружалин А. С., Шведская З. М. Изменение пигментного состава у химерных растений капусты и их семенных потомств. — С.-х. биология, 1966, т. 1, № 2.
- Лебедев С. И., Литвиненко Л. Г. Сравнительное исследование фотохимической активности хлоропластов антоциансодержащих и зеленых форм растений. — В сб. «Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза», Киев, «Наукова думка», 1966.
- Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. Под ред. Д. И. Сапожниковой. М.—Л., «Наука», 1964.
- Станко С. А., Закман М. М. К вопросу о физиологической роли антоцианов в растениях. — Бот. ж., 1964, т. 49, № 3.
- Bate-Smith E. C. Antocyanins, flavones and other phenolic compounds. — Biochem. Soc. Symp., 1950, 3, N 62.
- Blank F. The anthocyanin pigment of plants. — Bot. Rev., 1947, vol. 13, N 5.
- Gabrielsen E. K. Einfluß der Lichtfaktoren auf die Kohlensäurenassimilation der Laubblätter. — Dansk. bot. Ark., 1940, 10, 1.

- Harborne J. B. Spectral methods of characterizing anthocyanins. — Biochem. J., 1958a, vol. 70, 1.
- Harborne J. B. The chromatographic identification of anthocyanin pigments. — J. chromatogr., 1958b, vol. 1, № 6.
- Harborne J. B. Plant polyphenols. — Biochem. J., 1960, vol. 74, № 2.
- Kuillman L. W. Physiologische Untersuchungen über die Anthocyane. — Rec. Trav. Bot. neerl., 1930, 27, 287.
- Overton F. Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von roten Zellsaft bei Pflanzen. — Pringsheims. Jahrbücher f. Wissensch. Bot., 1898, Bd 23.
- Willstätter R., Stoll A. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Springer-Verlag, Berlin, 1918.

С. А. МАМАЕВ

**ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В СОДЕРЖАНИИ  
ХЛОРОФИЛЛА В ХВОЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ**

Известно, что у древесных растений существует географическая изменчивость в накоплении хлорофилла (Engler, 1913; Любименко, 1914; Langlet, 1936; Дерюжкин, 1955; Правдин и Щербина, 1961; Шутяев, 1964 и др.). Хотя данные об этом весьма противоречивы, однако они уже позволяют обсуждать проблему изменения содержания этого важнейшего вещества в различных географических районах. В отношении индивидуальной изменчивости в накоплении зеленых пигментов материалов гораздо меньше. Правда, имеются важные исследования Э. Баура (Baur, 1920), 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 даже расы, различающиеся по количеству хлорофилла в листьях: нормально окрашенные (viridis), желто-зеленые (xantho-viridis), бледно-зеленые (albo-viridis 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 об альбиносных молодых растениях (проростках) у сосны австрийской (Johnson, 1948), сосны обыкновенной (Eiche, 1955), ели обыкновенной (Tralau, 1958), а также у ячменя (Granick, 1949; 1950, цит. по Tralau, 1958; Wettstein, 1960) и других однолетних видов. Все эти исследования, как правило, затрагивали вопрос об индивидуальной изменчивости в накоплении хлорофилла у растений на самых первых этапах их жизни (проростки и семена). Неизвестно, сохраняются ли различия между отдельными особями на других этапах онтогенеза, в более старшем возрасте.

Мы попытались проследить накопление хлорофилла у разных деревьев сосны обыкновенной в течение наиболее важного периода жизни хвои — на первый и второй год. Вблизи г. Свердловска в чистом сосновом бору (тип леса сосняк травяной) было отобрано 9 деревьев, находящихся вблизи друг от друга. С них в течение двух вегетационных сезонов собирались образцы хвои для определения хлорофиллов *a* и *b*. Хвоя собиралась с одних и тех же ветвей, со средней части кроны, в утренние часы. Деревья были относительно одинаково развиты, имели примерно один и тот же возраст 18—25 лет, для анализа использовалась хвоя с южных хорошо освещенных ветвей. Определение хлорофилла велось методом бумажной хроматографии (Саложников, Бронштейн, Красовская, 1955).

В табл. 1 приведены данные об изменчивости в суммарном содержа-

Таблица 1  
Суммарное содержание хлорофиллов (мг/г сырого веса) и его изменчивость в различные сроки (по месяцам) у деревьев сосны обыкновенной

№ модели	VII	VIII	IX	X	I	III	IV	VIII
1	0,45	0,62	0,74	0,71	0,84	0,64	0,62	1,38
2	0,58	0,64	0,86	0,68	0,73	0,63	0,60	1,16
3	0,70	0,75	0,89	0,77	0,73	0,57	0,65	1,19
4	0,59	0,56	0,62	0,66	0,56	0,40	0,44	1,01
5	0,34	0,56	0,77	0,81	0,60	0,50	0,59	1,09
6	0,52	0,58	0,68	0,62	0,49	0,44	—	0,88
7	0,51	0,79	0,66	0,87	0,71	0,65	0,69	0,88
8	0,46	0,57	0,60	0,64	0,57	0,52	0,51	0,96
9	0,49	0,73	0,78	0,75	0,73	0,57	0,62	1,17
Средняя	0,51 ± 0,034	0,65 ± 0,030	0,74 ± 0,034	0,72 ± 0,028	0,66 ± 0,037	0,55 ± 0,030	0,59 ± 0,028	1,07 ± 0,055
Диапты	0,34—0,70	0,56—0,79	0,60—0,89	0,62—0,87	0,49—0,84	0,40—0,65	0,44—0,69	0,88—1,38
С, %	20,0	13,8	13,8	11,5	17,0	16,2	13,5	15,4



Изменчивость содержания хлорофилла *a* и *b* у отдельных деревьев в различные сроки (по месяцам)

Показатель	Изменчивость содержания хлорофилла <i>a</i> и <i>b</i> у отдельных деревьев в различные сроки (по месяцам)							
	VII	VIII	IX	X	I	III	IV	VIII
<b>Хлорофилл <i>a</i></b>								
Среднее количество, мг/г	0,38 ± 0,024	0,50 ± 0,022	0,56 ± 0,025	0,53 ± 0,031	0,50 ± 0,032	0,41 ± 0,021	0,45 ± 0,022	0,79 ± 0,037
Диапазы	0,25—0,51	0,44—0,60	0,47—0,67	0,48—0,61	0,39—0,63	0,31—0,49	0,34—0,52	0,60—1,00
<i>C</i> , %	19,2	13,3	13,4	9,3	19,5	15,4	13,5	14,1
<b>Хлорофилл <i>b</i></b>								
Среднее количество, мг/г	0,13 ± 0,010	0,150 ± 0,008	0,18 ± 0,010	0,19 ± 0,012	0,16 ± 0,013	0,14 ± 0,009	0,14 ± 0,008	0,28 ± 0,018
Диапазы	0,9—0,19	0,12—0,19	0,13—0,22	0,14—0,26	0,10—0,21	0,09—0,17	0,10—0,17	0,21—0,38
<i>C</i> , %	23,4	16,2	16,3	19,3	23,9	19,4	15,9	19,7

нии хлорофиллов *a*+*b* у отдельных деревьев. Сезонные изменения в содержании хлорофилла в хвое были нами освещены ранее (Мамаев, 1965). Колебание процента хлорофилла в хвое сосны обычно относительно невелико, и амплитуда характеризуется низким и средним уровнями изменчивости. Чаще всего коэффициент вариации имеет значение 13—15%, независимо от общего содержания пигментов в растении. Это говорит о заметной стабильности данного признака. Некоторое повышение амплитуды изменчивости наблюдается в зимние месяцы — в январе и марте — когда происходит частичный распад и агглютинация пластид (Генкель, 1959; Чрелашвили и Джапаридзе, 1960; Шаповалов, 1965; и др.).

Наиболее заметна повышенная изменчивость в содержании хлорофилла в первый период жизни хвои — в июле. Мы начали проводить определение хлорофилла в первую декаду июля. Как известно, на Среднем Урале хвоя сосны достигает своего нормального развития только к июлю. Возможно, что в июне варьирование в содержании пигментов было еще значительнее. По нашим данным, многие функциональные признаки (например, величина суточного прироста у сосны или длина междоузлий у боярышника и другие) отличаются повышенной вариабельностью на первоначальных этапах. Во всяком случае для рассматриваемого здесь качественного признака — содержания хлорофилла в хвое — наблюдается некоторая тенденция повышенной изменчивости на первом этапе жизни хвои (а также и в период зимнего покоя).

Указанная закономерность сохраняется и для динамики содержания отдельных типов хлорофилла (табл. 2).

Однако коэффициент вариа-

ции для содержания хлорофилла *a* несколько меньше, а для содержания хлорофилла *b* — больше по сравнению с коэффициентом вариации общего количества пигмента в растении. Это наблюдается в каждом сроке определения. Исключений не имеется. Наличие повышенной изменчивости в содержании хлорофилла *b* как будто противоречит имеющимся данным (Чрелашвили, 1965) о его большей устойчивости в растении, чем хлорофилла *a*. Правда, М. Н. Чрелашвили имеет в виду стабильность пигмента в онтогенезе растения, а не изменчивость его, связанную с индивидуальными особенностями растений. Из полученных нами средних данных по месяцам можно составить вариационный ряд и вычислить коэффициент изменчивости *C* для хлорофилла *a* и *b* в онтогенезе. Он составляет: для первого 24,2, для второго 28,6%. Следовательно, сезонная изменчивость в содержании хлорофилла *b* также несколько выше. Однако это положение нельзя считать достаточно достоверным в силу малого количества наблюдений.

Для представления о том, существуют ли растения, отличающиеся пониженным или повышенным содержанием хлорофилла, необходимо сравнение процентного соотношения количества пигментов в хвое. Это и показано в табл. 3 и на рис. 1.

Все изученные особи по динамике содержания зеленых пигментов можно разделить на три группы:

1. С устойчивым превышением количества хлорофилла над среднемесячным содержанием. Сюда относится модель 3. Превышение достигает 4—37%. Близка к этой группе и модель 9.
  2. С устойчиво сниженным содержанием количества хлорофилла по сравнению со средним. В эту группу входят модели 8, 6 и 4. У последней, однако, в июле содержание хлорофилла было выше среднемесячного.
  3. С неустойчивым показателем содержания хлорофилла в хвое. Такие особи преобладают.
- Каких-либо определенных различий по окраске пыльников, шишек, семян или крылаток у деревьев разных групп нам не удалось обнару-



Рис. 1. Три типа изменения суммарного содержания хлорофилла *a* и *b* в течение периода наблюдения. На оси ординат отложены отклонения в содержании хлорофилла от среднемесячной величины, принятой за 100%; на оси абсцисс — месяцы наблюдения. Цифры справа означают номер модели.

Таблица 3  
Содержание хлорофиллов *a+b* у разных деревьев  
в процентах от среднемесячной величины

№ модели	VII	VIII	IX	X	I	III	IV	VIII
1	88	95	100	99	127	116	105	129
2	114	98	116	94	114	114	102	108
3	137	115	120	108	114	104	110	111
4	116	86	84	92	85	73	75	94
5	67	86	104	112	91	91	100	102
6	102	89	92	86	74	80	—	82
7	100	121	89	121	107	118	117	82
8	90	88	81	89	86	94	86	90
9	97	112	105	104	111	104	106	109

жить. В группе 1 и 2 были особи и с зелеными и с красными пыльниками, с разными по окраске семенами.

Теперь обратимся к характеристике отношения хлорофиллов *a/b*. Этот показатель весьма изменчив<sup>1</sup>, что было показано еще ранними работами Владека (цит. по Любименко и Бриллиант, 1924). Впоследствии это было подтверждено целым рядом исследователей. Для древесных видов приводятся следующие соотношения: в листьях лещины обыкновенной 4,3; у пузырелодника калинолистного 4,8, чубушника вечнозеленого 3,8 (Seybold u. Weissmeller, 1942); бука лесного 3,7, лещины обыкновенной 3,6 (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, Härtel, 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). Полищук и др. (1965) наблюдали у грецкого ореха изменение соотношения *a/b* в течение вегетации от 1,94 до 4,15.

По нашим данным (Мамаев, 1965), 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 П. Крамер и Т. Козловский.

Таблица 4  
Изменчивость отношения *a/b* отдельных деревьев в разные сроки

Показатель	VII	VIII	IX	X	I	III	IV	VIII
Средняя величина . . . . .	2,9	3,4	3,2	2,8	3,3	3,0	3,1	2,8
Лимиты . . . . .	2,5—3,2	3,1—3,7	2,9—3,6	2,3—3,4	2,9—3,9	2,7—3,4	2,9—3,6	2,5—3,2
Коэффициент вариации . . . . .	8,1	6,0	7,6	12,7	11,5	8,2	8,4	8,6

При детальной оценке величины отношения *a/b* у отдельных экземпляров (табл. 4) заметно слабое варьирование этого показателя. 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% (см. табл. 2). В связи с этим и амплитуда изменчивости отношения *a/b* сильно снижается и всегда

<sup>1</sup> Виллштеттер и Штолль (Willstätter u. Stoll, 1913) установили более 50 лет назад, что этот показатель колеблется около 3,0.

характеризуется пониженным уровнем. Коэффициент вариации колеблется от 6,0 до 12,7%, тогда как для общего количества хлорофилла он 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 количеством хлорофилла *b*, позволяют говорить о том, что поиски таких форм у сосны не безнадежны.

## ВЫВОДЫ

1. У деревьев сосны обыкновенной наблюдается индивидуальная изменчивость по содержанию зеленых пигментов в хвое. Она характеризуется, как правило, средним и низким уровнем изменчивости. Коэффициенты вариации обычно достигают 13—20%. Наблюдается некоторое повышение изменчивости количества хлорофилла *b* по сравнению с хлорофиллом *a*.

2. У сосны встречаются особи с повышенным и пониженным содержанием общего хлорофилла в хвое в течение, по-видимому, всей ее жизни. Различия по содержанию пигментов у этих вариаций достигают обычно 10—15% от среднего (иногда 20—37%). Не обнаружено корреляций между генеративными признаками и содержанием хлорофилла в хвое.

3. Индивидуальная изменчивость деревьев по величине отношения хлорофиллов *a* и *b* у сосны очень незначительна ( $C=6,0-12,7\%$ ). Отношение *a/b* — очень стабильный показатель, он мало изменяется у отдельных деревьев и в течение вегетационного периода, варьируя в пределах 2,5—3,9, а чаще всего 2,7—3,3.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бреславец Л. П. О наследственности окраски венчика *Tropaeolum majus* L. II. — Изд. Петроград. ин-та им. Лесгафта, 1920, т. 3.
- Генкель П. А. Значение состояния покоя в жизни растительных организмов. — Труды объединенной научной сессии, т. 1, 1959. Молдавский филиал АН СССР.
- Дерюжкин Р. И. Географическая и экологическая изменчивость лиственницы и сосны и ее значение для лесного семеноводства. (Автореф. канд. дисс.). Воронеж, 1955.
- Козловский Р. А. Влияние световых условий на рост подростка кедра. — Материалы научной конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1965 (Ин-т леса и древесины СО АН СССР).
- Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. М., Гослесбумиздат, 1963.
- Любименко В. Н. О количестве хлорофилла у растений различных географических широт. — Тр. Импер. Петербург. о-ва естествозн., 1914, т. 45, вып. 1.
- Любименко В. Н. и Бриллиант В. А. Окраска растений. Л., Госиздат, 1924.
- Любименко В. Н. и Паламарчук А. Количество хлорофилла как наследственный признак у *Nicotiana Tabacum* L. — Тр. Бюро по приклад. бот., 1916, IX, № 9.
- Мамаев С. А. Сезонная и возрастная динамика содержания хлорофилла *a* и *b* в хвое сосны. Физиология и экология древесных растений. — Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1965, вып. 43.
- Полищук Л. К., Богомолец Е. И., Диброва Л. С., Заблочная К. М., Лапчик В. Ф. О реактивности пигментной системы орехов. — Рост и устойчивость растений. 1965, вып. 1 (Киев).
- Правдин Л. Ф. и Щербина К. Г. Динамика содержания хлорофилла в хвое и жирность семян сосны обыкновенной разного географического происхождения. Тр. Ин-та леса и древесины, 1961 (Красноярск).

- Проценко Д. Ф. Фотохимическая активность изолированных пластид различных по морозостойкости сортов яблони. — Рост и устойчивость растений, 1965, вып. 1 (Киев).
- Сапожников Д. И., Бронштейн И. А., Красовская Т. А. Применение метода бумажной хроматографии для анализа пигментов пластид зеленого листа. — Биохимия, 1955, т. 20, вып. 3.
- Чрелашвили М. Н. Изменения хлорофилла *a* и *b* в процессе развития листьев. — Общие закономерности роста и развития растений. Вильнюс, «Минтис», 1965.
- Чрелашвили М. Н., Джапаридзе Л. А. Изменения пластидного аппарата у вечнозеленых растений в зимний период. — Физиология устойчивости растений, М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Шаповалов А. П. Особенности состояния пластид у разных по морозостойкости сортов озимой пшеницы при перезимовке. — Рост и устойчивость растений, 1965, вып. 1 (Киев).
- Шутяев А. М. Опыт определения количества хлорофилла в листьях климатопов дуба черешчатого. — Лесной журнал, 1964, № 1.
- Baur E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 1920.
- Egle K. Zur Kenntnis des Lichtfeldes der Pflanze und der Blattfarbstoffe. — Planta, 1937, 26.
- Eiche V. Spontaneous Chlorophyll mutations in Scots Pine (*Pinus silvestris* L.). — Medd. Statens Skogsforskningsinstitut, 1955, Bd 45, № 13.
- Engler A. Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. — Mitt. d. Schweiz. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen, 1913, 10.
- Johnson A. M. Albinismus in the Austrian Pine. — J. Heredity, 1948, v. 39, № 1.
- Langlet O. Studier över tallens fysiologiska variabilität och dess samband med klimatet. Medd. Statens Skogsforskningsanstalt, 1936, H. 29, № 4.
- Sauber F., Härtel O. Pflanze und Strahlung. Leipzig, 1959.
- Seybold A. u. Weissmeller. Spektrophotometrische Messungen an grünen Pflanzen und an Chlorophylllösungen. — Bot. Archiv, 1942, 43.
- Tralau H. Beiträge zur Kenntnis der Variabilität der Fichte. III. Farbcharakteristika. — Fyton, 1958, 11, (1), IX.
- Wettstein von D. Multiple allelism in induced chlorophyll Mutants. — Hereditas, 1960, 46, 1—2.
- Willstätter R. u. A. Stoll. Untersuchungen über Chlorophyll. Berlin, 1913.

## СОДЕРЖАНИЕ

С. А. Мамаев. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости	3
А. К. Махнев. О внутривидовой и географической изменчивости и морфогенезе листьев <i>Betula verrucosa</i> Ehrh. и <i>Betula pubescens</i> Ehrh. на Среднем Урале	39
С. А. Мамаев, Ю. Ф. Рождественский. Изменение анатомического строения хвои сосны обыкновенной в различных природно-климатических районах Предуралья	68
Л. А. Семкина. Динамика накопления пигментов в различающихся по окраске листьях барбариса обыкновенного	84
С. А. Мамаев. Индивидуальная изменчивость в содержании хлорофилла в хвое сосны обыкновенной	90

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ВИДА У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

РИСО УФАИ СССР  
Свердловск, К-49,  
Первомайская, 91

Редактор изд-ва Н. М. Васильева

Техн. редактор Н. В. Семенова  
Корректор М. И. Зубринская

РИСО УФАИ СССР № 5/3—6 (68). Подписано в печать 18/IV 1969 г. ИС 16559.  
Печ. л. 6. Уч.-изд. л. 7. Бумага типографская. Формат 70×108/16.  
Тираж 1100. Цена 50 коп. Заказ 328.

Типография издательства «Уральский рабочий», Свердловск, проспект Ленина, 49.

Цена 50 коп.