

60

38

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

**МАТЕРИАЛЫ
ПО ВНУТРИВИДОВОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СИСТЕМАТИКЕ
РАСТЕНИЙ**



СВЕРДЛОВСК
1968

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 60

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

1968

МАТЕРИАЛЫ
ПО ВНУТРИВИДОВОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СИСТЕМАТИКЕ РАСТЕНИЙ

СВЕРДЛОВСК



СОДЕРЖАНИЕ

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. I. Формы изменчивости	3
Мамаев С. А., Некрасов М. С. Изменчивость шишек ели в лесах Среднего Урала	55
Петухова И. П. Внутривидовая изменчивость содержания аскорбиновой кислоты и качества каталазы у семян разного географического происхождения при интродукции	71
Мамаев С. А. и Яценко В. М. Изменчивость некоторых количественных признаков боярышника сибирского, произрастающего в восточной части Челябинской области	76
Коновалов Н. А., Пугач Е. А. Некоторые декоративные формы лиственницы Сукачева (<i>Larix Sukaczewii</i> D.Jil.)	86
Мамаев С. А., Семкина Л. А. Сезонная изменчивость окраски цветков растений лесной зоны равнины Среднего Урала	92
Бойченко А. М. Розовоцветная черемуха в Зауралье	99

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР

Ответственный редактор П. Л. Горчаковский

РИСО УФАИ СССР
Свердловск, К-49
Первомайская, 91

Редактор изд-ва Н. М. Васильева Техн. редактор Н. В. Семенова
Корректор П. В. Винокурова

РИСО УФАИ СССР № 51/49 6(67). НС 16367 Подписано к печати 4/XI 1968 г.
Печ. л. 6,25. Уч. изд. 8,3 Формат 70×108¹/₁₆. Заказ № 662
Тираж 1200. Цена 68 коп.

Типография изд-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, проспект Ленина, 49.

397148
Центральная научная
БИБЛИОТЕКА

С. А. МАМАЕВ

О ПРОБЛЕМАХ И МЕТОДАХ ВНУТРИВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКИ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ. I. ФОРМЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ

В настоящее время хорошо известно, что вид у растений не представляет собою набор совершенно однородных по своим признакам индивидов, но является сложной системой, характеризующейся определенной структурой. При этом индивиды отличаются друг от друга некоторыми особенностями анатомо-морфологического строения, а также по физиологическим и экологическим свойствам, биохимическими показателями и т. д. Особенно это заметно у перекрестно опыляющихся растений и гораздо слабее у апомиктов. Изменчивость индивидов в пределах вида была установлена еще в очень отдаленные времена; внутривидовые различия описаны в работах Линнея (Linnaeus, 1753), Адансона (Adanson, 1763) и др. Однако научный фундамент теории внутривидовой изменчивости был возведен, несомненно, Дарвином. В его книгах «Изменения домашних животных и культурных растений», вышедшей в 1868 г., и «Происхождение видов» (1859) систематизирован огромный и разнородный материал, накопленный многими исследователями, установлен глубокий эволюционный смысл в непрерывном образовании многочисленных отклонений от нормального типичного облика и функций растения и намечены дальнейшие пути познания этого явления.

После Дарвина внутривидовую структуру растений изучали многие известные ботаники (Коржинский, 1892; Wettstein, 1898; De-Vries, 1901—1903; Комаров, 1909, 1940; Цингер, 1913; Пачоский, 1914; Сукачев, 1919, 1927, 1938, 1953; Turesson, 1923, 1925, 1936; Розанова, 1928, 1930, 1946; Вавилов, 1931, 1935; Gregor, 1938, 1939; Clausen, Кеск а. Hiesey, 1940, 1945, 1948; Синская, 1938, 1948, 1961; Turrill, 1939; Завадский, 1957, 1961; Васильченко, 1958а; Корчагин, 1964; и другие). Эти исследования позволили установить наличие в пределах вида различных «рас», биотипов, морфобиологических групп, экологических подразделений и широкой индивидуальной изменчивости. Представление о существовании столь отчетливой дифференциации вида у растений вызвало к жизни появление учения об «элементарных видах» (Jordan, 1873; De-Vries, 1901, 1906; Lotsy, 1916). Оно, однако, не было поддержано большинством ботаников, поскольку его создателями в качестве вида практически принималась каждая мелкая наследственная форма, причем совершенно не учитывалась возможность самостоятельного изолированного существования таких форм в природной обстановке. Другим направлением, обязанным своим появлением

¹ Данная статья представляет собой первую часть большой работы, посвященной проблемам внутривидовой систематики древесных растений.

нием глубокому исследованию географической изменчивости вида, явилась комаровская концепция вида (см. у С. В. Юзепчука, 1958). В. Л. Комаров и его школа возражают против представления о виде как системе, так как «вид есть не система, а обособленный в порядке эволюции отдельный организм» (Комаров, 1940, стр. 204). «Характерной особенностью комаровской концепции является признание расы в смысле Коржинского (включая сюда и подвид в смысле Веттштейна) за основную единицу систематики, таксономически приравниваемую к виду» (Юзепчук, 1958, стр. 198). Это высказывание не нуждается в пояснении.

И, наконец, наиболее современной теорией, отражающей наличие внутривидовой дифференциации, является представление о виде как системе; будучи особенно четко выражено в работах Н. И. Вавилова (1931, 1935), оно все более и более завоевывает признание широкого круга ботаников-систематиков, селекционеров и генетиков. С позиций этого политипического направления изучено уже много десятков видов травянистых растений (из родов *Aster*, *Atriplex*, *Ranunculus*, *Leucanthemum*, *Medicago*, *Potentilla*, *Oenothera*, *Deschampsia*, *Brassica*, *Festuca*, *Daucus*, *Triticum*, *Caltha*, *Hordeum*, *Secale* и др.).

Исследована их индивидуальная изменчивость, описаны важнейшие экотипы, географические вариации и морфобиологические группы. Раскрыты основные закономерности формообразования. Все большие права приобретает новая отрасль ботаники — внутривидовая систематика (Huxley, 1940; Тахтаджян, 1965), которая ставит целью изучение структуры видов и их популяций с применением различных и, прежде всего, экспериментальных методов исследования.

В 1962 г. была создана Международная организация биосистематиков растений. При изучении элементарных видовых структур с помощью внутривидовой систематики (или биосистематики) исследователь получает ценный материал для разработки важнейших вопросов эволюционной теории. Проблемы эволюции могут быть правильно решены только путем конкретного и очень глубокого исследования основных таксономических единиц растительного и животного мира. Разработка современной теории видообразования невозможна без детального изучения внутривидовых структур, без исследования закономерностей внутривидовой изменчивости. Нельзя не упомянуть и об особой ценности этих исследований для решения ряда практических вопросов растениеводства. Внутривидовая систематика, наряду с генетикой, является теоретической основой селекции. Поэтому многие разделы этих наук являются общими, а каждый специалист по внутривидовой систематике в определенной степени является селекционером и, наоборот, любому селекционеру понятны интересы биосистематики.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Оценивая успехи внутривидовой систематики, нельзя не прийти к выводу, что они несколько слабее в отношении исследований древесных растений³. Хотя дендрологи и лесоводы начали заниматься изучением внутривидовой изменчивости довольно давно (можно назвать работы М. К. Турского, А. Цизляра, Киинитца) и даже гораздо раньше, чем прочие растениеводы раскрыли некоторые важные закономерности (существование геогра-

фических рас и, по существу, экотипов им было известно значительно раньше, чем Турессону и другим), впоследствии в этой области стало наблюдаться некоторое отставание. Это объясняется прежде всего большими затруднениями, которые испытывает дендролог при экспериментальном исследовании своих объектов. В связи с этим необходимо коснуться специфики внутривидовой систематики и внутривидовой изменчивости древесных растений.

1. Наиболее важной отличительной особенностью древесных растений является долговечность их надземных органов. Долгие годы, десятилетия и даже столетия, существования индивидуума накладывают своеобразный отпечаток на устойчивость его морфобиологического типа, стабилизируя его в непрерывно, от года к году, меняющихся условиях внешней среды. Древесные растения должны характеризоваться большей независимостью признаков и свойств от факторов среды, чем растения с коротким жизненным циклом — одно- и двухлетники, а также многие травянистые многолетники. Одновременно они должны обладать более широкой нормой реакции, чтобы воспроизводить свой генотип в разнородных условиях существования. В течение столетней жизни на одном месте на дерево влияют не только различные условия погодно-климатического режима. Иногда за этот период сменяются даже вековые климатические циклы, очень существенно различающиеся друг от друга. И все эти перемены обычно не мешают виду сохранять относительно неизменный морфологический облик многие тысячелетия. Долговечность древесных растений ведет к ярко выраженной возрастной изменчивости у этих видов. Большая литература по данному вопросу (Кренке, 1940; Яблоков, 1951; Нестеров, 1963; и др.) свидетельствует о том, что дерево на протяжении жизни проходит ряд онтогенетических этапов, каждый из которых, по-видимому, характеризуется своими особенностями в изменчивости основных признаков. Все это определяет специфику исследования изменчивости древесных видов и сложность изучения этого явления.

2. Филогенетическая древность рассматриваемой ветви растительного мира также имеет важное значение для степени выраженности и направленности процесса изменчивости. Многие авторы в связи с первородством древесных видов утверждают факт ослабленной пластичности в этой группе. Вряд ли в принципе можно оспаривать данное мнение. Обычно травянистые виды более разнообразны в проявлениях внутривидовой изменчивости. Сильно варьируют размеры их органов, форма листовой пластинки, опушенность, окраска листьев и лепестков, анатомическая структура листа. Эти виды обычно легче размножаются, сильнее проявляют способность к регенерации органов и т. д. Все это, казалось бы, говорит о их повышенной пластичности. Однако исследования, на которых основано это убеждение, не столь уж доказательны, как требовалось бы, их еще очень немного. Проведены они обычно для несравнимых объектов: если древесные виды исследованы обычно из таких семейств, как Pinaceae, Fagaceae, Betulaceae и др., то травянистые — из совершенно других семейств (Gramineae, Compositae, Rosaceae, Chenopodiaceae и др.), удаленных в филогенетическом плане от упомянутых выше.

В связи с этим представляется несколько затруднительным утверждать со всей определенностью о большей изменчивости древесных видов. Для этого нужны дополнительные исследования.

3. Высокорослость древесных растений. Это свойство важно с двух точек зрения. Во-первых, в значительной степени этой особенностью многие древесные растения обязаны своему доминантному положению среди прочей массы видов. Большинство лесных древесных пород умеренного пояса является видами, образующими верхний ярус фитоценоза (*Pinus silvestris*,

³ Под древесными растениями в данном случае мы подразумеваем два основных типа в разделе «Древесные растения» (по Серебрякову, 1964): I — деревья и II — кустарники, т. е. жизненные формы с возвышающимися над уровнем почвы многолетними скелетными осями и длительностью жизни 10—20 лет и более.

Larix sibirica, *L. europaea*, *L. dahurica*, *L. Sukaczewii*, *Abies sibirica*, *A. alba*, *Picea excelsa*, *P. obovata*, *Quercus robur*, *Betula verrucosa*, *B. pubescens* и др.).

Доминантность влечет за собою появление ряда особенностей в варьировании признаков. Если растения подчинены обстановке, под пологом леса или под зарослями кустарников и прочих биотопах, то деревья или, реже, крупные кустарники сами могут играть средообразующую роль. Это прежде всего пионерные породы: сосны, березы, осины. Такое обстоятельство не может не оказать влияния на характер изменчивости признаков у этих растений.

Во-вторых, высокий рост древесных видов сказывается на микроэкологической обстановке, в которой растет дерево или высокий кустарник. Мелкие кустарники, однолетние и многолетние травы в умеренных и высоких широтах в зимний период покрываются снегом, а более крупные растения не могут таким способом избежать влияния зимних холодов. Наоборот, в летние месяцы (особенно в переходные периоды от весны или к осени) для высокорослых деревьев и кустарников создаются наиболее благоприятные условия во время заморозков, когда холодные массы воздуха вызывают гибель более низкорослых видов. Сильное воздействие оказывает также ветер, определяющий своеобразие анатомо-морфологического строения ствола. По мнению целого ряда ботаников, изменчивость организмов усиливается в неблагоприятных условиях существования. Следовательно, особенности микроэкологии деревьев и кустарников могут влиять на вариативность их органов и свойств по сравнению с растениями других групп.

4. Множественность органов. У древесных пород и кустарников одноименные органы образуются в очень больших количествах: на каждом дереве ежегодно по несколько тысяч и даже десятков и сотен тысяч побегов, листьев, плодов, семян и т. д. На экземпляре кустарников их соответственно меньше. У травянистых поликарпиков, как правило, этих органов еще меньше: обычно десятки, сотни и реже тысячи. Правда, иногда количество семян и плодов у этих растений достигает огромной цифры — сотен тысяч и миллионов (у мари белой, полыни и др.). Но обычно их меньше, чем у древесных видов. Данное обстоятельство накладывает определенный отпечаток на характер вариации признаков и вызывает затруднения в методике исследований. При изучении изменчивости приходится учитывать наличие для многих признаков вариационного ряда со многими вариантами для каждого отдельного индивидуума. Это особенно усложняет изучение физиологических признаков, сильно варьирующих в пределах кроны, ветви, побега.

Имеются также и другие характерные отличительные особенности древесных растений, влияющие на дифференциацию их признаков. В частности, большое значение имеет своеобразная структура ствола и побегов деревьев и кустарников, значительную часть органической массы которых занимает мертвая ткань.

ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Прежде всего определим само понятие «изменчивость», поскольку в литературе, по существу, нет общепринятой формулировки этого широко распространенного термина. Внутривидовая изменчивость — проявление разнокачественности однотипных признаков или свойств у различных индивидуумов одного вида, наблюдаемое в один и тот же отрезок времени.

На этой основе формируется и разнокачественность самих организмов и происходит дифференциация вида.

Понятие «изменчивость» следует отличать от «изменения». Изменчивость признаков или организмов — итог развития, реализации наследственной основы в конкретных условиях среды.

Проявления внутривидовой изменчивости, как отмечает С. С. Шварц (1963), чрезвычайно многообразны и сложны, и «любая попытка ее классификации будет в какой-то степени односторонней и формальной». На практике обычно существует общепринятое деление изменчивости на фенотипическую и генотипическую. Эти категории, в известной мере, мыслятся противоположными друг другу. Однако такое деление слишком схематично и ни в какой степени не может охватить существующего разнообразия форм изменчивости. Е. Н. Синская (1963), уделившая большое внимание изучению изменчивости растений в пределах вида, дает в одной из своих последних работ перечень основных форм изменчивости. При этом она не приводит какой-либо иерархии этих форм, а лишь указывает на наличие следующих главных категорий изменчивости: флюктуации, обратимые колебания приспособительного характера, клональная изменчивость, возрастная изменчивость, изменчивость вследствие нарушения гомеостаза растительного организма, групповая изменчивость, гибридационная и интрогрессивная изменчивость, рядовая, скрытая и явная. Каждая из этих разнообразных категорий автором детально анализируется. В других своих работах Е. Н. Синская (1930, 1948) рассматривает географическую и экологическую изменчивость. Вообще зональным изменениям у животных и растений посвящена обширная литература (см. например, сводку Е. И. Лукина, 1940).

Одна из первых более детальных классификаций изменчивости приведена в работе Лотси (Lotsy, 1906), который выделил следующие категории: 1) систематический полиморфизм; 2) полиморфизм, вызванный гибридацией; 3) непрерывная изменчивость; 4) прерывистая изменчивость.

Позднее В. В. Станчинский (1927) предложил следующие подразделения.

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

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

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

Проявления изменчивости в мире животных классифицировали многие исследователи. Так, в 1936 г. Робсон и Ричардс (Robson a. Richards, 1936) опубликовали свою классификацию, в которой изменчивость делится на структурную, функциональную и по активности. Кроме того, ими выделена индивидуальная, групповая и видовая формы. В 1957 г. появилась классификация П. В. Терентьева. Он предлагает выделить топографическую

(географическую) изменчивость, морфическую (связана с экологическими условиями и определенными стадиями развития) и неопределенную (подчиняется нормальной кривой изменчивости). Е. И. Лукин (1962), обративший особое внимание на экологическую изменчивость вида, приводит следующие категории «изменений»: 1) сезонные, 2) хронологические, 3) онтогенетические, 4) биоценотические и 5) коррелятивные.

С. С. Шварц (1963) выделяет, как он отмечает, лишь важнейшие формы изменчивости: индивидуальную, биотопическую, возрастную, сезонную (хронографическую), географическую, Э. Майр (1947) в своей работе указывает ряд ценных положений о категориях изменчивости. Он считает, что наиболее важно изучение индивидуальной изменчивости, т. е. внутрипопуляционной, и групповой, под которой следует понимать изменчивость различных популяций в пределах вида. Наиболее обычной формой групповой изменчивости, пишет далее исследователь, является географическая. Можно считать точку зрения Майра близкой Ю. А. Филипченко о формах изменчивости. Майр, однако, не останавливается на выделении только групповой и индивидуальной изменчивости, а детализирует последнюю на следующие категории:

Ненаследственная (фенотипическая) изменчивость.

1. Индивидуальная изменчивость во времени. Сюда относятся: возрастная и сезонная изменчивость одного индивидуума, сезонные колебания.

2. Биотопические формы.

Наследственная (генотипическая) изменчивость:

1. Половые различия и чередующиеся генетически различные поколения.

2. Индивидуальная генетическая изменчивость.

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

Совсем недавно появилась очень интересная публикация А. В. Яблокова (1966), считающего целесообразным сгруппировать все явления изменчивости в три большие категории, которые должны рассматриваться отдельно. А. В. Яблоков выделяет:

А. Типы изменчивости (структурную, функциональную, биохимическую, этиологическую изменчивость или изменчивость поведения).

Б. Проявления изменчивости (временную, весовую, линейную, объемную, меристическую, колориметрическую, поверхности, угловую и полиморфическую изменчивость).

В. Формы изменчивости (возрастную, половую, хронографическую, биотопическую и географическую, травматическую изменчивость).

Некоторые положения автора спорны, их довольно трудно использовать для систематизации ботанического материала. Однако в этой классификации можно почерпнуть много полезного.

В нашу задачу не входит критическое рассмотрение существующих классификаций изменчивости. Это будет сделано в специальной статье. Но мы считаем необходимым упомянуть об имеющихся в данной области исследованиях.

Можно условно классифицировать изменчивость по категориям признаков, у которых она наблюдается. Это часто делается в практике научной работы. Многие исследователи при описании вариаций у растений подразделяют их на морфологические, анатомические, биохимические и т. д. В качестве примера приведем разделение, используемое Э. Ромедером и Г. Шен-

бахом в своей известной книге (1962). Авторы выделяют следующие категории изменчивости:

1) морфологических признаков;

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

3) качественных признаков (главным образом, содержания различных веществ в органах растений);

4) устойчивости к неблагоприятным климатическим условиям, вредителям и болезням.

Эту схему используют многие лесные селекционеры и генетики. Другие применяют разделение изменчивости на географическую, экологическую и индивидуальную.

Целесообразно выделить три категории изменчивости, соответствующие трем основным группам признаков, характеризующих живой организм:

1. Структурная изменчивость (относительно формы, размеров или количества органов, тканей, клеток):

а) анатомических признаков,

б) морфологических признаков.

2. Функциональная изменчивость (относительно физиолого-биохимических процессов):

а) физиологических процессов;

б) биохимических признаков;

в) степени устойчивости растений (жароустойчивости, холодоустойчивости, солеустойчивости, газоустойчивости и т. д.);

г) ростовых процессов;

д) прорастания семян;

е) степени укоренения черенков.

3. Качественная изменчивость (изменения в содержании различных элементов и веществ в растении):

а) окраски органов;

б) в содержании различных элементов, веществ (химическая изменчивость).

Этот список, по-видимому, можно дополнить, но наиболее существенные особенности растений здесь охарактеризованы.

Разделение признаков по группам в известной мере является условным: например, анатомические и морфологические признаки. На самом деле, к какой категории следует отнести, допустим, изменчивость величины зародыша семян? У мелкосеменных растений (польнь, мак и др.) — это форма анатомической изменчивости, у крупnoseменных (фасоль, дуб и т. д.) скорее проявление морфологической изменчивости. То же самое можно сказать и о других признаках — размерах почечных чешуй, длине и количестве корней, величине пыльцевых зерен и т. д. Иногда исследователь судит о категории признака лишь по инструменту, которым он пользуется при его изучении. Если наблюдение ведется с помощью микроскопа, то и изменчивость именуют анатомической. Если при этом используется только лупа или просто глаз наблюдателя, то признак относится к числу морфологических.

Еще сложнее обстоит дело с разграничением некоторых биохимических и физиологических признаков. Активность ферментов можно отнести и к той и другой категории. Изменчивость ростовых процессов, выражающаяся в соотношении размеров растущих органов, нередко относят к числу морфологических признаков. Это, очевидно, не совсем правильно. Морфологическими признаками, по-видимому, следует считать те струк-

* Автор расчленяет понятия «изменчивость» и «изменения».

турные особенности организма, которые присущи ему во взрослом состоянии или же на более ранних этапах онтогенеза характеризуют окончательно сформировавшийся орган. В качестве примера можно привести такие морфологические признаки, как высота ствола дерева, размеры междоузлий или годичного прироста. В то же время показатели, фиксирующие динамику прироста побегов в определенный период, целесообразно отнести к категории функциональных признаков.

Изменчивость в содержании тех или иных органических веществ, находящихся в клетках, и химических элементов, входящих в состав клеточного сока и протоплазмы, мы вычленили в особую категорию качественной изменчивости. Нередко признаки такого рода объединяют вместе с биохимическими. Однако более правильно согласиться с термином «химическая изменчивость», предложенным В. И. Ниловым (1934), Н. Н. Ивановым (1935) и др.; термин отражает наблюдающиеся в природе различия между особями или их совокупностями в пределах вида по содержанию белков, жиров, алкалоидов и т. д.

Химическая изменчивость объединена нами в одну группу с изменчивостью окраски органов. Обычно окраска органов растений считается типичным морфологическим признаком. Но, как известно, различия в окраске обуславливаются неодинаковым содержанием пигментов (каротиноидов, ксантофилла и, особенно, антоцианов и флавоноидов, реже хлорофилла), и, по существу, представляют собой частный случай химической изменчивости. В связи с этим нами предложена особая категория «качественной» изменчивости. Она, в известной степени, близка к общепринятому понятию изменчивости качественных признаков, но не представляет с ней одно и то же.

Предложенная классификация изменчивости, основанная на использовании типа изменяющегося признака, может иметь в ряде случаев большое практическое значение. Во-первых, она позволяет целенаправленно и всесторонне изучать особенности того или иного признака растения, познавать его специфику. В результате такого изучения углубляется характеристика отдельных признаков, выявляются их новые качества.

Во-вторых, использование данной классификации дает возможность систематизировать огромный материал по внутривидовой изменчивости, накопленный ботаникой к настоящему времени. В систематике растений и в дендрологии, в частности, имеется огромное количество работ, посвященных описанию изменений, наблюдаемых в отношении самых различных признаков. Приведение этого материала в определенную систему, классифицирование признаков по степени их «родства», их близости и распределение по категориям изменчивости — одна из важнейших задач современной ботаники.

Однако классифицирование изменчивости по признакам явно недостаточно. Такой подход по существу не раскрывает до конца самого явления изменчивости и касается главным образом его внешней стороны. Поэтому более обоснованной является классификация изменчивости по формам ее проявления.

Полный и исчерпывающий перечень всех форм изменчивости привести трудно в связи с большой сложностью этого явления. Кроме того, степень изученности данной проблемы еще далека от завершения. Мы даем лишь перечень наиболее важных форм внутривидовой изменчивости:

- I. Географическая изменчивость.
- II. Экологическая изменчивость.
- III. Хронографическая изменчивость.
- A₁ Возрастная изменчивость индивидуумов.

A₂ Сезонная изменчивость индивидуумов.

IV. Половая изменчивость.

V. Индивидуальная изменчивость.

Рассмотрим особенности каждой из выделенных нами форм изменчивости, учитывая накопленный разными исследователями опыт в их изучении.

I. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Роль географической среды для процессов формообразования в органическом мире хорошо известна, особенно со времени Дарвина и Гумбольдта. Многочисленными исследованиями было показано, что на протяжении своего ареала вид не остается неизменным. Под влиянием постепенной географически обусловленной смены природно-климатических условий происходит и постепенная трансформация вида. На границах его ареала могут образовываться новые подвиды, а в различных частях ареала — так называемые географические расы.

Для правильного понимания постепенной изменчивости большое значение сыграли работы Гексли (Huxley, 1938, 1939), предложившего ввести специальный термин «клинальная изменчивость». Постепенный переход самых различных признаков вида из одного состояния в другое хорошо наблюдается у многих показателей. В умеренных широтах у древесных видов по мере продвижения с юга на север обычно постепенно уменьшаются размеры органов: высота и диаметр ствола, величина листьев, плодов и т. д. У сосны наблюдается, например, закономерное падение среднего веса семян и шишек, диаметра кроны, размеров хвоя, ее анатомических элементов (кроме толщины эпидермиса), снижение величины и частоты плодоношения, хотя из этого правила могут быть и исключения. То же самое наблюдается для некоторых признаков у ели европейской. В широтном направлении происходит также изменение и ряда физиолого-экологических особенностей растений — фотопериодической реакции, содержания в листьях хлорофилла и зольных элементов, наблюдается сдвиг фенодата и т. д. Некоторые авторы показывают также географически обусловленное изменение окраски семян, шишек, изменение опушенности побегов. Имеется целый ряд крупных исследований, подтверждающих существование географической изменчивости. Их можно разделить на два типа. Авторы работ первого типа доказывают наличие постепенной изменчивости признаков на основе непосредственного исследования дикорастущих популяций древесных видов. Таких исследований проведено много. Однако они касаются большей частью изменений, происходящих в продуктивности древостоев в различных географических зонах, таких признаков, как высота и диаметр деревьев, а также величина плодоношения, количество и вес шишек и семян. Обычно этим занимаются лесоводы и таксаторы. Достаточно назвать таких известных исследователей, как Н. С. Нестеров, Г. Ф. Морозов, М. Е. Ткаченко, А. Энглер, А. Денглер, А. Крюденер, М. М. Орлов, В. Н. Сукачев.

Количество признаков, изученных при этом в географическом плане, невелико. Однако названные исследования позволили сформулировать общие положения постепенной пространственной закономерной трансформации морфологических признаков в зависимости от климатических факторов. Нельзя забывать при этом, что деятели лесоводственной науки, несомненно, опирались в своих разработках принципов географической изменчивости на труды основоположников морфолого-географического метода — С. И. Коржинского (1892), Ветштейна (Wettstein, 1898) и В. Л. Комарова (1901, 1909). К этой же группе исследований относятся довольно большое количество работ дендросистематиков и селек-

пионеров, изучавших в природе морфологические, реже биологические и физиологические особенности различных древесных растений. Среди них работы Шотта (Schott, 1907), Мюнха (Münch, 1924), В. Л. Комарова (1934), Шенка (Schenk, 1939), С. Я. Соколова (1948), Лангледа (Langlet, 1936, 1962), В. М. Обновленского (1951), Рубнера (Rubner, 1959), Е. Н. Кондратьева (1960), Г. В. Крылова (1961), Л. Ф. Правдина (1960, 1964), Сташкевича (Staszkievicz, 1961), А. П. Шиманюка (1962) и других о так называемых географических расах и климатипах сосны обыкновенной, работы Винцента (Wincent, 1958), Б. П. Колесникова (1946), Н. В. Дылиса (1961) о географической изменчивости лиственницы, В. Н. Сукачева (1928) и О. Г. Каппера (1954) о ели европейской и сибирской, Свободы (Svoboda, 1953) о климатипах целого ряда древесных пород. Много ценных сведений можно найти во «Флоре СССР» и монографии «Деревья и кустарники СССР».

Несколько слов о терминологии. В лесной селекции и лесоводстве для обозначения географических вариаций широко применяются термины географическая раса и климатип. Они имеют свои недостатки. Термин географическая раса отражает некую генотипическую особенность части населения вида в каком-либо районе ареала. Но, как показывает практика, это не всегда так. Термин климатип предполагает решающее влияние климата на образование той или иной географической вариации. Это также не соответствует действительности. Географические изменения отражают общее влияние комплекса различных факторов: прежде всего климата, почвы и особенностей генетико-автоматических процессов. О. Г. Каппер (1946) правильно указывал, что «чистого» климатипа вообще не существует.

Таким образом, употребляемые термины весьма условны. За рубежом многие исследователи (например, К. Рубнер) называют географические вариации просто «расами деревьев». Не углубляясь в терминологию, мы, следуя установившимся традициям, соответственно используем названия географическая раса и климатип для географически обусловленных вариаций.

Кроме авторов, изучавших специально географическую изменчивость, у многих других исследователей можно найти массу интересных сведений об отдельных свойствах и признаках тех или иных географических вариаций самых различных древесных пород. Эти материалы ботаников, изучавших растительность различных районов земли, осветить невозможно, поскольку они разбросаны во многих десятках и сотнях публикаций.

До сих пор мы говорили об исследованиях, проводившихся непосредственно в природе, без применения экспериментальных методов. Авторам работ в второго типа удалось показать экспериментальным путем наличие различных наследственных внутривидовых категорий, обусловленных особенностями географической среды. Эти исследования, проведенные главным образом селекционерами, были начаты в прошлом столетии, особенно развернулись в конце XIX и начале XX вв., и проводятся очень широко в ряде государств и в наше время. Основаны они на использовании метода так называемых географических культур, т. е. посадок и посевов растений, происходящих из разных частей ареала, в однородных условиях (климата и почвы) или наоборот из одного места, в различных географических районах.

Из наиболее ранних опытов по созданию географических культур известны посадки Филиппа Андре де Вильморена во Франции (Vilmorin, 1879), проведенные в местечке Ножэн-Сюр-Вернисон в 20—30-х годах прошлого столетия. Заложенные Вильмореном культуры сосны из 30 пунктов Европы показали, что образцы северного и восточного происхождения (Шотландия, Россия, Восточная Пруссия) имели лучшую форму ствола по сравнению с южными и западными, но отличались медленным ростом. Позднее, в 1883—1892 гг., М. К. Турский заложил обширные опыты по

изучению роста сосновых насаждений из семян различного происхождения. В Лесной опытной даче бывш. Петровской земледельческой и лесной академии были высажены семена сосны, происходящей из Московской, Владимирской, Пермской, Тамбовской, Вологодской, Архангельской, Люблинской и Киевской губерний, а также из Германии. В 1908—1917 гг. в Лесной даче эти опыты продолжил Н. С. Нестеров, а позднее (в 50-х годах) В. П. Тимофеев, в число испытываемых пород они включили еще ель и лиственницу. Уже первые результаты этих исследований, опубликованные Н. С. Нестеровым (1912, 1917), показали лучший рост деревьев из местных семян. Н. С. Нестеров указал также на более раннюю кульминацию прироста у деревьев южного происхождения; эти насаждения оказались более кривоствольными, косослойными и с более длинной хвоей.

Одновременно с исследованиями Турского, в Германии Киниц в Мюнденском ботаническом саду поставил опыты с сосной, буком и дубом (Kienitz, 1889, 1911, 1922).

В 80—90-х годах Цизляр (Cieslar, 1895, 1907) создал в Австрии культуры ели 65 образцов и лиственницы европейской из семян различного происхождения. Именно Цизляр (Cieslar, 1899) впервые в литературе указал на существование у деревьев «физиологических», т. е. климатических разновидностей. Он заметил, что «физиологические разновидности наследственно приспособлены к длине вегетационных периодов в их соответствующих природных местообитаниях».

В 1900—1908 гг. широкие исследования географических рас сосны, ели, пихты и лиственницы начал Энглер (Engler, 1905, 1913), заложивший опытные посадки на территории Швейцарии. Почти в те же годы проведены посадки сосны Шотте (Schotte, 1910, 1914, 1923), сосны и ели Вибекком (Wibeck, 1912) в Швеции, а также Виммером (Wimmer, 1924), Гроссом (Gross, 1925) и другими исследователями в Германии и посадки дуба Гаухом (Hauch, 1913) в Дании.

Вопрос о географических расах приобрел в лесоводстве настолько большое значение, что было решено организовать испытание различных климатических экотипов древесных видов в международном масштабе. Сначала по предложению проф. А. Шваппаха, на основе методики Киница, Энглера, Цизляра и Шотта, в 1907—1909 гг. были созданы опытные посадки сосны в Германии, Австро-Венгрии, Бельгии, Англии, Голландии, Швеции и России. Затем стали исследовать и другие виды. В России международный географический опыт осуществлялся под руководством А. Н. Соболева, который заложил посадки различных древесных пород в Охтенской лесной даче под Петербургом. Однако, отмечал Ф. И. Фомин (1940), эта работа потеряла значение, в результате утраты плановых материалов и документации после смерти А. Н. Соболева. Большую роль сыграла деятельность Контрольной станции лесных семян, сотрудники которой под руководством В. Д. Огиевского в 1910—1916 гг. развернули энергичную работу по созданию сети опытных культур в целом ряде географических пунктов. Семена сосны различного происхождения — от Мурманской области до Крыма и Кавказа, от Прибалтики и до Зауралья были высеяны в разных лесничествах: Охтенском, Собичском и Никольском на Украине, в Брянском, Фашевском, Боровом, Казанском, Заокском и Северном Европейской России и в других местах. Результаты этих опытов показали большие различия по приживаемости, росту и некоторым морфологическим признакам (форма кроны и ствола, длина хвои, особенности коры) культур из различных географических районов страны (Фомин, 1940). Некоторые климатипы из Центральной России имели хорошие показатели по большинству признаков на всех участках, другие (закавказские, зауральские степные, крымские образцы), наоборот, плохие. Как правило, местные семена

дали насаждения лучшей производительности, чем привозные, хотя в ряде случаев и были исключения. Ф. И. Фомин на основе изучения географических культур сосны выделил на территории европейской части СССР 14 климатических экотипов этого вида: северный, северо-восточный, центрально-русский, зауральский, северо-западный, белорусский, полесский, южно-русский, башкирско-татарский, западный, юго-западный, островных боров южной степи, островных боров Заволжской степи, закавказско-крымский.

В. Д. Огневский, а также А. Н. Соболев и В. Н. Сукачев в тот же период заложили, но в меньшем масштабе, культуры ели и лиственницы (под Петербургом, в Брянском и Собинском опытных лесничествах) и дуба (в Фашевском, Шиповском, Крюковском и Мариупольском лесничествах и под Петербургом). По итогам этих работ написана интересная статья С. А. Самофала (1929), где приведены итоги обследования восемнадцатилетних посадок лиственницы. В частности, С. А. Самофал установил плохой рост в европейской части СССР алтайского климатического типа лиственницы сибирской. Этот факт позднее был подтвержден В. П. Тимофеевым (1961). Культуры дуба из различных районов обследованы Е. И. Еньковой (1946), работавшей в Шиповском лесничестве.

В Западной Европе, а также и в США, создание географических посадок продолжалось и после первых международных опытов Шваппаха и др. Изучение роста в культуре различных географических рас древесных пород позволило более глубоко понять структуру вида, выявить наследственно закрепленные различия между отдельными географическими популяциями по особенностям развития, плодоношения, устойчивости и морфологическим признакам деревьев. Это дало возможность расчленить многие виды древесных растений на географические расы, иногда очень мелкие. Так, Россмесслер (Rossmässler, 1959) для Гессена выделяет 5 основных рас сосны на территории около 6 тыс. га. Рубнер (Rubner, 1959), который детально изучил сосну Центральной Европы, описывает значительное количество (14) среднеевропейских рас. Однако их нельзя все отнести к числу климатипов (как и расы Россмесслера), поскольку часть из них является эдафотипами. Кроме того, нельзя забывать, что в Германии вообще широко, и с давних пор развито лесокультурное дело, и многие из описанных рас возникли при разведении сосны или других пород семенами, взятыми из какого-либо одного, обычно неизвестного района. В этом случае образовывалась специфическая искусственная популяция, особенности которой не отражают дифференцирующего длительного воздействия климата, что имеет место при образовании климатипа. Исследователи германской сосны эти географические вариации именуют не климатипами, а расами.

Гораздо более ясно проявляется существование географической изменчивости на примере исследований русских авторов, имеющих возможность работать на огромной территории, где хорошо заметна географическая зональность и гораздо слабее сказалась изменяющая природу популяций деятельность человека. Л. Ф. Правдин (1965) разделил сосну на пять подвидов, исходя из ее географической дифференциации. В пределах подвидов, или географических рас, как он их называет, выделяются еще и климатипы. Для подвида *silvestris* он намечает 20 климатипов-разновидностей, для *hamata* 3 и т. д.

Подобной точки зрения придерживается и П. Свобода (Svoboda, 1953). В его капитальном труде большинство видов древесных растений Европы расчленяется по географическому принципу на соответствующие климатипы. Так называемая *Picea excelsa septentrionalis* представляет по Свободе группу из 8 климатипов, *P. excelsa montana* из 6. Разделены на климатипы сосна

обыкновенная, пихта белая, лиственница европейская и др. Линдквист (Lindquist, 1947) практически так же поступил с видами берез, входящих в секцию *Verrucosae* Suk. Он объединил их всех под названием *Betula verrucosa* Ehrh. и разделил этот вид на ряд географических вибрирующих вариаций.

Географические культуры сосны обыкновенной в Германии изучали также Мюнх (Münch, 1924, 1925), Шнейдер (Schneider, 1957, ФРГ), Денглер (Dengler, 1908, 1942, 1944), Бургер (Burger, 1931), Видеманн (Widemann, 1930), Ванзелов (Vanselow, 1933—1936), Трергер (Tröger, 1958, ФРГ) и другие, Ланглет (Langlet, 1934), Петрини (Petrini, 1959) и др. в Швеции; Калела (Kalela, 1937) в Финляндии; Райт и Болдвин (Wright, Baldwin, 1957) в США; Гати (Gathy, 1957) в Бельгии; Геген (цит. по Ruden, 1960) в Норвегии. Буварель и Лемуан (Bouvarrel, Lemoine, 1957) во Франции, близ г. Нанси, обследовали культуры ели европейской, заложенные семенами из 12 пунктов Европы. В возрасте 12 лет наилучший рост показали образцы из Болгарии и Австрии, а наихудший — из Польши и северных районов Европы. В ФРГ результаты географических посадок ели осветили Рубнер (Rubner, 1957), Рубнер и Шенбах (Rubner u. Schönbach, 1957), в Чехословакии — Винцент (Vincent, 1960), в Швеции — Ланглет (Langlet, 1959) в Бельгии — Гати (Gathy, 1960). В текущем столетии в Западной Европе было заложено 29 опытов по изучению влияния происхождения семян лиственницы на рост и развитие насаждений. Их результаты описаны Шобером (Schober, 1958). Он отмечает, что в одинаковых условиях местообитания разные географические расы могут различаться на два класса бонитета. Лиственничные культуры во Франции исследовал Буварель (Bouvarrel, 1957), в Германии — Рубнер (Rubner, 1938, 1941), в Шотландии — Эдвард (Edwards, 1959), в Италии — Морандини (Morandini, 1956), в Швейцарии — Лейбундгут (Leibundgut, 1952, 1959; Leibundgut u. Kunz, 1952) и Фишер (Fischer, 1952) в ФРГ. Имеются работы по географическим посевам дугласии (Jahn, 1955; Rohmeder, 1956; Schober, 1959); бука и дуба (Kienitz, 1879; Krahl-Urbal, 1957, 1958); граба (Rubner, 1938); березы (Wettstein, 1954), черной сосны (Röhrig, 1957; Leibundgut, 1961), американских сосен *Pinus ponderosa* (Squillace a. Silen, 1962), *P. taeda*, *P. echinata*, *P. palustris* и *P. elliotii* (Wakeley, 1958), *P. contorta* и *murra-yana* (Thümmler, 1958), пихты белой (Engler, 1913; Löffing, 1954), веймутовой сосны (Ромедер и Шенбах, 1962). Интересные опыты по изучению поведения древесных растений, пересаженных в новые условия местопроизрастания, проводил Турессон (Turesson, 1961).

Русские и советские лесоводы, генетики и селекционеры внесли очень значительный вклад в разработку теории географических рас. Мы уже упоминали о работах профессоров бывшей Петровской земледельческой и лесной академии М. К. Турского и Н. С. Нестерова, а также петербургских профессоров А. Н. Соболева и В. Д. Огневского по организации сети географических посадок. Об итогах этих работ много писалось (Нестеров, 1912, 1917, 1935; В. Г. Каппер, 1929; Огневский, 1916; Самофал, 1925, 1929; Тольский, 1927; Фомин, 1940; О. Г. Каппер, 1946; Обновленский, 1940, 1951; Тимофеев, 1965; Яблоков, 1965; и др.).

В советское время изучение влияния местопроисхождения семян на рост леса продолжалось. В целом ряде пунктов были созданы опытные посадки. Это культуры сосны, ясени и дуба посадки 1928—1931 гг. в Тростянецком лесхозе на Украине (Гурский, 1959); посадки сосны бывшего Института леса АН СССР под Москвой (Правдин, 1964); культуры сосны и дуба Воронежского лесотехнического института около г. Воронежа (Вересин, 1958; Альбенский, 1959) и Всесоюзного научно-исследовательского института лесоводства и механизации лесного хозяйства в Московской области, на Дону, в Башкирской АССР и других местах (Яблоков, 1962; Мясоедов, 1958; Ростовцев, 1958, 1960), Центрально-черноземного заповедника

(Шутяев, 1960); Эстонской сельскохозяйственной академии (Лукина, 1962); в Нижнем Поволжье (Зайцева, 1954); посадки сосны в Хабаровском и Приморском краях (Трегубов и Шувалова, 1958), в Архангельской области (Попов и Войчал, 1966); лиственницы в Бронницком лесничестве под Москвой (Дементьев, 1957; Тимофеев, 1961); в Воронежской и Киевской областях (Тимофеев, 1961, Надеждин, 1965); облепихи на Алтайской плодово-ягодной станции (Гатин, 1963). Мы не имеем здесь возможности остановиться более подробно на работах, в которых рассматриваются итоги изучения географических рас деревьев. В них имеются данные не только о приросте и продуктивности различных климатипов, что, конечно, было наиболее важным для лесоводов, но и сведения о их морфологическом разнообразии — особенностях шишек, плодов и семян, коры, ветвей, корней, листьев, содержании сухого вещества в листьях, физико-механических свойствах древесины, устойчивости против некоторых болезней (в основном шютте), заморозков, зимних холодов и т. д. Слабо изучены физиолого-биохимические, а также и анатомические отличия климатипов, свойства семян, пыльцы и другие признаки. Не все древесные виды одинаково хорошо изучены в географических культурах. Наибольшее количество исследований проведено с сосной обыкновенной, меньше с дубом черешчатым, елью европейской, лиственницей европейской, еще меньше с пихтой белой, букком, ясенем и другими породами. Для очень многих видов вообще не закладывались географических культур.

Метод географических посадок сыграл очень значительную роль в исследовании климатипов древесных растений, он позволил расчленивать виды на отдельные генетически различающиеся расы и климатипы, для которых установлены основные характерные морфобиологические особенности. Установлено преимущество местных рас при производстве лесных культур⁴. Этот метод дает возможность вычленивать генетическую сторону явления, определить степень наследования того или иного признака потомством. При выращивании в однородных условиях растений, происходящих из различных частей ареала, выявляется генотип, скрытый под маской фенотипа. Однако данный метод имеет и ряд недостатков. Во-первых, при перемещении растений из одной части ареала в другую, новая среда специфически воздействует на целый ряд их морфобиологических особенностей. Происходят разнообразные изменения во внешнем облике, которые могут маскировать истинную картину генотипической сущности географической расы. Растение попадает в новые условия существования, не позволяющие ему проявить, в ряде случаев, его характерные свойства. Известно, например, что в условиях Заполярья очень многие южные виды и климатипы травянистых растений приобретают более мощное развитие, чем у себя на родине. Северные «расы» при перемещении на юг также, по-видимому, изменяют свой облик. По данным В. П. Тимофеева и А. В. Альбенского, алтайский климатип лиственницы сибирской в Подмосковье сильно страдает от низких температур. Это, однако, не говорит о его повышенном теплолюбии по сравнению, допустим, с уральской формой лиственницы. Сосна из Карелии, по А. В. Гурскому (1957), в культурах Красно-Тростянецкого лесничества на Украине показала в 10 раз меньший прирост, чем на родине. Это опять же не говорит о чрезвычайно слабом росте данного климатипа. Дело в том, что местные популяции, приспособившись к определенным условиям местообитания, имеют характерный жизненный ритм, сохраняющийся и в новой обстановке. Несовпадение наследственной ритмичности и новых климатических условий вызывает ослабление

⁴ Но в Норвегии среднеевропейские сорта ели оказались лучше автохтонных, Руден (Ruden, 1960).

прироста, что отнюдь еще не свидетельствует о наследственной замедленности роста, хотя в ряде случаев вывод подобного рода делают исследователи географических культур. Еще более не ясна интерпретация данных о количестве пигментов в листьях растений. На основании изучения географических посадок обычно считают, что тот или иной климатип характеризуется определенным типом накопления хлорофилла. При этом забывают, что наследственно обусловленный тип образования пигментов проявляется в основном лишь в привычной обстановке. Конечно, ошибки, возникающие при оценке географических культур, обуславливаются в значительной мере недостаточным масштабом опыта: посадки создаются в отдельных географических пунктах и пока еще не получили должного размаха, а иногда даже методически не обоснованы.

В связи с последним замечанием необходимо сказать о втором крупном недостатке данного метода. Создатели географических культур почти не учитывали наличие индивидуальной изменчивости растений. Особенно это касается старых работ, проводившихся в прежние годы, но этого недостатка не смогли избежать и исследователи последнего периода. Практически большинство создателей географических посадок не ставило задачей оценить индивидуальную изменчивость и учесть ее. Для посевов бралась обычно смесь семян. В дореволюционный период не учитывалась также экологическая и возрастная изменчивость. Исследователь выписывал и высевал семена неизвестного происхождения, что, естественно, вызывало ряд существенных просчетов при дальнейшей оценке роста и развития древесных. В настоящее время известно, что индивидуальная, а также экологическая и возрастная изменчивость, весьма значительны и нередко могут превышать географическую. Хотя этот недостаток носит лишь методический характер, его последствия очень велики и иногда могут обесценивать большую и трудоемкую работу.

И наконец, о третьем недостатке способа географических культур. Выращивание особей, происходящих из удаленных районов, фиксирует внимание исследователя на серьезных различиях в морфологических признаках и биологических особенностях изучаемых географических рас. В связи со значительной географической удаленностью друг от друга взятых для изучения частей ареала вида у исследователя создается ложное представление о большой дискретности этого вида, о наличии резко различающихся климатипов, не имеющих между собой переходов. Само существование климатипов ставится под сомнение. Вид выглядит как бы состоящим из ряда резко отличающихся друг от друга подвидов, климатипов, географических разновидностей. При более же детальном изучении вида почти всегда улавливается наличие клина по большинству признаков.

Нельзя, конечно, отрицать огромной роли метода географических культур в дендросистематике и лесной селекции. Необходимо и дальнейшее его применение с охватом как можно большего количества видов. В то же время необходимо усилить внимание к исследованию географической изменчивости растений непосредственно в природе, используя при этом сравнительно-анатомический, сравнительно-морфологический, биохимический, физиологический и прочие методы.

II. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Изменения в степени и форме воздействия одного или целого комплекса экологических факторов вызывают разнообразные отклонения во внешнем облике, структуре и физиологических функциях растений, все проявления жизнедеятельности которых не отделены от условий внешней среды. Это известно любому специалисту в области ботаники. Поэтому существование экологической изменчивости не требует каких-либо доказательств.

Экологическая изменчивость тесно переплетается с географической, которая тоже в значительной степени основана на разнокачественности экологических ниш в различных частях ареала вида. Однако при образовании географических рас очень большое влияние оказывает климатический градиент, который нередко становится главным определяющим фактором. Воздействие почвенно-гидрологических факторов играет менее существенную роль. Кроме того, на широком пространстве ареала вида очень важными становятся процессы расселения популяций, их изоляции, взаимного перекрещивания. Нередко происходит и случайный отбор, выживание и размножение одной определенной морфобиологической группировки особей и элиминация другой. Проявляется действие так называемых генетико-автоматических процессов.

Все это имеет гораздо меньшее значение для экологических изменений у растений. Под экологической изменчивостью понимают такие проявления морфогенеза (в широком понимании этого термина), которые наблюдаются на небольшом пространстве. Наибольшее значение в этом случае имеет разнокачественность почвенных, гидрологических, геохимических факторов, различия в рельефе местообитания. Все эти факторы, как правило, действуют в комплексе. В случае наличия выравненной территории обитания вида специфичность экологической обстановки обычно характеризуют описанием почвенно-гидрологических условий участка. При более мозаичных и, тем более, горных типах рельефа, такой характеристики недостаточно. Здесь сильное формирующее воздействие оказывает микроклимат территории. Например, в понижениях рельефа, где заморозки в умеренной полосе продолжаются весной гораздо дольше, чем на возвышенностях, отбираются экземпляры с повышенной морозостойкостью, у которых обычно наблюдается запаздывание сроков наступления фенологических явлений.

К экологической изменчивости относится, по-видимому, и образование различных уклонений от обычной формы при выращивании растений в сообществе. В различных типах фитоценозов особи одного и того же вида могут иметь неодинаковый облик, отличаясь друг от друга ростом, плодородием, окраской листьев, формой ствола и т. д. В этом случае главное значение имеет также экологическая ситуация местообитания. В разных типах фитоценозов имеются отличия в микроклимате, интенсивности действия и режиме составляющих его факторов, в аллелопатическом взаимодействии растений, в составе грибной и бактериальной флоры, сильно воздействующей на жизнедеятельность деревьев и кустарников, в характере конкретных взаимоотношений растений и других показателях.

В связи с тем что рассматриваемые экологические факторы почвенно-гидрологического, микроклиматического, фитоценотического и биотического характера чаще всего изменяются на незначительном пространстве (иногда на протяжении нескольких сотен метров), у видов древесных растений естественный отбор обычно не формирует морфобиологических групп, приуроченных к определенной констелляции этих факторов с наследственно закрепленными свойствами. В этом заключается принципиальное отличие экологической изменчивости от географической. Географические расы, как правило, имеют совокупность признаков, наследуемых в следующих поколениях. Экологические вариации обычно не могут сформировать устойчивого наследственного комплекса, ибо на каждом новом поколении отбору приходится начинать свою деятельность заново, поскольку предыдущая группировка особей распалась. Конечно, такая картина наблюдается в значительной степени в связи с тем, что большинство деревьев и кустарников умеренной зоны являются типичными перекрестниками, притом ветроопыляемыми и мелкосемянными. Все это вызывает легкость пе-

ремешивания генотипов, обмена генами. Для самоопыляющихся видов возможность образования наследственных эдафотипов является более вероятной. Это также вполне возможно для перекрестников с тяжелыми и трудно распространяющимися семенами, таких как дуб, некоторые сосны, в меньшей степени кедр и другие породы, или видов с крупной пылью (дугласия). Во многих случаях экологическое формообразование возможно и в случае произрастания изолированных популяций одного и того же вида, когда скрещивание между отдельными популяциями исключено или происходит редко. Это довольно часто наблюдается в горных условиях, где кроме изоляции, вызванной нагромождениями хребтов, расчлененных долинами, также влияют и различия в сроках наступления цветения, что препятствует взаимному переопылению. Впрочем, такое явление, вероятно, может быть и на равнинах, где наблюдаются определенные отклонения в сроках фенофаз у насаждений, произрастающих на заболоченных территориях, и у особей, растущих под пологом леса. В этих случаях наступление цветения задерживается на несколько дней, что опять-таки препятствует легкому взаимному перекресту особей насаждений указанных стадий с окружающими.

Однако эти соображения пока еще весьма отвлечены, поскольку наблюдались за взаимодействием различных экологических группировок проводился очень немного.

Литература по экологической изменчивости древесных растений довольно большая. Это исследования ботаников-экологов, лесотипологов-лесоводов, геоботаников. В их работах можно найти много данных, свидетельствующих о существовании большой изменчивости деревьев и кустарников в связи с условиями существования. Проблема наследования признаков, изменяющихся в различных эдафических, фитоценотических и прочих условиях среды, обычно в этих работах не рассматривается, поскольку по мнению их авторов эти различия носят модификационный характер. Наиболее глубоко изучена в этом плане изменчивость облика и физиологических функций деревьев и кустарников в зависимости от типа леса, в котором они произрастают. Изучена зависимость от типа леса размеров (высота ствола и диаметр) деревьев, размеров и формы кроны, размеров и анатомического строения хвои и листьев, физико-механических свойств и анатомического строения древесины ствола, содержания в листве (хвое) и древесине различных органических и неорганических веществ (пигментов, особенно хлорофилла, зольных элементов, сахаров, азота, танинов, жиры и т. д.).

Изучено влияние типа леса на особенности плодоношения деревьев и кустарников в насаждении, на его абсолютную величину, форму плодов, шишек, выход семян, их вес и всхожесть, размеры и всхожесть пыльцевых зерен. Исследовалась также динамика прироста побегов, листвы и корней древесных растений в различных типах леса. Большое внимание уделено фотосинтезу и водному режиму и фенологическим явлениям. Полученные результаты очень разнородны, их трудно оценить. Кроме того, закономерности экологической изменчивости неодинаковы для различных видов. Наиболее общей, присущей большинству видов, закономерностью является наряду с увеличением общей продуктивности и размеров деревьев, увеличение размеров листьев, количества и размеров плодов и семян, а также содержания азота, хлорофилла, минеральных элементов в оптимальных условиях местопроизрастания данной породы. Такие данные (или значительная часть их) имеются, главным образом, для основных пород-лесообразователей в лесах умеренной зоны Европы — сосны обыкновенной, ели европейской, лиственницы европейской и сибирской, пихты белой, сосны черной, кедра европейского, дуба черешчатого, ясеня обыкновенного,

бука европейского, липы мелколистной, березы бородавчатой и пушистой, граба, осины, ольхи черной, ильма гладкого и шершавого, клена-явора и остролистного и других. Менее изучены древесные породы Сибири и Дальнего Востока, а также большинство кустарников.

Селекционеры поставили немало опытов с тем, чтобы установить степень наследования изменений, вызванных экологическими причинами. Цизляр (Cieslar, 1899) еще в 80-х годах прошлого столетия высевал на одном участке семена ели европейской, собранные в горах и долине, и установил существование между ними наследственных отличий. Затем, в 90-х годах подобную работу провел в Германии Энглер (Engler, 1913), показавший аналогичную картину для лиственницы. Э. Ромедер и Г. Шёнбах (1962) приводят примеры изменения наследственных свойств деревьев некоторых европейских видов в зависимости от их происхождения из разных высотных поясов. У Бодена (Boden, 1956) такие данные есть для эвкалипта. Имеются и другие опыты. Чаще всего влияние происхождения семян при опытах с горными и долинными экотипами сказывается на их фенологических особенностях, что вызывает различие в росте и морозостойкости. Кроме того, горные экотипы более узкокронны, чем долинные.

Пока мы коснулись экотипов, связанных в своем произрастании с резко различными по комплексу экологических факторов горными участками. В этом случае большое влияние на формообразование оказывает разнородность климатических показателей на разных уровнях. Не исключено и действие изоляции отдельных популяций.

Менее ясен вопрос о наследовании признаков, появляющихся у растений на равнинах в связи с их произрастанием в неодинаковых условиях минерального питания и водного режима, на различных почвах. Л. И. Яшнов еще в 1926 г. считал необходимым выделить у древесных видов так называемые «почвенные расы», обязанные своему возникновению влиянию эдафических факторов.

В основе идеи о почвенных расах лежит учение Турессона об экотипах растений. Поэтому и почвенные расы впоследствии стали называть почвенными или эдафическими экотипами или эдафотипами (Сукачев, 1938). Ряд опытов подтверждает наследственный характер эдафотипов. А. С. Яблоков (1949 а, б) приводит примеры из работ С. Н. Кулагина в Брянской области и М. Н. Лубяко в Белоруссии, доказывающих неодинаковый рост посадок сосны из семян, собранных в различных типах леса. Известно также, что некоторыми наследственными особенностями характеризуется сосна меловых боров *Pinus silvestris* L. var. *cretacea* Kalinicz. Некоторые авторы (Лыпа, 1955, Машкин, 1959) считают ее даже самостоятельным видом. Однако глубоких исследований, доказывающих этот факт, не имеется. Некоторые исследователи указывали на наследственный характер болотных вариаций сосны (*P. silvestris* var. *palustris* Litvinov). Но опыты Н. П. Кобранова (1912) по разведению болотной сосны привели его к выводу о том, что характерные признаки этой формы не сохраняются при росте в более благоприятных условиях.

Наиболее полное обоснование эдафотипы получили в работах М. М. Вересина (1960, 1963). По его данным, семена сосны, полученные из семян, собранных в сухом бору, оказались более устойчивыми в засушливых местообитаниях, развивались там быстрее и равномернее, чем семена из влажного бора. При посеве на сухих почвах лучшую всхожесть показали желуди дуба черешчатого из субори и худшую (в 1,5 раза) — из влажной дубравы. Различия между растениями различного происхождения сохраняются и в последующие годы как в отношении морфологических и анатомических, так физиологических и фенологических особенностей. Вересин в 1959 г. выделил следующие основные экологические формы дуба, представляющие не что иное как эдафотипы: пойменную, боровую, нагорную,

тальвеговую и солонцовую. По материалам Н. В. Шкутко (1958), в Белоруссии на супесчаной почве лучше растут дубки, происходящие из орляковой дубравы, на суглинке — из снытевой. Вес желудей при этом был одинаковым. Известны также сведения о разнокачественности пойменной (тальвеговой) и нагорной форм дуба (Ростовцев, 1960). Вторая из них более морозостойка (Мясоедов, 1958; Яблоков, 1962). А. В. Альбенский (1959) выделяет пойменную, боровую, тальвеговую и солонцовую формы дуба черешчатого, представляющие эдафотипы. А. В. Москвитин (1958) делит ель европейскую на две формы — низинную, менее засухоустойчивую, с зеленоватыми шишками, и боровую, более засухоустойчивую, с красными шишками. Но он не приводит специальных данных о наследовании этими формами свойства различного отношения к засухе.

В недавно появившейся работе С. С. Пятницкого (1966) автор подводит итоги изучения влияния эдафического происхождения на рост культур сосны, указывается, что этот фактор иногда даже более значим, чем географическое происхождение. Для лучшего роста сосны необходимо применять семена, полученные из условий, сходных с теми, в которых они будут высеваться. Лейбундгут (Leibundgut, 1956) и Вейзер (Weiser, 1965) выращивали на различной почве две экологических формы ясеня: меловую («известковый») и низинную («водный» ясеня) и не нашли каких-либо различий в их морфологии и содержании золы в побегах. Хабек (Habek, 1958), собрав в штате Висконсин семена тун западной с возвышенного местоположения и с болота, напротив, установил, что семена с первого участка имели более длинную корневую систему, тогда как по размерам побегов различий не было. Вопрос о существовании эдафотипов остается пока еще не выясненным, хотя многие авторитетные исследователи (например, А. С. Яблоков, А. В. Альбенский и др.) и придерживаются мнения о их наличии. Ромедер и Шёнбах (1962) считают вполне вероятным существование «почвенных рас», однако примеров не приводят.

Еще менее ясен вопрос о так называемых фитоценологических экотипах (Корчагин, 1964). У некоторых травянистых растений — ястребинки *Hieracium umbellatum* L. (Туруссон, 1922), лютика, *Ranunculus auricomus* L. (Розанова, 1930) найдены формы, приспособленные к существованию в определенных типах растительных сообществ. Что же касается древесных пород, то таких данных почти нет. Правда, возникновение эдафотипов обычно привязано к определенным фитоценозам. М. М. Вересин так и называет выявленные им экотипы «лесотипологическими формами». Но все-таки решающее значение при образовании их имеют почвенно-гидрологические, а не фитоценологические факторы. На это указывает и тот факт, что М. М. Вересин делит лесотипологические формы не по типам леса, а по группам типов.

Многие авторы (Розанова, 1930; Сукачев, 1938; Синская, 1948; Корчагин, 1964) изменчивость растений под влиянием фитоценологических условий рассматривают как самостоятельную группу и выделяют так называемые ценоэкоотипы или фитоценологические экотипы. По существу они также формируются на основе экологической изменчивости, хотя имеется, по-видимому, и ряд специфических факторов. Для видов древесных растений исследований ценоэкоотипов почти не проводилось.

III. ХРОНОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

А. Возрастная изменчивость индивидуумов

В большинстве случаев в любом участке леса особи неоднородны вследствие их разновозрастности. По мере старения у растения изменяются многие его признаки и свойства. Происходит постепенное увеличение разме-

ров ствола, ветвей, стеблей и корневой системы деревьев и кустарников. В старом возрасте рост сильно замедляется и начинается отмирание отдельных ветвей и верхушки ствола. Это общезвестно. Но наряду с изменением общих размеров претерпевают определенные превращения и другие структурные признаки. Их возрастная динамика описана в работах Н. П. Кренке (1940), М. Д. Данилова (1950), Н. И. Дубровицкой (1961), А. С. Яблокова (1952) и других.

Большой фактический материал и ценные теоретические соображения о возрастной изменчивости плодовых деревьев можно найти у И. В. Мичурина (1939). Накоплено также немало данных об изменении с возрастом различных физиолого-биохимических показателей, хотя в этом отношении перед дендрологами и физиологами стоят очень серьезные задачи.

Исследование возрастной изменчивости древесных растений осложняется неравномерностью развития различных особей в пределах одновозрастного насаждения. Эта неравномерность, существующая у всех видов, для древесных пород особенно ярко проявляется в насаждении по классам Крафта или роста. Морфологические особенности деревьев разных классов описаны в любом учебнике по лесоводству и нет смысла на них останавливаться. Однако, как отмечал Г. Ф. Морозов (1912), принадлежность дерева к тому или иному классу роста определяется в значительной степени наследственной силой роста, а не только неравномерностью последующего развития. Поэтому факт неравномерности развития лучше отражен в так называемых классификациях деревьев по росту и развитию. Они наиболее полно охарактеризованы в работах В. Г. Нестерова (1961), а также М. Д. Данилова (1951), П. В. Воропанова (1954), Эртельда (Erteld и Kräuter, 1957). В. Г. Нестеров приводит целый ряд данных, свидетельствующих об изменчивости многих морфологических признаков деревьев, относящихся к разным классам. На наш взгляд, явление изменчивости, обуславливающее образование индивидуумов разных классов роста и развития, необходимо разделить на две категории. С одной стороны, это может быть наследственная изменчивость в результате формирования биотипов, отличающихся повышенной длительностью жизни индивидуумов или, наоборот, снижением ее. При этом смена этапов онтогенеза в первом случае происходит быстрее, чем во втором⁵. С другой стороны, неравномерность развития вызывается неоднородностью среды, в которой находятся деревья в насаждении. Этот случай более характерен для лесных сообществ. Деревья, находящиеся в более благоприятной обстановке (лучше доступ света, больше площадь питания) раньше развиваются, быстрее плодоносят и раньше старятся, хотя их долговечность, по-видимому, не ниже, а нередко и выше, чем у особей, произрастающих в менее благоприятных условиях. Индивидуумы первой категории следует отнести к ускоренному типу развития, вторые к замедленному. Первые характеризуются большей толщиной, разрастающейся кроной, усиленным плодоношением. У экземпляров сосны, например, обычно много мужских шишек, что означает более раннее наступление этапа старения (Мамаев, 1956). Кроме того, на этих деревьях мужские шишки имеются и на верхних частях кроны дерева.

При изучении деревьев разных типов развития оказалось, что часть из них дает потомство, дифференцированное в зависимости от принадлежности материнского экземпляра к тому или иному типу. По-види-

⁵ Бакман (Bachmann, 1943) выделяет три наследственных типа роста: 1) быстрый, в раннем возрасте, затем постепенное снижение; 2) равномерный, в течение всей жизни дерева; 3) медленный вначале, усиленный — позднее.

мому, это особи с наследственной спецификой развития. Но значительная часть деревьев, как правильно отмечают Ромедер и Шёнбах (1962), не несут в себе каких-либо генетических особенностей, связанных с «разделением на типы развития». Надо сказать, что смешение в понятии «тип развития дерева» двух категорий изменчивости — генотипической и модификационной — вносит большую путаницу в использование принципа деления деревьев в лесу на типы. Необходимы дальнейшие исследования с целью разграничения этих двух категорий с тем чтобы выявить признаки, сопутствующие той и другой форме изменчивости.

Процессы роста и развития неразрывно связаны и практически неотделимы друг от друга. Наблюдавшаяся одно время тенденция противопоставлять эти два явления друг другу не выдержала проверки временем. Реализация этапов развития осуществляется на основе прохождения ростовых процессов. Поэтому быстро развивающиеся деревья обычно являются в то же время и быстрорастущими на более ранних этапах жизни. Это было, например, установлено для сосны обыкновенной, произрастающей в Вологодской области в сосняках брусничниках III класса бонитета:

Тип развития	Средне-возрастные		Приспевающие		Спелые	
	$H_{ср}$	$D_{ср}$	$H_{ср}$	$D_{ср}$	$H_{ср}$	$D_{ср}$
Быстро развивающиеся индивидуумы . . .	17,2	25,5	24,6	33,2	24,6	34,0
Медленно развивающиеся индивидуумы	16,9	16,8	25,0	24,8	25,3	28,7

Деревья ускоренного развития захватывают в молодом возрасте большую площадь питания, развивают мощную крону и дают большой прирост по толщине. Но впоследствии темпы прироста снижаются и разрыв между типами уменьшается, а по высоте медленно развивающиеся особи даже перегоняют соперников.

Эти особенности разных типов развития распространяются лишь на нормально развивающиеся экземпляры I—III классов роста. Отставшие в росте деревья IV—V классов, находящиеся в состоянии сильного угнетения, растут очень слабо, почти не плодоносят, плохо цветут. Принадлежность к тому или другому классу роста имеет прямое отношение к степени развития особи. Деревья высших классов обычно быстрее развиваются, раньше переходят к плодоношению. Однако это не всегда наблюдается в природе. Особенно часты отклонения от данной закономерности в старых насаждениях, где быстро развивающиеся индивидуумы почти прекратили рост в высоту, а медленно развивающиеся еще продолжают расти и поэтому их относят к наиболее высоким деревьям I класса. В сосновых насаждениях V—VI классов возраста в Московской и Вологодской областях мы часто наблюдали деревья ускоренного развития среди особей III класса роста (Мамаев, 1956).

У немецких и шведских лесоводов издавна существует мнение о том, что ускоренный рост деревьев в молодом возрасте влечет к более раннему наступлению кульминации прироста, половой зрелости и отмиранию. По-видимому, это следствие ускорения процесса развития. Впрочем, многие, в частности Фегели (Voegell, 1953), опровергают этот вывод. Проблема существования у деревьев различных типов развития пока еще недостаточно разработана. Большинство исследований проведено на основе изучения роста и развития сосны обыкновенной, гораздо меньше ели европейской и дуба черешчатого. Другие виды деревьев и, тем более, кустарников почти не изучались.

А₂. Сезонная (фенологическая) изменчивость индивидуумов

В течение года все растения претерпевают существенные изменения в связи с их сезонным циклом развития. Эти изменения выражаются прежде всего в закономерном прохождении растением определенных фаз развития и изучаются специальными фенологическими методами. Литература по данному вопросу большая. Хорошо изучена и динамика физиолого-биохимических процессов, лежащих в основе фенологических сдвигов. Однако эти вопросы относятся к другой категории изменений, которых в данной статье мы не касаемся.

Рассмотрим проблему фенологических смен в связи с интересующей нас внутривидовой дифференциацией растений. На любом отрезке времени в популяции растений можно наблюдать какие-то различия особей по их фенологическому состоянию. Одни индивидуумы только начинают цвести, другие находятся в фазе усиленного цветения, третьи уже отцвели. Осенью, например, у разных растений листва желтеет и опадает по-разному. Ниже приводим данные⁶ об изменчивости по некоторым фенологическим показателям деревьев ясени пенсильванского в посадках на территории Ботанического сада в Свердловске; С, %:

Признак	1961 г.	1962 г.
Распускание листьев . . .	27,3	26,2
Опадение листьев	55,4	38,0

Изменчивость фенологических показателей весьма значительна, причем в разные годы она неодинакова.

Большая вариабельность проявляется и для других показателей, характеризующих сезонную изменчивость, например, для ритмики роста (табл. 1). Колебания очень значительны, особенно на начальных и последних периодах роста. Наблюдаемая в один и тот же период времени характерная разнокачественность особей вида по их «фенологическому состоянию», т. е. по скорости прохождения той или иной фазы развития, объясняется неоднородностью микроклиматической обстановки и наследственными причинами. В отношении влияния микроклимата пояснений не требуется. Однако следует заметить, что слишком часто селекционеры относят различия по времени цветения, плодоношения и других фаз к наследственным свойствам, не проводя должной проверки. Известно же, что даже незначительные, казалось бы, колебания в распределении тепла, влаги в пределах участка леса вызывают определенные сдвиги в наступлении фенодат. Во избежание ошибок необходимо наблюдение за отобранными особями в течение нескольких лет, не одинаковых по погодной обстановке. Желательно также совместить эту работу с наблюдением за потомством. В уже описанном выше ясеневом насаждении при повторной оценке фенофаз совпадение дат распускания и опадения листьев в разные годы наблюдалось всего у 30—40% деревьев. Среди них и следует искать фенологические формы ясени.

У видов древесных растений вопрос о фенологических формах обсуждается уже давно. Лучшее всего он разработан для дуба черешчатого, у которого еще в 1858 г. В. М. Черняев обнаружил две формы: поздно- и ранораспускающуюся. Впоследствии ее изучали многие отечественные исследователи (Танфильев, 1894; Воейков, 1908; Кобранов, 1925; Харитонович, 1930; Пятницкий, 1941; Енькова, 1946; Вересин, 1958; Плетмишцева, 1958; Гурский, 1959; Юркевич, 1964 и др.). Обе формы дуба встречаются на тер-

⁶ Расчеты произведены по условным баллам, отражающим степень наступления той или иной фазы в определенный период.

ритории Белоруссии, на Украине, в Молдавии, Тульской, Воронежской, Рязанской и других областях, в Венгрии (Vilmos, 1963), Франции (Воейков, 1908) и других районах. К. В. Лолицкий (1959) считает ранораспускающуюся форму филогенетически более молодой и холодостойкой, так как она распространяется к северу. С этим согласен и И. Д. Юркевич (1964). В то же время многие селекционеры и лесоводы считают ранний дуб менее зимостойким, чем поздний, и к тому же более засухоустойчивым (Харитонович, 1930; Пятницкий, 1941; Лукьянец, 1960; и др.). Вообще, исследователи фенологических форм дают весьма разноречивые заключения в отношении биологии этих вариаций. По-видимому, это объясняется (кроме методических погрешностей) тем, что фенологические формы в свою очередь делятся, как считают А. С. Яблоков (1962) и И. Д. Юркевич (1964), на еще более мелкие единицы.

Поздно- и ранораспускающиеся формы встречаются также у пробкового дуба (Правдин, 1949), у длинночерешчатого (Агамиров, 1957), у бука восточного (Панцхава, 1962), ели европейской (Харитонов, 1937; Ромедер и Шёнбах, 1962; Ронис, 1966), ясени обыкновенного (Сакс, 1956), у осины (Данилов, 1954; Гладышевский, 1959), ив (Сукачев, 1963); у березы бородавчатой (Махнев, 1965), у вяза гладкого и береста (Грудзинская, 1956; Моравская, 1958) и других видов. К фенологическим формам следует отнести, конечно, не только группы, различающиеся по характеру распускания листьев, но и вариации, отличающиеся по времени цветения, плодоношения, листопада и т. д. Такие наследственные, как считают авторы, их описавшие, вариации найдены у груши обыкновенной и яблони лесной — по созреванию плодов (Петросян, 1948; Данилов, 1950; Усатый, 1959), у дуба пробкового — по опадению листьев (Правдин, 1949), у вишни — по времени цветения и созреванию плодов (Schmidt, 1953).

Фенологические вариации деревьев селекционеры (А. В. Альбенский,

Таблица 1
Изменчивость величин суточного прироста верхушечных побегов сосны обыкновенной в Подмосковье в 1953 г.

Показатель	Май					Июль							
	10—14	14—20	20—26	26—31	31—4	4—10	10—15	15—21	21—26	26—30	30—4	4—9	9—16
Мер. % от среднего суточного прироста	68,9	74,0	51,5	58,9	119,6	238,8	119,9	138,8	184,0	112,4	70,7	45,0	0,02
Листовые, % от среднего суточного прироста	0—127,2	30,9—110,0	18,2—81,2	9,4—104,9	69,4—164,0	187,3—302,5	69,0—200,0	104,0—218,8	131,2—263,6	66,0—184,7	10,0—141,6	0—105,4	0—0,13
С, %	55,9	35,1	46,3	45,3	25,0	14,8	30,7	22,1	21,1	28,9	65,7	84,2	—

Примечание. За 100% принята величина среднего суточного прироста за период роста.

М. М. Вересин, А. С. Яблоков и др.) обычно относят к категории экологических форм. Однако такие формы часто произрастают совместно, в одном типе леса, при однородной экологической обстановке и тем не менее различаются по времени наступления фаз развития. Происхождение этих форм также пока не ясно. На наш взгляд, наиболее целесообразно изменчивость по фенологическим показателям отнести к типу хронографической, хотя это до определенной степени и условно.

IV. ПОЛОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Среди видов древесных растений можно найти разнообразные половые типы. Схематически их лучше разделить на четыре категории.

1. Однодомные обоеполые гермафродиты (мужские и женские органы находятся в одном цветке).
2. Однодомные раздельнополые (мужские и женские органы в разных цветках, на одном растении).
3. Двудомные (мужские и женские цветки находятся на разных особях).
4. Полигамные (имеются мужские, женские и гермафродитные цветки).

В пределах этих категорий выделяются различные сексуальные формы или типы (Кернер, 1901; Jampolsky, 1922; Cognens, 1928; Розанова, 1935), однако для наших целей достаточно и четырех названных групп. При таком делении древесную флору Урала (интродуцированные и местные виды общим количеством около 320) по половым типам можно распределить следующим образом, %:

Однодомные гермафродиты	61,2	Двудомные ⁷	17,8
Однодомные раздельнополые	16,2	Полигамные	4,8

Половая изменчивость в популяции, естественно, наиболее резко проявляется у двудомных видов, население которых строго дифференцировано на «мужские» и «женские» особи. Однако она нередко наблюдается и у однодомных раздельнополых растений и у полигамных в случае появления индивидуумов с заметным преобладанием цветков одного пола.

Рассмотрим кратко материалы по половой изменчивости у древесных растений. Половой диморфизм двудомных видов относительно хорошо изучен для ряда высших растений: конопли, хмеля, кукурузы, огурцов, шавеля (Hartmann, 1956; Минина, 1962; Джапаридзе, 1963—1965). Немало исследований для древесных видов — тополей, ив, эвкоммии, бархата, облепихи, ясеней, кленов, маслины, лавра, тунга, гинкго, айланты, вьющихся растений — актинидии, винограда, лимонника и др. Много исследований проведено и для тех древесных пород с однодомными цветками, у которых половой диморфизм наблюдается в связи с преобладанием на различных экземплярах цветков одного пола. Можно назвать работы Ренвалля (Renvall, 1912), Мюллера (Müller, 1937), Г. Д. Гальперна, 1949; Л. Ф. Правдина, 1950; А. А. Шахова, 1956; С. А. Мамаева, 1956, 1966 и других о сосне обыкновенной. Есть данные также о березе бородавчатой (Пономарев, 1933), киргизской (Шахов, 1956), орехе медвежьем, сосне горной и румелийской, орехе черном, дубе черешчатом (Макаров, 1954; Минина, 1960 и др.). Большинство исследователей пытались установить различия, существующие между индивидуумами разного пола. Однако эта задача оказалась не такой простой. Л. И. Джапаридзе правильно заме-

⁷ Среди древесных пород, произрастающих на Урале в диком и культурном состоянии, двудомных насчитывается 17,8%. Это довольно много, если учесть, что вообще они составляют лишь 4—5% от общего количества видов цветковых растений (Жуковский, 1949).

чает, что у многолетних древесных растений половой диморфизм выражен наименее резко и «крупнейшие морфологические элементы внешнего диморфизма есть лишь следствие различия в жизненных циклах полов» (Джапаридзе, 1963, стр. 106). Особенно характерно это для однодомных раздельнополых видов. Для сосны обыкновенной наиболее четким отличием мужских деревьев от женских является, по-видимому, само наличие шишек того или иного пола. Морфологические отличия (густота кроны количество хвои) обуславливаются именно этим обстоятельством. Правда, для дуба С. Н. Макаров (1954) указывает на ряд существенных отличий женских особей от мужских — раннее начало и конец вегетации, правое направление спирали расположения листьев и побегов и др. Авторы, изучавшие сексуализацию дуба черешчатого (Минина, 1960), по этому поводу своего мнения не высказывают. У других исследованных видов этой половой группы (ель, лиственница, береза, вяз, кедр и др.) морфологические различия мужских и женских особей пока не обнаружены, кроме тех, которые отмечены для сосны.

Более ясные отличия установлены для двудомных растений. Еще в 1884 г. Гейер (Heyer, 1884) приводил данные о том, что мужские экземпляры айланты и клена красного имеют большие размеры по высоте, чем женские. По С. Н. Макарову (1954), побеги на женских особях осины, клена ясенелистного, бархата амурского крупнее. С. Н. Макаров приводит целый ряд признаков, отличающих растения одного пола от другого. Например, у женских деревьев листья более широкие, в ряде случаев (у фисташки) менее расчлененные, спираль листорасположения на них закручена вправо. Мужские экземпляры осины имеют более грубоскелетную темную крону, а распускающиеся листья — оранжево-красный оттенок. У мужских особей облепихи более толстые побеги (Гатин, 1963); у лавра обыкновенного средний вес двухлетних листьев выше, а общие размеры крупнее (Джапаридзе, 1963); у фисташки же, наоборот, ниже. М. Д. Данилов и В. С. Степанов (1953) для тополя бальзамического установили, что мужские деревья раньше сбрасывают листву, а крона их более густая и с толстыми побегами. У шелковицы (Джапаридзе, 1963) мужские деревья крупнее, а их крона более редкая, чем у женских особей.

Ромедер (Rohmeder 1949), сравнивая мужские и женские особи ясеня обыкновенного, показал, что прирост древесины у растений с мужскими цветками значительно превосходит таковой у женских деревьев в связи с тем, что питательные вещества во втором случае расходуются на образование плодов. Поэтому мужские экземпляры по высоте превышали женские на 6—14, а по диаметру даже на 12—17%. Вообще о морфологических различиях полов у деревьев сведений не много, и они нередко противоречивы.

Многие исследователи обращались неоднократно к проблеме физиолого-биохимического размежевания полов. Наиболее полные данные в этом направлении можно найти у Л. И. Джапаридзе (1965), Т. А. Кезели (1944, 1946 и др.). Ими было показано на большом материале, что у женских экземпляров различных древесных двудомных видов листья содержат больше каротина, аскорбиновой кислоты, воды, у них выше «интенсивность водосвязи», но ниже интенсивность дыхания и энергетический уровень каталазы. Последнее, однако, не вредит жизнестойкости женских индивидуумов, которые лучше выносят неблагоприятные условия и приживаются (черенки ивы белой). Ряд интересных сведений о физиолого-биохимической разнокачественности деревьев разного пола содержится в работах Юрачека (Juráček, 1942), В. Н. Наугольных (1958), В. И. Остапенко (1960), Н. В. Кречетовой (1962), Е. Г. Мининой (1962), Ж. П. Гатина (1963) и др. Они не всегда согласуются с данными Л. И. Джапаридзе.

Половая разнокачественность особей в популяции, таким образом, имеет широкое распространение у различных по типу сексуализации видов растений. При этом степень различия неодинакова. Иногда она очень значительна и трудно уловима не только с помощью морфологических, но и физиологических тестов. В других случаях растения разных полов резко различаются друг от друга. Но при исследовании структуры популяций и изучении внутривидовой изменчивости древесных растений половую дифференциацию вида необходимо учитывать и в том и другом случае. Все свойства растений, связанные с их размножением, имеют огромное значение для их жизни. Поэтому необходима дальнейшая разработка проблем половой изменчивости древесных видов с целью установления прежде всего физиолого-биохимических различий между особями разного пола, а также их биологических особенностей. Это перспективно, вероятно, в основном для двудомных и полигамных растений.

Особенно важна разработка ранней диагностики пола с помощью морфолого-анатомических и физиолого-биохимических методов. В более старом возрасте пол растения легко распознается по половым признакам, наличию мужских или женских цветков, плодов и семян. Молодые же растения по половым признакам дифференцируются лишь в редких случаях, и распознавание их пола даст очень большой практический эффект. Достаточно лишь упомянуть о важности раннего отбора женских растений облепихи, шелковицы, лимонника, эвкоммии, или наоборот, мужских экземпляров у тополя.

V. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

В пределах популяции между организмами одной половой группы и одного возраста, при условии выровненного экологического фона, существуют различия по многим признакам. При половом размножении невозможно найти два идентичных организма. Индивидуумы более или менее заметно отличаются друг от друга размерами ствола, побегов, плодов, семян, листьев, формой кроны, окраской и формой коры, всхожестью семян, содержанием пигментов или минеральных элементов в листьях, строением пыльцевых зерен и т. д. и т. п. Отличия эти, как правило, незначительны, но иногда достигают и большой величины. Их обычно, если речь идет не об альтернативных признаках, можно охарактеризовать биоминимальной кривой, на которой отражены значения признака, подвергающегося изменению. Индивидуумы могут более резко отличаться одним-двумя признаками, тогда как прочие почти идентичны. При этом в практике лесной селекции и садоводстве говорят обычно о формах древесных пород — черносеменной сосне, узколистной иве, краснолистной буке и т. д. Изменчивость организмов в пределах экологически однородного участка, не связанная с полом или возрастом, называется индивидуальной изменчивостью. Она очень многообразна и охватывает все признаки и свойства растений, в основе ее лежат генетические причины, а также мало заметные колебания экологических факторов, распределение которых в природе носит мозаичный характер. Таким образом, индивидуальная изменчивость может быть как наследственной, так и модификационной. Естественно, что исследователя больше интересует первая, поскольку именно она имеет практическое значение. Однако, отделить генетическую сторону изменчивости от модификационной не так легко. Для этого чаще всего возникает необходимость в постановке опытов по выращиванию в культуре индивидуумов, имеющих тот или иной интересующий исследователя признак.

Селекционеры, лесоводы и садоводы-дендрологи, изучая древесные породы, установили у них существование широкой индивидуальной изменчивости, проявления которой довольно сложно классифицировать.

Индивидуальная изменчивость структурных признаков

А. Изменчивость размеров органов взрослых растений: ствола; листьев (хвои) и их черешков; боковых побегов и ветвей; плодов (шишек) и семян; пыльцевых зерен; цветков; корней. Изменчивость размеров ствола хорошо известна. Прежде всего об этом свидетельствует существование классов роста. Их появление в значительной степени обязано наследственной разнокачественности индивидуумов по размерам. Далее, для многих видов найдены карликовые формы *papa*, *pigmaea*, *pumila*, *minor* (Bailey, 1925; Fitschen, 1930; Rehder, 1949; Деревья и кустарники СССР, 1949—1964; и др.), а для некоторых — гигантские (например, испанская осина; Яблоков, 1941). Эйзельт (Eiselt, 1964) насчитывает у ели обыкновенной более 15 карликовых и подушковидных форм. С размерами ствола обычно коррелирует и изменение размеров листьев и побегов. Однако встречаются наследственные вариации с мелкими или крупными листьями (хвоей), не связанные с размером деревьев. К сожалению, эти вариации трудно бывает отличить от экологических форм, размеры листьев у которых обусловлены влиянием недостатка влаги, питания, иногда повреждением дерева и т. д. Для исследования индивидуальной изменчивости деревьев по размерам листьев нужно тщательно отбирать модельные экземпляры. Приведем размеры (длину, мм) однолетней ростовой хвои у деревьев сосны обыкновенной VI класса возраста в Белорецком лесхозе Баш. АССР в 1961 г.:

Участок	Средняя	Лимиты	У пяти самых крупных деревьев	У пяти самых мелких деревьев
I	45,0 ± 1,19	32,2—56,0	41,8—54,2	32,2—49,2
II	45,8 ± 0,74	36,4—56,9	42,6—56,9	38,9—51,3
III	49,6 ± 1,19	38,3—60,1	47,7—55,9	44,6—56,3

В горных сосняках Башкирии наблюдается некоторая зависимость длины хвои от общей высоты дерева. Однако корреляция ничтожна ($r = 0,1 \div 0,2$) и наблюдается не на всех участках. Нередко встречаются экземпляры невысокого роста, но с длинной хвоей и наоборот. В других природно-климатических зонах зависимость длины хвои от высоты дерева в старых древостоях вообще отсутствует. Для Северного Урала вычисление коэффициента корреляции дало значение $r = -0,063$. Это говорит о большой индивидуальности деревьев по данному признаку.

Имеются сведения для ряда древесных пород и кустарников о том, что у них существуют крупно- и мелколиственные формы. Отмечены формы сосны с очень короткой (Sihwerin, 1906) и наоборот, длинной и широкой (Gordon, 1880) хвоей, формы пихты бальзамической, пихты сибирской, лиственницы сибирской (Деревья и кустарники СССР, 1949) с длинной хвоей, ели европейской с очень короткой хвоей (Каппер, 1954) и т. д. Как считают авторы, их выделившие, все эти формы наследственные.

Известны также вариации по величине листьев и у некоторых лиственных деревьев и кустарников (Rehder, 1949; Колесников, 1958). М. П. Волошин (1959) обнаружил мелколистную форму у лавра благородного; А. И. Колесников (1958) — у белой акации и каменного дуба. Недавно найдены крупнолистные и мелколистные экземпляры у березы бородавчатой и пушистой, жимолости синей в лесах Среднего Урала (Риль, 1965). Однако вопрос об индивидуальной изменчивости по размеру листьев требует, как уже отмечалось, хорошего методического обоснования. То же самое касается и размеров черешков, хотя и по этому признаку выявлены специальные формы, например у осины (Самусев, 1960).

Изменчивость по длине побегов и ветвей приводит к формированию особой формы кроны — очень узкой или компактной густой, а иногда — очень раскидистой или даже со свисающими ветвями. Многие из описанных в литературе вариаций по форме кроны представляют собой результат укорочения или удлинения боковых побегов. Это так называемые пирамидальные, шаровидные, отчасти плакучие формы, подробно описанные в литературе (Шипчинский, 1955, Колесников, 1958).

Изменчивости размеров (длины, ширины, веса) плодов и семян уделено очень много внимания, особенно для тех видов, плоды которых издавна используются человеком (орех грецкий, лещина обыкновенная, каштан благородный, яблоня домашняя, груша обыкновенная, смородина черная и другие ягодоносные кустарники). О вариативности их плодов хорошо сказано в специальной литературе (например, «Культурная флора СССР», 1936 и многочисленные труды по помологии).

Много отечественных исследований посвящено изменчивости размеров и формы плодов и семян в диких насаждениях яблони, груши, абрикоса (Попов, 1958; Данилов, 1950; и др.), ореха грецкого (Соколов, 1930; Печникова, 1938; Гурский, 1932; Казарцев, 1963; и др.), лещины обыкновенной (Федорако, 1940; Корякина, 1954; Джаукшас, 1958; Кудашева, 1965; и др.), дуба черешчатого (Кобранов, 1928; Погребняк, 1926; Плетинцева, 1958; и др.), ягодников (Розанова, 1934), вишни степной и других видов.

По хвойным растениям наиболее богатый материал имеется по сосне (см. сводку Правдина, 1964), а также по ели европейской (Сукачев, 1928; Бакшаева, 1962; Тышкевич, 1962; Парфенов, 1964; Голубчик (Holubčík, 1966), лиственницам (Дылис, 1961), кедру сибирскому (Ирошников, 1962; Луганский, 1962; и др.). Детальному исследованию подверглись размеры пыльцевых зерен в пределах популяции данных очень немногих. Однако они свидетельствуют, что такая изменчивость также существует. Это показано для сосны обыкновенной (Мамаев, 1965а). Длина тела пыльцы на участке под г. Свердловском у отдельных особей колебалась от 61,0 до 74,5 мк.

В отношении варьирования размера цветков больше всего материала для декоративных растений. У некоторых видов деревьев (например, у лавра благородного, Волошин, 1959) и, особенно, кустарников найдены крупноцветковые индивидуумы. Постепенный отбор таких экземпляров дал крупноцветные сорта чубушника, сирени, жимолости, калины и других культур. При этом отбор на крупноцветность сопровождался нередко отбором на махровость. Исследований изменчивости величины цветков диких растений вообще проведено мало. На Урале Т. Р. Риль (1965) нашла крупноцветковые формы у ракитника Цингера и шиповника иглистого. При выделении вариаций по размерам цветков встречается та же трудность, что и при изучении листьев — необходим точный биометрический анализ признака с учетом возможного влияния различных факторов. Этот момент и ограничивает возможность исследования количественных признаков у древесных растений.

Об изменчивости размеров корневых систем данных почти нет. Однако при изучении проростков сосны обыкновенной наблюдаются различия в длине корешков, достигающие 20—40% (при одном и том же весе семян).

Б. Изменчивость формы органов: ствола; побегов и ветвей; листьев (хвои); плодов и семян; цветков. В садоводстве довольно широко распространены стелющиеся и распростертые формы многих пород — ели обыкновенной, лиственницы европейской и даурской, пихты бальзамической, кипарисовика и других. Они образовались вследствие искривления ствола и ветвей и изменения геотропической реакции.

Большое значение в народном хозяйстве имеют формы различных древесных пород, способные образовывать на стволе и у корневой шейки наросты-капы. Этим формам посвящена большая литература, особенно детальные исследования в этом направлении были проведены под руководством А. С. Яблокова. Им выдвинута гипотеза, объясняющая генезис капообразующих и «узорчатых» форм. А. С. Яблоков считает данное свойство «нормальной физиологической особенностью, выработавшейся у некоторых растений в соответствующих условиях среды» (Яблоков, 1962, стр. 90). Имеются и другие точки зрения на происхождения капов (влияние пастьбы скота, болезней и т. д.). По-видимому, капообразование может происходить как под влиянием неблагоприятной обстановки и специфических условий среды, так и в результате наследственных причин. Каповые формы найдены у березы пушистой и бородавчатой (Яблоков, 1962; Соколов, 1941; Косоуров, 1962; Багаев, 1963 и др.), осокоря (Яблоков, 1962), грецкого ореха (Пасечник, 1960; Яблоков, 1962 и др.), клена ясенелистного, ольхи черной и липы (Косоуров, 1962).

За счет изменения формы ствола и ветвей образуются такие вариации, как в *f. condensata* Fries., *f. angulata* hort., *f. tortuosa* у сосны, корявая сосна *commune* (Francois, 1947), кривоствольная белая акация (Schroök, 1953), извилистая форма ливанского кедра (Колесников, 1958), нитевидная туя, плетевидная ель*. Сюда же следует отнести вариации ели обыкновенной по типам ветвления (Sylvén, 1909—1910; в СССР Сукачев, 1928; Шишков, 1955; и др.). Различные декоративные (пирамидальные, колонновидные, шаровидные, подушковидные, отчасти плакучие и т. д.) вариации, различающиеся по форме кроны, образуются в результате одновременной изменчивости размера и формы ствола и ветвей в случае изменения обычной для вида взаимной координации роста этих органов. При этом может изменяться и угол отхождения ветвей от ствола, что, по-видимому, также является следствием перераспределения ростовых веществ в частях дерева. В книге Эйзельта (Eiselt, 1964) приводится масса примеров таких вариаций у хвойных растений.

В дикой природе резко выраженные вариации по форме ствола и ветвей (распростертые, шаровидные, карликовые и т. д.) встречаются обычно редко, кроме типов ветвления ели и некоторых других. Чаще наблюдается лишь определенная склонность к образованию того или иного отклонения от нормального роста.

Более обыкновенными являются вариации по форме листьев и плодов. Существуют индивидуумы с более широкими или наоборот узкими листьями. Они хорошо изучены у ивы белой, произрастающей в поймах уральских рек — Уфы, Белой, Урала. Ботанический сад Уральского филиала АН СССР внедряет их в зеленые насаждения городов Урала. Имеются разрезнолистные и перистые формы березы бородавчатой, ольхи черной, клена серебристого, бузины, граба, бука западного, дуба черешчатого, ореха грецкого, липы мелколистной, акации желтой, лещины обыкновенной и других видов. Их можно видеть в культуре. Недавно Н. Н. Лащинский (1964) обнаружил рассеченолистную форму березы бородавчатой в Красноярском крае, а несколько раньше, в 1957 г. П. А. Алексеев нашел ее в лесной полосе Грибановского свеклосовхоза Воронежской области. Обычно же такие формы в Восточной Европе и Сибири очень редки. И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман и В. И. Парфенов (1963), изучая серооль-

* Эти проявления индивидуальной изменчивости, естественно, не следует смешивать с экологическими формами многих видов (ели обыкновенной и сибирской, лиственницы сибирской, сосны обыкновенной, березы извилистой, рябины обыкновенной, граба и др.), встречающихся на Крайнем Севере или в горах.

ховые леса Белоруссии, не нашли ни одного экземпляра разрезнолистной ольхи, хотя определенная изменчивость в степени зазубренности листьев и наблюдалась. Нам также не удалось найти в лесах Урала настоящей расчлененной березы. Встречаются лишь индивидуумы с сильно зубчатыми листьями. Возможно, что расчлененные формы более распространены в Скандинавии. Н. Хиландер (по Щепотьеву и Павленко, 1962) описал там восемь подобных форм только для ольхи черной.

У пород со сложными перистораздельными листьями (акация белая, орех грецкий, ясень обыкновенный и др.) существуют однолистные вариации, а у дуба скального и других — вариации с цельнокрайними листьями.

Об изменчивости формы плодов, шишек и семян уже говорилось частично выше при рассмотрении размеров. Особенно варьируют грецкий орех, лещина, сосна обыкновенная и др.⁹ Вариации формы разнообразны, они касаются как отношения длины плода или шишки к ширине, так и формы скорлупы орехов, наростов на ней, апофизов на шишках сосны. У ясеня пенсильванского часто наблюдается усложнение крылатки, а у лещины — изменчивость обертки плодов. По строению плода ясеня выделяют 8 разновидностей (Kagratl, 1958), по форме плода дикого грецкого ореха 9 (Печникова, 1938), по отношению длины к ширине плода у дикой лещины 4 (Кудашева, 1965), по форме шишек сосны 7 (Правдин, 1964), по форме чешуй ели обыкновенной до 10 форм (Tuers, Vogtmann, 1965; Парфенов, 1964), по форме плодов каштана съедобного (Bencat, 1967) и т. д.

Известны также вариации по форме семян сосны (Simak, 1953; Мамаев, 1956; и др.). В отношении варьирования плодов и семян можно привести многочисленные примеры из области садоводства (Дарвин, 1951; Мичурин, 1948; Смирненко, 1961, 1962; и др.).

У садоводов есть много данных о возникновении у древесных и кустарниковых видов вариаций по форме цветков. Для диких видов примеров гораздо меньше, хотя еще со времени Дарвина (Darwin, 1877) и раньше известно, что некоторые кустарники (розы, боярышники и др.) имеют разновидности с полумахровыми цветками. Махровые разновидности многих видов (особенно из семейства розоцветных) описаны в книге «Деревья и кустарники СССР».

Как известно (Тутаюк, 1960), явление махровости цветка вызывается в основном петалюидным превращением андроеца или гинецея, а иногда того и другого одновременно. Кроме того, наблюдается и увеличение числа лепестков независимо от изменения генеративных органов, а также превращение в лепестки чашелистиков, нектарных железок и т. д. Поэтому данная категория изменчивости охватывает не только форму, но и частично количество органов.

Махровые цветки найдены в диких зарослях среднеазиатских шиповников, у рододендронов, у барбариса обыкновенного (Тутаюк, 1960).

В. Изменчивость количества органов: побегов и ветвей, листьев (хвои), генеративных органов. У сосны обыкновенной, ели обыкновенной, кедр сибирского нередко встречаются густокронные индивидуумы, у которых наблюдается усиленное образование побегов. Эти особи весьма декоративны и используются в садоводстве. В любом лесном массиве можно увидеть деревья сосны с более плотной и компактной кроной и наоборот более рыхлой и редкой. Изменчивость по кроне хорошо описана Н. П. Мишуковым (1966): у многосуковатой и колонновидной форм в мутовке насчитывается 8—12 сучьев, а у ажурной всего 3—6.

⁹ В значительной степени это объясняется просто тем, что данные виды лучше других изучены в связи с их хозяйственной ценностью.

Шмидт (Schmidt, 1953) в одинаковых условиях нашел деревья ели обыкновенной с редким и густым охвоением. Разница достигала в 0,9 кг на 1 куб. м объема кроны (при густом охвоении 1,1, при редком 0,2 кг).

Существует и изменчивость по количеству образующихся на одном растении цветков и плодов. Имеется генетически обусловленная способность к повышенному продуцированию генеративных органов. Некоторые экземпляры сосны, грецкого ореха, лещины обладают свойствами усиленного плодоношения. Но этот вопрос еще мало разработан в связи с большим влиянием на закладку цветков различных и пока еще слабо изученных факторов внешней среды, хотя указания такого рода имеются. У сосны часто встречается шишечная болезнь (Ascherson, Graebner, 1896—1935; Schrock, 1957; Кондратюк, 1952; и др.), когда деревья приносят ежегодно по 30—40 и более шишек на одной ветке. Однако о наследственной основе этого признака судить трудно.

Существует также варьирование индивидуумов в популяции по количеству колючек: у гледичии (Балашев, 1961), боярышника сибирского в Зауралье и др.

Г. Изменчивость строения коры. Изменчивость данного признака изучалась у многих видов довольно подробно. Особенно много данных о широко распространенных породах — сосне обыкновенной, кедре сибирском, ели обыкновенной, пихте белой, березе бородавчатой и пушистой. С особенностями в строении коры обычно связывают быстроту роста деревьев, качество древесины и другие признаки. У сосны наиболее характерны индивидуумы с пластинчатой (*f. Seitzii* Schwerin) и чешуйчатой (*f. Kienitzii* Seitz) корой (Seitz, 1929). Встречаются также сосны с наплывами на стволе (*f. gibberosa* Kihlm.), с корой в виде раковин или мелких чешуек (*f. bonapartei* Seitz, 1929), с высокоподнимающейся грубой темной корой (*f. corticans* Don.) с «воротничковой» корой (Гроздов, 1961), а также вариация *annulata* Casp. (Filschen, 1930). Хотя есть соображения об изменчивости некоторых форм коры с возрастом (Carlisle, 1958) и в зависимости от класса роста дерева (Мамаев, 1965), тем не менее склонность к образованию того или иного типа коры представляет наследственное свойство.

В. П. Гавриль (1938) выделил четыре типа коры у ели обыкновенной. В лесу встречаются особи с гладкой, как у пихты, корой или с толстой трещиноватой, как у сосны, и др. Их находил и А. С. Яблоков (1949). Сходные формы выделены и в Западной Европе. По Фишеру (Ромедер и Шёнбах, 1962), они наследственны. Свобода (Svoboda, 1953) описывает 9 форм ели, произрастающей в Европе, по строению коры и поверхности ствола, Л. И. Милютин (1963) — три формы брянской ели. У кедр сибирского можно различить два крайних типа коры — сосново- и еловоподобный (Луганский, 1962).

Особенно много исследователей изучало строение коры берез, распространенных в Европе (Lindquist, 1947; Мегалинский, 1950; Schröck u. Scholz, 1953; Ильин, 1954; Gardiner, 1958; Гроздова, 1960; Махнев, 1965; и др.). Гарднер делит все вариации по коре на два типа: гладкокорые формы и шероховатокорые. К первой группе относятся мучнистая, чешуйчатая, полосчатая и пленчатая, ко второй — тонкотрещиноватая, груботрещиноватая, ромбовиднотрещиноватая и промежуточная формы. Мучнистая кора встречается как у березы бородавчатой, так и у пушистой; чешуйчатая — только у пушистой, а все остальные типы — только у бородавчатой.

По П. Н. Мегалинскому, в лесах Карелии у березы пушистой встречаются индивидуумы с белой, серой и желтой корой, а у бородавчатой — с грубой корой. Н. Б. Гроздова, наоборот, более детально классифицирует по форме коры березу бородавчатую (6 форм). А. С. Яблоков (1962) в Подмосковье выделил у березы бородавчатой 4 типа деревьев, различающихся

по строению коры, характеру ветвления и форме стволов. Все авторы находят корреляцию между типом строения коры и физико-механическими свойствами древесины и быстротой роста. В Центральной Европе (Schroök u. Scholz, 1953) по строению коры выделяют ценные формы фанерной и столарной березы. Однако В. С. Ильин такой зависимости не установил.

В Шиповом лесу А. М. Стародумов (1954) выделил три формы дуба: ребристую, широкоотрециноватую и пластинчатую. Близкие формы нашел в том же районе и Т. Плетничева (цит. по Яблокову, 1962).

Найдены индивидуумы с различным строением коры у ольхи черной и серой (Callier, 1918; Sokolowsky, 1960; Molski, 1960; и др.), у бархата амурского (Моисеенко и Емлевская, 1962; Кудашева, 1959), явора (Яблоков, 1962), осокоря (Лн Цзян-вей, 1960), акации белой (Schroök, 1953), груши обыкновенной (Данилов, 1950), лещины обыкновенной (Кудашева, 1965), тополя пирамидального и лиственницы (Альбенский, 1959) и других видов.

Д. Изменчивость по анатомическому строению и физико-механическим свойствам древесины. Практикам лесного хозяйства давно известно о существовании ценных технических форм и у некоторых древесных пород. Эти формы отличаются особенностями в анатомическом строении древесины, повышающими ее прочность или придающими ей специфические свойства. Таковы резонансовая ель, карельская или узорчатая береза, явор «птичий глаз», формы дуба и сосны с повышенной прочностью древесины.

Внимательное изучение внутривидовой изменчивости позволило выделить у разных пород целый ряд специальных форм. У березы бородавчатой и пушистой, по Линдквисту (Lindquist, 1948), выделены ледяная, коричневая свилеватая, пламенная, твердая глянцевая и мягкая глянцевая формы. Известная всем карельская береза Н. О. Соколовым (1950) разделена на 3 типа по силе роста. У явора в Западной Европе описаны следующие формы (Ромедер и Шенбах, 1962): а) с волнистым рисунком древесины; б) струйчатый (узорчатый явор); в) «птичий глаз»; г) со свилеватой древесиной. На Карпатах произрастают «кудрявый» клен (Яблоков, 1962) с красноватой волнистой древесиной (по-видимому, близкий к волнисторисунчатому), «птичий глаз» и другие формы. Кстати сказать, Б. Н. Замятнин (1958) считает причиной образования древесины типа «птичий глаз» повреждение ствола птицами в период сокодвижения.

По мнению В. И. Носкова (1954), физико-механические свойства древесины сосны характеризуются сильной индивидуальностью. Их показатели больше зависят от индивидуальных особенностей деревьев, чем от типа леса. Шрек (Schroök, 1953) считает, что у белой акации можно найти генетические формы, отличающиеся более прочной древесиной. Наши исследования в Талицком лесхозе Свердловской области показали существенные колебания этих особенностей, у поблизости стоящих деревьев (табл. 2).

Различия достаточно велики почти по всем показателям.

Особенности анатомического строения побегов играют, по-видимому, определенную роль и в образовании плакучих форм у многих видов: сосны обыкновенной, веймутовой, желтой, ели обыкновенной, канадской, Энгельмана, у кипариса, кедр ливанского, пихт, можжевельника, тисса, березы бородавчатой, вязов, бука, дубов, ив, рябины обыкновенной, тополей, яблони, ясеня обыкновенного и других (Fitschen, 1930; «Деревья и кустарники СССР», 1949—1962; Колесников, 1958; и т. д.). Кроме специфического анатомического строения, многие плакучие формы имеют и некоторые другие особенности, вызывающие данное явление (малая толщина побегов, слабое ветвление и т. д.). Плакучие экземпляры широко используются в садоводстве, но редко встречаются в дикой природе за исключением, пожалуй, ивы белой и березы бородавчатой.

Таблица 2

Физико-механические свойства заболонной части древесины индивидуумов сосны с высокопрочной и менее прочной древесиной

№ образца	Объемный вес, г/см ³	Водопоглощение, % за 30-е сутки	Пределы прочности, кг/см ²						
			на сжатие вдоль волокон	на статический изгиб тангентально-по направлению	скалывание вдоль волокон		статическая твердость (ядро)		
					тангентальное направление	радиальное направление	торцовая	тангентальная	радиальная
37	0,52	157	453	944	48	53	225	178	185
63	0,46	207	360	800	40	58	188	137	148

Из данных об изменчивости анатомических признаков можно отметить материалы Шютта и Хаттемера (Schütt u. Hattemer, 1959) по индивидуальной изменчивости размеров смоляных ходов в хвое сосны, материалы Л. Ф. Правдина (1964) о варьировании числа смоляных ходов и др.

Кроме того, в пределах вида существуют и другие проявления индивидуальной изменчивости (по опущенности стеблей, листьев, чашелистиков, по размерам тычинок или пестика, по количеству хромосом и другим структурным признакам). Они слабо изучены и данных пока очень немного, хотя по некоторым родам материал значительный (например, о шиповниках, Хржановский, 1958).

Индивидуальная изменчивость функциональных признаков

Данная форма изменчивости изучена гораздо слабее, чем варьирование структурных признаков растений. Это объясняется, как уже отмечалось, большей сложностью исследования. Мы кратко охарактеризуем изученность тех или иных функциональных признаков, придерживаясь классификации, приведенной ранее.

А. Изменчивость физиологических процессов. По Ромедеру и Шёнбаху (1962), у тополей одни клоны отличаются большей потребностью в воде, кислороде, почве и питательных веществах (в фосфоре), чем другие в связи с наследственными особенностями. С этими свойствами, естественно, связана различная интенсивность физиологических процессов у разных клонов и, следовательно, особей. Хубер и Польстер (Huber u. Polster, 1955) показали сильное различие клонов тополя черного по интенсивности ассимиляции углекислоты листьями одно-двухлетних саженцев. Оценка генетических различий, по данным указанных авторов, усложняется тем, что влияние условий местопроизрастания может перекрывать эти различия.

Имеются также отдельные исследования, показывающие физиологическую разнокачественность некоторых форм, выделенных по структурным признакам (форме кроны, плодов и т. д.). Они, однако, мало обнадеживающие.

Б. Изменчивость биохимических признаков. Данных об этом типе изменчивости почти нет. Однако исследования активности ферментов, проводившиеся в нашей лаборатории, показали существование различий у отдельных растений по данному признаку. Варьирование его в листьях растений в пределах популяции достигает иногда очень значительной величины (приводим средние данные): %

Древесная порода	Каталаза	Пероксидаза
Лещина обыкновенная	38,3	88,7
Лещина разнолистая	40,2	81,1
Береза бородавчатая	25,8	42,0
Клен ясенелистный	29,3	40,3

Активность ферментов признак чрезвычайно лабильный, поэтому для выявления генетической изменчивости нужны еще дополнительные данные.

В. Изменчивость степени устойчивости растений: к неблагоприятным климатическим явлениям; к вредителям и болезням; к вредным газам. По этому признаку популяции дифференцируются довольно сильно. В практике интродукции известно много случаев, когда из общей массы испытываемых растений одного образца выделяются более устойчивые к неблагоприятным климатическим факторам индивидуумы, позволяющие успешно ввести в культуру тот или иной вид.

Н. Г. Акимочкин (1961) приводит примеры такого рода из практики Лесостепной опытной станции. Из 150 семян черного ореха на станции было отобрано 6 вполне зимостойких растений, из 500 семян скумпии 150, из 100 семян желтой сосны — 26 устойчивых экземпляров и т. д. Зимостойкость в этом случае коррелировала с укороченным вегетационным периодом. К сожалению, практическая работа по отбору устойчивых индивидуумов часто ведется с материалом довольно разнородным по происхождению семян. В нем могут быть смешаны различные географические расы. В отношении же роли географического происхождения для устойчивости против зимних холодов, заморозков и т. д. сомневаться не приходится. Это показали выдающиеся по своим масштабам географические посадки, проведенные в Западной Европе и у нас. Однако существует, несомненно, и индивидуальная изменчивость по данному признаку, хотя ее амплитуда гораздо уже, чем для географических рас.

Шёнбах (Schönbach, 1953) у дугласии, а Киеландер (Kiellander, 1956) у ели обнаружили большую дифференциацию потомства отдельных деревьев по морозостойкости. С. Н. Моисеенко и А. Г. Емлевская (1962), изучая семена бархата амурского, установили их разнокачественность по отношению к зимним холодам. Авторы считают, что более морозостойкое потомство дают деревья, подвергавшиеся действию холодных зимних ветров. В Ботаническом саду Института биологии УФАН СССР в 1963—1965 гг. заложены опыты по выращиванию в суровых условиях Урала различных биотипов лещины разнолистной, ореха грецкого и других растений. Предварительные наблюдения свидетельствуют о существовании некоторых индивидуальных различий в зимостойкости.

Нам проводились также опыты по проращиванию семян сосны от деревьев, собранных в одной микропопуляции, при различных температурных режимах. При этом все образцы оказалось возможным разделить на три группы по отношению к изученным температурам: а) хорошо прорастающие при различной температуре (от 7 до 38°C); б) плохо прорастающие при высокой температуре (28—33°C); в) слабее прорастающие при низкой температуре (7—12°C). У древесных растений, как и у многих сельскохозяйственных культур, наблюдается индивидуальная изменчивость в отношении устойчивости против болезней. Ромедер и Шёнбах (1962) в своей книге приводят факты о наличии более и менее устойчивых форм у дугласии (против *Phaeocryptopus*), веймутовой сосны (против пузырчатой ржавчины), вяза (против гриба *Ophiostoma*), тополей (против ржавчины), сосны обыкновенной (против шотте и вертуна) и других пород. Всем известна устойчивая против сердцевинной гнили форма осины. Как отмечает А. В. Альбенский (1959), у ясеня существуют формы, устойчивые против древесины вездливой. В Швеции (по Ромедеру и Шёнбаху) найден клон осины, не повреждавшийся лосями. Ф. Л. Щепотьев и Ф. А. Павленко (1962), ссылаясь на Гамби, пишут о распространенности в Италии особой, иммунной к энтомопатогенным разнолистной формы белого тополя в культуре. И. Я. Шемякин (1961) описывает формы сосны, осины и дуба, устойчивые против рака.

В отношении засухоустойчивости выше уже приводился пример Ромедера и Шёнбаха о неодинаковой требовательности к влажности почвы различных клонов тополя. У сельскохозяйственных растений (у хлопчатника, Строгонов, 1962) найдены также биотипы, неодинаково реагирующие на повышенное засоление почвы. Для древесных видов такого рода исследования нам почти не известны. При проращивании семян сосны в растворах NaCl различной концентрации мы получили значительную дифференциацию испытанных образцов по абсолютной всхожести. Так, при концентрации 0,2N потомство некоторых индивидуумов сосны прорастало на 70—80%, в то время как у других абсолютная всхожесть не превышала 20—30% или была еще ниже.

Данных об индивидуальной изменчивости древесных растений по степени газоустойчивости очень немного. Наиболее глубокое исследование было проведено Пельцем и Матерной (Pelz u. Materna, 1964). На задымленных участках ими в течение ряда лет велись наблюдения за устойчивостью отдельных деревьев ели против повреждений сернистым ангидридом. Были найдены экземпляры с повышенной устойчивостью. Они отличались от других деревьев некоторыми внешними признаками, пониженным содержанием серы в хвое, увеличенным количеством каляя, более прочной восковой пленкой на поверхности хвои. Авторы считают причиной повышенной дымоустойчивости физиологические особенности индивидуумов и, в частности, более слабое поглощение вредных веществ. Ромедер (Pohmeder, 1966) также нашел у ели формы, резистентные к SO₂ и HF.

Мы провели наблюдение над устойчивостью против сернистого ангидрида десяти «семей» сосны обыкновенной из Пермской области. Фумигации подвергались 30-дневные проростки. При средней повреждаемости их семян в 41,6% от общей длины, некоторые семьи показали повреждаемость лишь на 22—26%, а другие, наоборот, до 68—71%.

Г. Изменчивость ростовых процессов. Выше при рассмотрении хронографической изменчивости мы уже касались данной темы. Ромедер и Шёнбах (1962) приводят данные об индивидуальной изменчивости силы роста у сосны, объясняя это частично влиянием различной густоты охвоения деревьев. Такую же особенность Мюнх (см. Ромедер и Шёнбах, 1962) обнаружил и у ели европейской. В наших опытах с проростками сосны обыкновенной и ели сибирской индивидуальность силы роста также проявлялась во всех случаях. Можно не обсуждать далее этот вопрос, поскольку наличие у деревьев быстро- и медленно растущих форм установлено.

Д. Изменчивость прорастания семян. В. Г. Юдин (1962) установил, что глубина покоя у семян различных видов клена зависит не от географических условий их формирования, а в значительной степени от индивидуальных свойств материнских деревьев. В опытах с семенами сосны мы также наблюдали различия в энергии прорастания семян в зависимости от особенностей материнского экземпляра. Очень велики оказались также различия в абсолютной всхожести семян сосны. Однако это явление объясняется неодинаковым содержанием полнотельных семян в шишке (в связи с мозанчностью опыления и т. д.). При отборе полных семян дифференциации по всхожести почти не было. И она снова резко возрастала при воздействии неблагоприятных факторов — засоления среды, высокой температуры. Сильно сказывается и продолжительность периода хранения семян. Некоторые индивидуумы сосны продуцируют семена, дольше сохраняющие свою жизнеспособность. Таким образом, изменчивость признака, характеризующего особенность прорастания семян существует как бы в скрытом виде и проявляется при попадании семян в неблагоприятную обстановку.

Е. Изменчивость по степени укоренения черенков. Наблюдались Д. А. Комиссаровым (1959) у пробкового дуба и кипариса арizonского.

Исследователь считает, что за счет индивидуальной изменчивости по данному признаку можно отбирать растение с повышенной укореняемостью черенков и добиться практических результатов. Неодинаковую степень укоренения черенков осины и других видов в зависимости от происхождения материнских экземпляров наблюдали также А. Д. Полищук (1949) и Ю. Ф. Косоуров (1961).

Кроме описанных выше подразделений индивидуальной функциональной изменчивости существуют и некоторые другие. Такова, например, изменчивость продолжительности жизни хвон. Вариабильность этого важного признака Л. Ф. Правдин и другие относят к эколого-физиологической изменчивости.

Качественная изменчивость

А. Изменчивость окраски органов: ствола (коры); побегов и ветвей; листьев (хвон); плодов (шишек) и семян; цветков. Материал по этой проблеме обширен. Различия по окраске коры наблюдали у сосны обыкновенной, березы бородавчатой и пушистой, осины, тополей, ив, боярышников, ольхи, пихты сибирской и других древесно-кустарниковых пород. У сосны наиболее ярко выделяются индивидуумы с красноватой и желтоватой листоватой корой в верхней части ствола. Такие вариации, а также деревья с корой оранжевого оттенка встречаются, по нашим наблюдениям, во многих районах Северного, Среднего и Южного Урала. Процент их участия в насаждении довольно сильно колеблется. У краснокорых особей по сравнению с желтокорыми обычно несколько выше по стволу поднимается грубая темная корка.

Многие исследователи (Иванников, 1952; Орленко и Арещенко, 1957; Смилга, 1963; Оямаа, 1961; Коновалов, Коняхин, Соловьева, 1965; и др.) изучали изменчивость по окраске коры у осины. Обычно этот вид подразделяют на 4 формы: зеленокорую, серокорую, светлокорую и темнокорую, иногда выделяя еще и желто-зеленокорую (Смилга, 1963). В Казахстане Г. В. Григорьев (1960) нашел устойчивую осину «как-терек» с зеленовато-белой корой. Как правило, большинство авторов считают зеленокорую форму наиболее устойчивой против сердцевинной гнили. Но А. С. Яблоков (1941, 1962) и Ю. Ф. Косоуров (1958), на основании своих исследований, делают вывод о том, что руководствоваться цветом коры при отборе здоровой осины нельзя. Устойчивые формы встречаются у индивидуумов с темной корой и других.

У берез выделяют формы с желтой корой, темной, более светлой. В частности «желтокорую» березу описали П. Н. Мегалинский (1950), Н. Б. Гроздова (1957), Gardiner (1958), Vaclav (1963), А. К. Махнев (1965) и др. Она обычно характеризуется замедленным приростом.

У тополя бальзамического на Среднем Урале Н. А. Коновалов, Б. С. Коняхин, Ф. Р. Соловьева (1965) нашли зеленокорую, серокорую и светлокорую формы.

В западных районах Свердловской области наблюдается изменчивость пихты сибирской по коре: имеются светлокорые, серокорые и темнокорые вариации.

Окраска годичных побегов ивы белой изменяется в поймах рек Уфы и Урала от желто-оранжевой до красно-пурпурной. В популяции ивы по р. Уралу чаще встречаются индивидуумы с оранжевым оттенком, а в пойме р. Уфы с красным и пурпурным.

У клена ясенелистного на территории СССР встречаются индивидуумы с красновато-пурпурными, зеленоватыми и голубоватыми (из-за сизого налета) побегами.

У ольхи серой встречаются деревья с золотисто-желтыми ветвями.

Имеются индивидуальные различия в окраске листьев и хвон деревьев. Всем известны краснолистные и пурпурнолистные, обычно вследствие высокого содержания антоцианов, формы бука лесного, лещины обыкновенной, клена остролистного, полевого, явора, барбарисов, акации белой, дуба черешчатого, березы бородавчатой и пушистой и других видов (формы, *rubra, coccinea, sanguinea, purpurea, atropurpurea*). Широко распространены желтолистные формы (*aurea, lutea*) туй, ели обыкновенной, кипарисовиков, тисса ягодного, вязов, кленов, бирючины, бузины и т. д. У хвойных растений (ели, сосны, кедра, кипарисовиков, пихты) садоводы знают много разновидностей с бело-пестрой, голубой, серебристой, а иногда даже и золотистой хвоей (формы *alba, argentea, glauca, aurea* и др.). Кроме того, существуют в природе и используются в декоративном садоводстве разнообразные пестролистные формы: с пятнистыми, окаймленными, срединно-пятнистыми, желтоконечными и прочими листьями (Колесников, 1958). Перечисление и описание всех этих вариаций заняло бы не один десяток страниц. Хорошее описание физиологических и анатомических особенностей золотистостебельных форм дал Михаэль (Michael, 1953).

По окраске плодов также наблюдается генетическая неоднородность. Изредка встречаются экземпляры мелких кустарничков водяники и черники с белыми ягодами (Васильев, 1961). Плоды рябины по окраске можно разделить на красные, оранжевые и даже желтые с массой переходных оттенков. А. И. Колесников (1960) приводит характеристику жимолости костяной, имеющей желтые плоды. У смородины черной есть экземпляры с желтыми и зеленоватыми, у барбариса обыкновенного и черемухи обыкновенной с белыми плодами. Боярышник сибирский легко разделяется на две вариации с красными и оранжево-желтыми плодами.

Большой материал имеется по изучению вариации в окраске молодых женских шишек (колосков) у ели европейской, лиственницы сибирской и европейской и спелых шишек сосны обыкновенной. Вопрос о вариациях сосны по окраске колосков, шишек, семян и крылаток специально рассматривается в нашей статье (Мамаев, 1965в).

В отношении же окраски молодых шишек ели европейской напомним о больших исследованиях, проведенных в нашей стране и Западной Европе и показавших различие ели по этому признаку (Zederbauer, 1907; Машинский, 1923; Stock, 1929; Münch 1923; Харитонов, 1937; Rohmeder, 1936; Bouvarel, 1956; Москвитин, 1957; Пчелин, 1957; Юркевич, 1958; Панин, 1962; Милютин, 1963). Большинство авторов склоняется к выводу о том, что красношишечная ель более холодостойка по сравнению с зеленошишечной.

У лиственниц также имеются вариации, различающиеся по окраске молодых женских шишек. В. В. Уханов (1949) приводит для европейской лиственницы пять типов окраски: зеленовато-белая, зеленая, серно-желтая, розовая, пурпуровая (красная), а для сибирской четыре (те же, что и для европейской, кроме серно-желтой). Примерно такие же вариации описывает и И. А. Лагов (1959). В лесах Южного Алтая зеленошишечная лиственница поднимается более высоко в горы, чем другие формы.

Есть данные о варьировании окраски женских колосков у пихты белой и японской, дугласии, лиственницы Сукачева и даурской, сосны обыкновенной и других видов хвойных растений. Окраска спелых шишек сильно варьирует у сосны обыкновенной и меньше у других хвойных, хотя некоторые изменения оттенков и наблюдаются. У сосны очень заметно варьирование по окраске семян и крылаток.

У пихты сибирской на Урале можно выделить следующие основные типы окраски крылаток: а) желто-бурые; б) темно-бурые; в) желто-бурые с синеватым окончанием; г) синевато-бурые. У ели сибирской, произрастаю-

шей в Зауралье, по окраске семян наблюдаются вариации: а) темно-коричневые; б) коричневые; в) светло-коричневые, г) пестро-коричневые (редко).

Окраска цветков покрытосемянных растений варьирует значительно, хотя для этой группы обычно нет такого резкого и универсального для различных зон разграничения на типы (зеленоокрашенные и красные), как у колосков большинства хвойных. У миндаля низкого и розы морщинистой, спиреи войлочной, айвы (хеномелеса) японской и других растений существуют формы с белыми цветками, при типичной красной расцветке, а у боярышника обыкновенного, яблони ягодной, алычи и т. д. наоборот красные, при обычно белой расцветке. Роза Бэнкса имеет вариации с белыми и желтыми, а боярышник однопестичный — с белыми, розовыми и темно-красными цветками.

В Куйбышевской области (Вашкулат, 1959), на Урале (Сюзев, 1906), в Западной Сибири найдена розовоцветковая форма черемухи обыкновенной.

У проростков сосны наблюдается также изменчивость окраски подсемядольного колена. Встречаются индивидуумы, дающие потомство с красноватой окраской данного органа при обычно светло-зеленых оттенках. Нередко можно найти и альбиносные мутации, когда в семядолях молодых растений не образуется хлорофилл. По содержанию хлорофилла, а следовательно, и по интенсивности окраски листа тоже наблюдаются вариации, хотя и незначительные.

Б. Изменчивость в содержании различных веществ: живицы и ее компонентов, эфирных масел в органах хвойных растений; масла, жиров и других веществ в семенах; кислот, сахаров, биологически активных веществ в плодах; гутты в корнях бересклета; органических и минеральных веществ в листьях и хвое. Хорошо известно существование так называемых «осен-рекордисток», из года в год дающих повышенное количество живицы при подсочке. Выход живицы у них может превышать среднее количество даже в 6—7 раз. Е. П. Проказин (1959), А. С. Яблоков (1962) и другие считают эту особенность наследственной. Об этом свидетельствуют и данные Н. И. Орлова (1962). М. И. Бардышев (1949) указывает на индивидуальные различия, существующие между деревьями в содержании и качестве отдельных компонентов живицы и прежде всего скипидара. По его мнению, имеются 2 группы деревьев, у первой скипидар характеризуется присутствием в нем β-пинена и отсутствием Δ²-карена, в то время как у второй — наоборот. Е. Н. Кондратюк и С. В. Гончаров (1962) из вида *Pinus silvestris* выделяют вид *P. Fominii*, у которого живица существенно отличается по своим физико-химическим свойствам. По данным А. В. Чудного (1966), в насаждениях сосны встречаются смолопродуктивные особи, живица которых имеет повышенное содержание α-пинена.

По Г. В. Пигулевскому (1928), у отдельных экземпляров сосны количество эфирного масла в хвое варьирует от 0,21 до 1,43%, а угол вращения (α_d) от -15,9 до +10,8°. Сведения о качественной характеристике эфирного масла сосны довольно противоречивы. Уайз и Джан (1959) указывают на величину α_d = 8—25,8°. Они приводят также интересный пример. У *Pinus ponderosa* скипидар состоит в основном из β-пинена и представлен левовращающей формой; а у того же вида, но у вариации *scopularum* он состоит из α-пинена и представлен правовращающей формой.

Цвркаль (Cvrkal, 1960) исследовал эфирное масло из веточек ели и пришел к выводу о том, что можно судить по хроматограммам вытяжек различных деревьев о наличии более или менее устойчивых рас этого вида. Сортная изменчивость содержания масел и других пищевых веществ в семенах культурных древесных растений (фундука, грецкого ореха и других) изучена относительно хорошо. Для дикорастущих видов материала не много.

Р. Ф. Кудашева (1965) исследовала содержание масла в плодах лещины обыкновенной, оно колебалось от 33 до 77% и более (в ядре). Р. Ф. Кудашева выделила индивидуумы с наибольшим содержанием масла для их последующего использования в культуре в качестве элиты. Некоторые данные об индивидуальной изменчивости жирности плодов лещины можно найти в работе Е. Н. Самошкина (1964). Л. Ф. Правдин (1964) при изучении содержания масла в семенах сосны из различных районов СССР пришел к выводу о том, что наибольшие колебания этого признака наблюдаются при взятии образцов семян с отдельных деревьев.

В литературе имеются данные о том, что и у кедра сибирского наблюдается индивидуальная изменчивость по содержанию жира и масла в семенах. По сведениям Н. А. Луганского (1962) она невелика и достигает 9—12%.

Анализ плодов культурных древесных растений (яблони, груши, смородины, винограда и других) на содержание в них кислот, сахаров, аскорбиновой кислоты, каротина показывает резкое отличие одного сорта от другого (см. Биохимия плодов и овощей, 1949—1961). Однако по этим данным трудно судить о размахе индивидуальной изменчивости, поскольку культурные сорта представляют собою сложный конгломерат различных видов и климатических рас. Поэтому необходимы материалы о вариационности химического состава плодов в диких популяциях.

Приведем наши данные об изменчивости содержания аскорбиновой кислоты в плодах рябины обыкновенной (сбора 1960 г.) в Ботаническом саду г. Свердловска.

Вес (мг) свежесобранных ягод (1 шт.)		Содержание аскорбиновой кислоты, мг%		
Средняя	Лимиты	Средняя	Лимиты	Коэффициент вариации
330,0	253—445	96,0 ± 7,16	44,2—198,4	38,0

Имеются формы с повышенным содержанием аскорбиновой кислоты в плодах (более 150 мг%) и пониженным (менее 70 мг%). В нашем случае тех и других оказалось по 15—20% от общего количества деревьев.

У бересклета европейского детальные исследования Р. Ф. Кудашевой (1949) показали очень значительную индивидуальную изменчивость содержания гутты в корневой коре — от 1 до 20—30% и более. Примерно такая же амплитуда колебания и у бересклета Маака (Моисеенко, 1953; Штейникова, 1962). Данная особенность бересклета лежит в основе отбора на гуттоносность. Т. П. Березовская (1961) исследовала химический состав эфирного масла у трех форм багульника болотного и установила довольно значительные различия в этом показателе. У одной из форм багульника (*var. angustum*) в составе масла даже отсутствовал сесквитерпеновый спирт — ледол. Т. П. Березовская считает, что изменчивость состава эфирного масла более тесно связана с формовой принадлежностью, чем с экологическими факторами. Последние влияют, главным образом, на количество того или иного вещества. Имеются отдельные сведения о неодинаковом содержании минеральных элементов в листьях и хвое деревьев в зависимости от их наследственных особенностей.

Оценивая литературные данные об индивидуальной изменчивости древесных растений, можно сделать ряд выводов.

1. Практически все признаки дерева (как анатомо-морфологические, структурные, так и физиолого-биохимические и прочие функциональные и качественные) подвержены изменчивости. Конечно, амплитуда изменчивости разных признаков неодинакова.

2. В пределах одного участка леса обычно обнаруживается широкий спектр изменчивости по большинству морфологических признаков. Однако резкие отклонения от нормы наблюдаются довольно редко. Многочисленные садовые формы деревьев и кустарников, культивируемые очень широко, в дикой природе обычно не встречаются. По-видимому, в большинстве случаев они были отобраны из числа мутантов.

В популяциях дикорастущих видов эти резкие отклонения или выпадают, элиминируются в силу своей меньшей приспособленности, или нивелируются в результате непрерывно идущего скрещивания особей.

3. Многочисленными исследователями описано огромное количество разнообразных внутривидовых таксонов, отображающих феномен индивидуальной изменчивости растений. Чаще всего эти так называемые формы, вариации, разновидности, лузусы, абберации и т. д. основаны на фенотипической изменчивости одного признака (или нескольких тесно связанных между собой). Таковы, например, вариации, различающиеся по окраске коры или цветков, по изрезанности листьев, по форме чешуй шишек, по величине семян и т. д. и т. п. Большие исследования, предпринятые для изучения корреляций между изменчивостью неродственных признаков, не дали пока вполне достоверных результатов, подтверждающих существование таких корреляций.

Мы, конечно, не подвергаем в данном случае сомнению наличие взаимосвязей между родственными признаками, такими как размер шишек и величина семян, в них находящихся, или длина стебля и размер листа и т. д. Варьирование признаков такого рода происходит согласованно и взаимообусловленно.

Обсуждение материалов, освещающих итоги исследования внутривидовой изменчивости растений, показывает большое многообразие и сложность форм ее проявления. При этом очень часто оказывается невозможным расчленение самого феномена изменчивости на различные категории.

Дифференциация вида у растений вызывается целым рядом причин наследственного и ненаследственного порядка и проявление этой дифференциации выражается в одновременном существовании в популяциях вида самых разнообразных биоморф генотипического и модификационного характера. Иногда эти биоморфы существенно различаются между собою по комплексу структурных, функциональных или качественных признаков, а очень часто различие заключается лишь в отклонении от нормы одного-двух признаков. Довольно трудно бывает распознать степень генетической обусловленности этих различий — являются ли установленные изменения в структуре или физиологии особей или каких-либо групп отражением изменений, произошедших в генотипе, или это временный результат воздействия некоторых факторов среды — климата, почвенного питания, биотических влияний и т. д. Кратко проанализируем с этой стороны описанные формы изменчивости древесных растений.

Как показывают многие данные, географическая изменчивость по целому ряду признаков является генетически определенной. Попадая в другие природно-климатические районы географические популяции сохраняют целый ряд специфических отличительных черт — прежде всего определенную ритмику жизненных процессов, а также некоторые анатомо-морфологические и физиолого-биохимические особенности.

Экологическая изменчивость чаще всего, вероятно, обуславливается наличием модификаций. При изменении условий существования эти модификации обычно также трансформируются. Данное обстоятельство объясняется слабой степенью или временным существованием изоляции экологических группировок древесных растений. Изоляция географических популяций достигает значительно более высокого уровня.

Хронографическая изменчивость может быть и генотипической, и модификационной. Имеющиеся материалы, так же как и для экологической формы изменчивости, не позволяют пока судить со всей достоверностью о характере наследования признаков в случае возрастной и сезонной дифференциации вида.

Наблюдаемая в природе половая дифференциация особей в популяции обуславливается наличием различных половых типов. Как показывают исследования (Джапаридзе, 1963—1965; Минина, 1952; и др.), в целом ряде случаев возможно «переопределение» пола, изменение его под влиянием различных, часто неизвестных, факторов. Это наблюдалось у шелковицы, эвкоммии, тунга, тополей и других растений. Дифференциация популяций по половым типам выражается главным образом в наличии индивидуумов с различными половыми органами. Другие отличия половых форм мало изучены.

И наконец, индивидуальная изменчивость, которой также посвящено много исследований, основана на существовании разнообразных наследственных и модификационных различий индивидуумов. Изучение индивидуальной изменчивости по структурным признакам свидетельствует о возможности наследственного характера значительной части вариаций подобного типа. Однако в этом отношении еще много спорного.

Изменчивость структурных признаков вообще изучена гораздо лучше, чем функциональных или качественных, кроме некоторых из последних, касающихся окраски органов растений. Это объясняется большей доступностью первых. Полученный для структурных признаков материал массовых наблюдений позволил использовать статистические методы, что дало возможность иметь относительно достоверный материал по характеристике различных внутривидовых форм. Такого материала пока нет для изменчивости функциональных признаков.

ЛИТЕРАТУРА

- Агамиров У. Ранне- и позднезрелые формы низменного (длиночерешчатого) дуба *Quercus longipes* Stev. в Карабахской степи.— Тр. Азерб. с.-х. ин-та, 1957, т. 4.
- Акимочкин Н. Г. Итоги интродукции древесных и кустарниковых пород на Лесостепной опытно-селекционной станции за 35 лет. Ефремов, трест «Госзелхоз», 1961 (М-во ком. х-ва РСФСР).
- Альбенский А. В. Селекция древесных пород и семеноводство. М.—Л., Гослесбумиздат, 1959.
- Багваев С. Н. Карельская и капокорешковая береза в лесах Костромской области.— Лесное хозяйство, 1963, № 6.
- Бакшаева В. И. Изменчивость видов ели в Карелии.— Вопросы лесоведения и лесной энтомологии в Карелии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Балашев П. К. Перспективность каркаса, гледичий, дуба красного и липы в условиях Камышина.— Сборник научно-исследовательских работ по защитному лесоразведению, вып. III. Камышин, 1961 (Камышинская ЛОС).
- Бардышев М. И., Пирятин А. Л., Бардышева К. В. О составе скипидара индивидуальных деревьев обыкновенной сосны.— Лесное хозяйство, 1949, № 12.
- Березовская Т. П. Сравнительное химическое изучение различных форм багульника болотного в связи с использованием его в качестве лекарственного сырья. М., 1961 (Конференция по проблеме «Изучение и использование растительного сырья»). Биохимия плодов и овощей, вып. 1—7, М., Изд-во АН СССР, 1949—1961.
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. М., Сельхозгиз, 1931.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Теоретические основы селекции растений. М.—Л., Гос. изд-во сельхозхоз. совхозной и колхозной лит., 1935.

Васильев В. Н. Род *Empetrum*. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.

Васильченко И. Т. К вопросу о внутривидовых категориях.— Тр. Бот. ин-та, 1958, вып. 12.

Вашкулат П. Н. Аномалия генеративных органов у *Padus racemosa*.— Бот. ж., 1959, т. 44, № 6.

Вересин М. М. О фенологических формах дуба черешчатого и использовании их в лесоразведении.— Лесной ж., 1958, № 3.

Вересин М. М. Значение и использование лесогенетических форм древесных пород в лесной селекции.— Науч. зап. ВЛТИ, 1960, т. 18.

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

Вильмос М. Практические выводы по цветению дуба и биологии его плодоношения.— Реф. ж. Лесоведение, 1963, № 1.

Воейков Д. О натурализации лесных пород.— Лесной ж., 1908, № 7-9.

Волошин М. П. Формы лавра благородного на южном берегу Крыма.— Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 1959, т. 29.

Воропанов П. В. Управление ростом и развитием деревьев. М.—Л., Гослесбумиздат, 1954.

Гавриш В. П. Многоформность хвойных пород и практическое использование ценных форм сосны и ели.— Лесное хозяйство, 1938, т. 1.

Гальперн Г. Д. О лесной сосне в СССР.— Природа, 1949, т. 38, № 5.

Гатин Ж. П. Облепиха. М., Сельхозиздат, 1963.

Гладышевский М. К. Шатилковский лес, М., 1959 (М-во сельского хозяйства РСФСР).

Григорьев Г. В. Опыт интродукции тополей в Центральном Казахстане.— Тр. Караганд. бот. сада, 1960, т. 1.

Гроздов Б. В. Быстрорастущие и хозяйственно-ценные породы в лесном хозяйстве.— Пути повышения продуктивности лесного хозяйства. Брянск, Изд-во «Брянский рабочий», 1961.

Гроздова Н. Б. Пособие для таксаторов, лесоводов и студентов при определении различных форм березы в смешанных лесах лесной зоны европейской части СССР. Брянск, 1957 (Лесохозяйственный ин-т).

Гроздова Н. Б. О формовом разнообразии березы в насаждениях Карачинско-Крыловского учебно-опытного лесхоза.— Тр. Брянск. технол. ин-та, 1960, вып. 9.

Грудзинская И. А. О фенологических формах древесных пород в степной зоне.— Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, Отд. биол., 1956, т. 61 (6).

Гурский А. В. Орехи Западного Копет-Дага.— Тр. по прикл. бот. генет. и селек., 1932, сер. 8, № 1.

Гурский А. В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.

Гурский В. В. Красно-Тростянецкая лесная опытная станция. Харьков, Изд-во Укр. НИИЛХ, 1959.

Данилов А. Д. Состояние и улучшение дикорастущих плодов Воронежской области.— Науч. зап. Воронеж. лесхоз. ин-та, 1950, т. 11.

Данилов М. Д. Возрастные изменения древесных и кустарниковых пород. (Докт. дисс., рукопись). М., 1950.

Данилов М. Д. Рано- и позднезрелые формы осины.— Бюлл. МОИП, Отд. биол., 1954, т. 59, вып. 5.

Данилов М. Д. и Степанов В. С. Морфологические и физиологические особенности мужских и женских особей тополя бальзамического.— Лесное хозяйство, 1953, № 6.

Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений, соч., т. 4. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951.

Дементьев П. И. Географические посадки лиственницы в Бронницком лесничестве Московской области.— Лесное хозяйство, 1957, № 2.

Деревья и кустарники СССР, т. I—VI. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949—1962.

Джапаридзе Л. И. Пол у растений, ч. 1, 2. Тбилиси, Изд-во «Мецниереба», 1963 (1965).

Джаукштас П. И. Формовое разнообразие лещины и лесоводственные основы организации хозяйства на лещину в широколиственных лесах Литовской ССР. (Автореф. канд. дисс.). М., 1958.

Дубровицкая Н. И. Регенерация и возрастная изменчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1961.

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

Енькова Е. И. Климатические экотипы дуба.— Науч. зап. Воронеж. лесхоз. ин-та, 1946, т. 9.

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., 1961.

Зайцева М. И. Рост и устойчивость сеянцев дуба различного географического происхождения в условиях Нижнего Поволжья. (Автореф. канд. дисс.). Саратов, 1954.

Замятин Б. Н. Семейство 51. Асегасеае — кленовые.— Деревья и кустарники СССР, т. IV. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958.

Иванников С. П. Быстрорастущая и устойчивая к гнили форма сосны.— Лесное хозяйство, 1952, № 12.

Иванов Н. Н. Биохимические основы селекции растений. Теоретические основы селекции растений, т. I. М.—Л., Гос. изд-во сельскохоз. совхозной и колхозной лит., 1935.

Ильин В. С. Строение и физико-механические свойства древесины различных форм березы, различающихся по коре. (Автореф. канд. дисс.). Брянск, 1954.

Ирошников А. И. Плодоношение кедровых лесов в горных районах Сибири.— Тезисы докладов конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярское обл. кн. изд-во, 1962.

Казарцев И. А. Селекция и семеноводство грецкого ореха в Южной Киргизии.— Селекция и семеноводство древесных пород. Сборник статей ВНИИЛМ, Научные труды. М., Изд-во «Лесная промышленность», 1962.

Каппер В. Г. О задачах и деятельности контрольной станции лесных семян Ленинградского филиала Центральной лесной опытной станции.— Тр. по лесн. опыту. делу, 1929, вып. 1 (75).

Каппер О. Г. Изучение экотипов древесных пород.— Науч. зап. ВЛХИ, 1946, т. 9.

Каппер О. Г. Хвойные породы. М.—Л., Гослесбумиздат, 1954.

Кезели Т. А. Изменение активности пероксидазы у некоторых двудомных растений.— Сообщ. АН Груз. ССР, 1944, т. 5, № 3.

Кезели Т. А. и Тарасашвили К. М. Изменение содержания аскорбиновой кислоты у некоторых двудомных растений.— Сообщ. АН Груз. ССР, 1946, т. 7, № 1-2.

Кернер Фон-Марьялаун А. Жизнь растений, т. II, Спб., Изд-во «Просвещение», 1901.

Кобранов Н. П. К вопросу о происхождении болотной сосны.— Изв. Имп. лесн. ин-та, 1912, вып. 23.

Кобранов Н. П. Селекция дуба. М., Изд-во «Новая деревня», 1925.

Кобранов Н. П. Естественный отбор и мелкоплодные формы дуба.— Дневник Всесоюз. съезда ботаников. Л., Изд-во ГРБО, 1928.

Колесников А. И. Декоративные формы древесных пород. М., 1958 (М-во ком. х-ва РСФСР).

Колесников А. И. Декоративная дендрология. М., 1960 (М-во ком. х-ва РСФСР).

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

Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.

Комаров В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии. Монография рода *Caragana*.— Тр. Спб. бот. сада, 1909, т. 29, вып. 2.

Комиссаров Д. А. Отбор древесных растений на способность к черенкованию.— Бюлл. науч.-техн. информ. ЛенНИИЛХ, 1959, вып. 8.

Кондратюк Е. Н. Интересный случай аномального плодоношения у сосны обыкновенной.— Бот. ж., 1952, № 1 (Киев).

Кондратюк Е. Н. Дикорастущие хвойные Украины. Киев, Вид-во АН УССР, 1960.

Кондратюк Е. Н. и Гончаров С. В. Некоторые физико-химические свойства сосен обыкновенной и Фомини и их значение в диагностике видов.— Бот. ж., 1962, т. 9, № 1 (Киев).

Коновалов Н. А., Коняхин В. С. и Соловьева Ф. Р. О параллельной изменчивости в роде *Populus* L.— Внутривидовая изменчивость древесных растений. Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1965, вып. 47.

Коржинский С. И. Флора Востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношении.— Изв. Томского ун-та, 1892, т. I.

Корчагин А. А. Внутривидовая (популяционная) состав растительных сообществ и методы его изучения.— Полевая геоботаника, т. III. М.—Л., Изд-во «Наука», 1964.

Корякина В. П. Лещина Кировской области и перспективы введения ее в культуру. (Автореф. канд. дисс.). М., 1954.

Косоуров Ю. Ф. О формовом разнообразии осины в лесостепи Башкирии.— Сборник трудов по лесному хозяйству, 1958, вып. 3 (Башкирская ЛОС).

Косоуров Ю. Ф. Результаты опытов по вегетативному размножению ценных форм осины.— Сборник трудов по лесному хозяйству, 1961, вып. 5 (Башкирская ЛОС).

Косоуров Ю. Ф. Капокорешковая береза в Башкирии.— Труды Башкирской ЛОС, 1962, вып. 6.

Крекке И. П. Теория циклического старения и омоложения растений и ее практическое применение. М., ОГИЗ, 1940.

- Кречетова Н. В. Водоудерживающая способность листьев бархата амурского и ее влияние на плодоношение.—Сб. трудов ДальНИИЛХ, 1962, вып. 4 (Хабаровск).
- Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1961. Культурная флора СССР. Под ред. Е. В. Вульф, т. 1—17, М.—Л., Гос. изд-во с.-х. совхозной и колхозной лит., 1936—1941.
- Кудашева Р. Ф. Селекция бересклета.—Труды ВНИИЛХ, 1949, вып. 26.
- Кудашева Р. Ф. Повышение гуттоносности бересклета путем селекции.—Труды Ин-та леса АН СССР, 1959, т. 11.
- Кудашева Р. Ф. Разведение и селекция лещины и фундука. М., Изд-во «Лесная промышленность», 1965.
- Лагов П. А. Некоторые эколого-биологические особенности форм *Larix sibirica* Ldb.—Бот. ж., 1959, т. 44, № 9.
- Лашинский Н. Н. Об интересном экземпляре березы. Интродукция и акклиматизация растений.—Тр. Центр. Сиб. бот. сада, 1964, вып. 7.
- Ли Цзян-Вей. О формах осокоя в Башкирии.—Лесное хозяйство, 1960, № 1.
- Лосицкий К. В. Опыт научного обоснования лесовосстановительного процесса в дубравах СССР.—Лесоводство и лесомелиорация. М., изд-во ВНИИЛМ, 1959.
- Луганский Н. А. Внутривидовая изменчивость кедров сибирского (*Pinus sibirica* Maug.) на Среднем Урале и ее использование в лесохозяйственной практике. (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1962.
- Лукьянец В. Б. Распространение и лесоводственные особенности фенологических форм дуба в Правобережном лесничестве учебно-опытного лесхоза.—Науч. конф. ВЛТИ за 1960 г. Воронеж. Изд-во Воронеж. ун-та, 1960.
- Луккин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- Луккин Е. И. Внутривидовые экологические изменения организмов.—Вопросы экологии, т. IV. Киев, Изд-во Киев. гос. ун-та, 1962.
- Лукин А. Н. Влияние географического происхождения желудей на рост семян бархата.—Сб. науч. трудов Эстонской с.-х. академии, 1962, № 5.
- Лыпа А. Л. Определитель деревьев и кустарников, ч. I. Киев, Изд-во Киев. гос. ун-та, 1955.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., Гос. изд-во иностр. лит., 1947.
- Макаров С. Н. Половые различия у растений по вегетативным и биологическим признакам.—Бюлл. Глав. бот. сада, 1954, вып. 17.
- Мамаев С. А. Возрастные изменения у деревьев сосны и половой диморфизм.—Докл. ТСХА, 1956, т. 24, № 5.
- Мамаев С. А. Исследование роста и развития сосны обыкновенной в связи с задачами лесного семеноводства. (Автореф. канд. дисс.). М., 1956 (ТСХА).
- Мамаев С. А. Морфологическая изменчивость пыльцы сосны *Pinus silvestris* L., произрастающей на Урале.—Бот. ж., 1965а, т. 50, № 5.
- Мамаев С. А. Грубокорая сосна в лесах Пермской области.—География и динамика растительного покрова.—Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1965б, вып. 42.
- Мамаев С. А. Вариации сосны обыкновенной по окраске генеративных органов и их коррелятивные связи с морфологическими признаками деревьев.—Внутривидовая изменчивость древесных растений. Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1965в, вып. 47.
- Мамаев С. А. Распределение деревьев сосны обыкновенной по половым типам и особенности их плодоношения.—Зап. Свердловск. отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1966, вып. 4.
- Махнев А. К. Индивидуальная изменчивость березы Припышминских боров Зауралья (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1965.
- Машинский П. А. К биологии красной и зеленой форм ели. (Дипл. работа). М., 1923 (ТСХА).
- Машкин С. И. Редкие реликтовые виды древесных растений Центрального черноземья и их значение для агролесомелиорации и зеленого строительства.—Охрана природы Центрально-черноземной полосы, 1959, № 2 (Воронеж).
- Мегалинский П. Н. О некоторых лесоводственных свойствах берез в связи с характером коры.—Тр. ЛЛТА, 1950, № 68.
- Милютин Л. И. Формы ели Брянской области и их лесоводственное и лесохозяйственное значение. (Автореф. канд. дисс.). Красноярск, 1963.
- Минина Е. Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М., Изд-во АН СССР, 1952.
- Минина Е. Г. Определение пола у лесных древесных растений (Сексуализация древесных).—Тр. Ин-та леса АН СССР, 1960, т. 17.
- Минина Е. Г. Определение пола у деревьев. (Автореф. докт. дисс.). М., 1962.
- Мишури И. В. Сочинения, т. I—IV. М., Сельхозгиз, 1939.
- Мишуков И. П. Изменчивость сосны обыкновенной в приобских борах Новосибирской области и ее значение для лесного семеноводства. (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1966.

- Монсеенко С. Н. Бересклет Мзака.—Тр. Ин-та леса АН СССР, 1953, т. XI.
- Монсеенко С. Н. и Емлевская А. Г. Отбор маточных деревьев и выращивание маточных сеянцев бархата амурского.—Бюлл. науч.-техн. информ., 1958, № 5 (Хабаровск).
- Монсеенко С. Н., Емлевская А. Г. О зимостойкости сеянцев бархата амурского.—Сборник трудов ДальНИИЛХ, 1962, вып. 4, (Хабаровск).
- Моравская А. С. Две формы вяза и береста.—Лесное хозяйство, 1958, № 7.
- Москвитин А. В. Две формы ели на южной границе ее распространения.—Лесное хозяйство, 1957, № 3.
- Мясоедов С. С. Влияние происхождения желудей на рост культур дуба.—Сборник трудов по лесному хозяйству, 1958, вып. I (Шиповская ЛОС).
- Надеждин В. В. Рост в толщину деревьев различных видов и экотипов лиственницы на протяжении вегетационного периода.—Докл. ТСХА, 1965, вып. 109, ч. 2.
- Наугольных В. Н. К физиологии раздельнополых растений.—Бот. ж., 1958, т. 43, № 11.
- Нестеров Н. С. Влияние происхождения семян на рост насаждений.—Лесопромышленный вестн., 1912, № 4.
- Нестеров Н. С. Петровская лесная дача. Пятьдесят лет Высшей сельскохозяйственной школы в Петровском-Разумовском. М., [Б. м.], 1917.
- Нестеров Н. С. Лесная опытная дача. М., Гос. изд-во сельскохоз. совхозной и колхозной лит., 1935.
- Нестеров В. Г. Вопросы современного лесоводства. М., Гос. изд-во сельскохоз. лит., 1961.
- Нидов В. И. Химическая изменчивость и ее значение в систематике и селекции.—Соц. растениеводство, 1934, № 11.
- Носков В. И. Экологическая и индивидуальная изменчивость сосны обыкновенной и ее значение в лесном семеноводстве. (Канд. дисс., рукопись). Воронеж, 1954.
- Обновленский В. М. Климатипы сосны обыкновенной в культурах европейской части СССР.—Тр. Брянск. лесохоз. ин-та, 1940, вып. 4.
- Обновленский В. М. Географическая изменчивость древесных пород и ее использование при селекционных работах и в лесном семеноводстве.—Тр. Ин-та леса АН СССР, 1951, вып. 8.
- Огневский В. Д. К вопросу о влиянии происхождения семян на рост леса.—Сборник имени профессора М. М. Орлова. СПб., Изд-во Лесного ин-та, 1916.
- Орленко Е. Г. и Арещенко В. Д. Формы осины в лесах БССР. Гомель, Изд-во БелНИИЛХ, 1957.
- Ораов И. И. Лесоводственные пути интенсификации подсобного производства.—Лесной ж., 1962, № 4.
- Остапенко В. И. Активность окислительных ферментов у некоторых двудомных растений.—Бот. ж., 1960, т. 45, № 1.
- Оямаа М. М. Биологические формы осины в лесах южной части Эстонии.—Лесное хозяйство, 1961, № 2.
- Павин В. А. О красно- и зеленошпичечных елях в связи со способностью к раннему и позднему распусканию.—Докл. АН СССР, 1962, т. 142, № 3.
- Панджава А. Д. Материалы для изучения биологических свойств семян бука восточного.—Тр. Ин-та леса АН Груз. ССР, 1962, т. 11.
- Парфенов В. И. Исследование еловых лесов и внутривидовая изменчивость ели обыкновенной на юге ареала (в Полесье). (Автореферат. канд. дисс.). Минск, 1964.
- Пасечник С. Т. Капокорешковые формы грецкого ореха — в производство. Джалал-Абад, Изд-во Киргиз. науч.-техн. о-ва сельск. и лесн. хоз-ва, 1960.
- Пачоский И. Херсонская флора. I. Херсон. Изд-во Новоросс. о-ва естествоиспытателей, 1914.
- Петров С. А. Сосна островных боров Северного Казахстана.—Бот. ж., 1962, № 12.
- Петросян А. А. Влияние некоторых биологических особенностей маточных семян деревьев на качество семян.—Науч. зап. Молдавск. науч.-исслед. базы АН СССР, 1948, т. 1.
- Печникова С. С. Внутривидовая изменчивость таджикского ореха *Juglans regia* в ущелье р. Кондара.—Тр. Тадж. базы АН СССР, 1938, т. 8.
- Пигулевский Г. В. Образование эфирного масла и смолы из *Pinus silvestris*.—Дневник Всесоюзного съезда ботаников, Л., 1928.
- Плетинцева Т. И. Результаты изучения позднораспускающейся разновидности дуба черешчатого в Шиповом лесу.—Бюлл. науч.-техн. информ. ВНИИЛМ, 1958, вып. 6.
- Погребняк П. С. Опыт исследования расового состава *Quercus robur* L. в Тростянецком лесничестве на Украине.—Лесоведение и лесоводство, 1926, № 3.
- Полищук А. Д. Индивидуальные свойства прививочных черенков. (Автореф. докт. дисс.). Харьков, 1949.
- Поноварев Н. А. Березы СССР. М.—Л., Гослестехиздат, 1933.

- Попов М. Г. Современное состояние плодовых зарослей. Избр. соч. Ашхабад, Изд-во АН Туркм. ССР, 1958.
- Попов В. Я. и П. И. Войчалъ. К вопросу о приживаемости и росте культур сосны обыкновенной в Архангельской области, созданных посевом семян из различных районов таежной зоны.— Изв. высш. учеб. заведений, Лесной ж., 1966, № 3.
- Правдин Л. Ф. Пробковый дуб и его разведение в СССР. М., Изд-во АН СССР, 1949.
- Правдин Л. Ф. Половой диморфизм сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.).— Тр. Ин-та леса АН СССР, 1950, т. 3.
- Правдин Л. Ф. Основные закономерности географической изменчивости сосны обыкновенной.— Вопросы лесоведения и лесоводства. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная.— Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., Изд-во «Наука», 1964.
- Проказин Е. П. Селекция смолопродуктивных форм сосны обыкновенной.— Опыт и достижения по селекции лесных пород.— Сб. работ по лесному хозяйству, 1959, вып. 38 (ВНИИЛМ).
- Пчелин В. И. К лесоводственной характеристике различных форм ели обыкновенной в условиях Марийской АССР.— Тр. Поволж. ЛТИ, 1957, № 52.
- Пятницкий С. С. Экологические типы обыкновенного дуба и их использование в лесокультурной практике.— Лесное хозяйство, 1941, № 3.
- Пятницкий С. С. Селекция основных лесобразующих древесных пород на Украине.— Лесное хозяйство и промышленное потребление древесины в СССР. Доклады к VI мировому лесному конгрессу. М., Изд-во «Лесная промышленность», 1966.
- Риль Т. Р. Отбор, размножение и использование в озеленении некоторых декоративных деревьев и кустарников местной флоры на Среднем Урале. (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1965.
- Розанова М. А. О низших систематических единицах.— Ж. Русск. бот. о-ва, 1928, № 13.
- Розанова М. А. Современные методы систематики растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селек. Прилож. 41, Л., 1930 (ВИР).
- Розанова М. А. Опыт аналитической монографии *conspicies Ranunculus auricomus* Korsh.— Тр. Петергоф. биол. ин-та, 1932, вып. 8.
- Розанова М. А. К вопросу геофизической изменчивости признаков на примере некоторых представителей родов *Rubus* и *Fragaria*.— Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Серия VIII, 1934, № 2.
- Розанова М. А. Проблема пола у высших растений. Теоретические основы селекции растений, т. 1. М.—Л., Гос. изд-во сельскохоз. совхозной и колхозной лит., 1935.
- Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.
- Ромедер Э. и Г. Шёнбах. Генетика и селекция лесных пород. М., Сельхозгиздат, 1962.
- Ронис Э. Я. Формы ели обыкновенной в лесах Латвийской ССР и ее лесохозяйственное значение. (Автореф. канд. дисс.). Елгава, 1966.
- Ростовцев С. А. Биология развития различных климатических типов дуба в географических культурах.— Бюлл. науч.-техн. информ. ВНИИЛМ, 1958, № 9.
- Ростовцев С. А. Климатические экотипы дуба черешчатого в европейской части СССР.— Сб. работ по лесному хозяйству, 1960, вып. 40 (ВНИИЛМ).
- Сакс К. А. О формах ясеня обыкновенного.— Тр. Ин-та лесохоз. проблем АН Латв. ССР, 1956, 11.
- Самофал С. Климатические расы обыкновенной сосны (*Pinus silvestris* L.) и их значение в организации семенного хозяйства.— Тр. по лесн. опыт. делу, 1925, вып. 1 (15).
- Самофал С. К изучению климатических рас сибирской лиственницы.— Тр. по лесн. опыт. делу, 1929, вып. 1 (75). Ленинград.
- Самошкин Е. Н. О связи морфологической изменчивости и хозяйственных признаков обыкновенной лещины.— Научные доклады высшей школы. Биологические науки, 1964, № 4.
- Самусев Ф. Ф. Длинночерешковая осина.— Лесное хозяйство, 1960, № 9.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение. Полевая геоботаника, III. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1964.
- Смирненко Л. П. Помология, I-II. Киев, Изд-во Укр. акад. с.-х. наук, 1961—1962.
- Синская Е. Н. Учение об экотипах в свете филогенеза высших растений.— Усп. совр. биологии, 1938, № 4.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М.—Л., Огиз—Сельхозгиз, 1948.
- Синская Е. Н. Учение о виде и таксонах. Л., 1961 (ВИР).
- Синская Е. Н. Проблема популяции у высших растений, вып. 2, Л., Сельхозгиздат, 1963.
- Смилга Я. Я. О здоровых и быстрорастущих формах осины в лесах Латвийской ССР.— Повышение продуктивности леса. Рига, Изд-во АН Латв. ССР, 1963.
- Соколов Н. О. Капокорешковая береза. Л., Изд-во ЛТА им. С. М. Кирова, 1941.
- Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск, Госиздат, 1950.
- Соколов С. Я. Фенотипы *Juglans regia* по форме ореха, Л., 1930 (рукопись хранится в ЛТА).
- Станчинский В. В. Изменчивость организмов и ее значение в эволюции. Смоленск, 1927 (Смоленский гос. ун-т).
- Стародумов А. М. Формовое разнообразие дуба в условиях Шипова леса и отбор высококачественных экотипов и форм дуба летнего. Изд-во НИИЛХ, 1954 (Хабаровск).
- Строгонов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Сукачев В. Н. О *Caltha palustris* L. var. *Stebutiana* в связи с вопросом об изменчивости ее и типичной формы.— Ж. Русск. бот. о-ва, 1919, т. 4, № 4.
- Сукачев В. Н. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида.— Юбилейный сборник, посвященный И. П. Бородину. Л., 1927 (Ботаническое общество).
- Сукачев В. Н. Лесные породы. География и их систематика, ч. 1, Хвойные, вып. 1. М., Изд-во «Новая деревня», 1928.
- Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., Гослестехиздат, 1938.
- Сукачев В. Н. О позднейших экотипах ив.— Докл. АН СССР, 1953, т. 92, № 3.
- Сюзев П. В. О розоватой черемухе.— Изв. Имп. СПб. бот. сада, 1906, т. 6, вып. 1.
- Танфильев Г. И. Пределы лесов на юге России. Шипов лес.— Труды экспедиции Лесного Департамента под руководством В. В. Докучаева, 1894, т. 2, вып. 1.
- Тахтаджян А. Л. Теоретическое и практическое значение систематики растений и пути ее развития.— Ж. общ. биологии, 1965, № 4.
- Герентьев П. В. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости.— Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1957, № 21, вып. 4.
- Тимофеев В. П. Роль лиственницы в поднятии продуктивности лесов. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Тимофеев В. П. Природа и насаждения Лесной опытной дачи Тимирязевской сельскохозяйственной академии за 100 лет. М., Изд-во «Лесная промышленность», 1965.
- Тольский А. П. Частное лесоводство, ч. 1 (Лесное семеноводство), Л., 1927.
- Трегубов Г. А. и Шувалова М. Ф. Предварительные результаты опытных географических посевов и посадок сосны обыкновенной на Дальнем Востоке.— Труды Дальневост. филиала АН СССР, сер. бот., 1958, т. 4 (Хабаровск).
- Тутаюк В. Х. Строение махровых цветков. Баку, Изд-во АН Азерб. ССР, 1960.
- Тышкевич Г. Л. Еловые леса советских Карпат. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Усатый П. П. О внутривидовом разнообразии дикорастущих яблонь и груш Северо-Западного Кавказа.— Сборник работ аспирантов и молодых научных сотрудников. Л., 1959, (ВИР).
- Уханов В. В. *Larix Mill.* лиственница. Деревья и кустарники СССР, т. 1, М., Изд-во АН СССР, 1949.
- Федорак Б. И. О формовом разнообразии лещины в лесостепной зоне западного Предуралья.— Природа, 1940, № 10.
- Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. Л., [Б. М.], 1927.
- Филипченко Ю. А. Генетика. М.—Л., Госиздат, 1929.
- Филипченко Ю. А. Генетика мягких пшениц. М.—Л., Огиз-Сельхозгиз, 1934.
- Флора Маньчжурии. Под ред. В. Л. Комарова.— Тр. СПб. бот. сада, 1901, т. 20.
- Флора СССР, т. I—XXX. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1934—1962.
- Фомин Ф. И. Опыт районирования семенного хозяйства обыкновенной сосны на основе изучения ее климатических экотипов.— Исследования по лесосеменному делу. Л., Гослестехиздат, 1940.
- Харитонов Г. А. Развитие рас ели обыкновенной в связи с условиями местопроизрастания.— Сов. ботаника, 1937, № 4.
- Харитонович Ф. И. Сезонный пророст ранораспускающегося и позднезрелораспускающегося дуба.— Труды по лесному опытному делу Украины, 1930, вып. 15 (Харьков).
- Химия древесины, т. 1. Под ред. Л. Э. Чайз и Э. С. Джан. М.—Л., Гослесбумиздат, 1959.
- Хржановский В. Г. Розы. М., «Сов. наука», 1958.
- Цингер Н. В. Подвиды *Alectorolophus major* Rchpb., живущие в местах, подвергающихся влиянию сельскохозяйственной культуры, и их происхождение путем естественного отбора.— Тр. Тифл. бот. сада, 1913, т. 12, № 2.
- Черниев В. М. О лесах Украины. М., [Б. м.], 1858.
- Чудный А. В. Отбор высокосмолопродуктивных деревьев сосны обыкновенной и их использование при создании насаждений для целей подсоски. (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1966.

- Шахов А. А. Солеустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения.— Зоол. ж., 1963, т. 12, № 3.
- Шемякин И. Я. Об устойчивых против болезней деревьях и насаждениях.— Научная конференция по итогам науч.-исслед. работ за 1960 г. Воронеж. Изд-во ВГУ, 1961.
- Шиманюк А. П. Сосновые леса Сибири и Дальнего Востока. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Шипчинский Н. В. Деревья с разнообразной формой и окраской листьев и их значение в зеленом строительстве.— Тр. БИН, сер. 6, 1955, вып. 4.
- Шишков И. И. Формы ели Лисинского лесхоза.— Техн. информ. по результатам науч.-исслед. работ, 1955, № 35—36 (Ленинград).
- Шкутко Н. В. Рост семян дуба в зависимости от веса семян и происхождения семенного материала.— Сборник научных трудов по лесному хозяйству, 1958, вып. 12 (БелНИИЛХ).
- Штейникова В. И. Индивидуальная изменчивость гуттосодержания бересклета Маака в естественных условиях произрастания.— Сб. трудов ДальНИИЛХ, 1962, вып. 4 (Хабаровск).
- Шутяев А. М. Рост и биологические особенности дуба черешчатого в географических культурах Центрально-Черноземного заповедника.— Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника, 1960, вып. VI.
- Шепотьев Ф. Л. и Павленко Ф. А. Быстрорастущие древесные породы. М., Сельхозгиз, 1962.
- Юдин В. Г. Зависимость глубины покоя семян некоторых видов клена от их географического происхождения.— Тр. БИН, сер. 4, 1962, вып. 15.
- Юзепчук С. В. Комаровская концепция вида и ее историческое развитие.— Проблема вида в ботанике. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958.
- Юркевич И. Д. Биологические особенности красношпичной и зеленошпичной форм ели обыкновенной.— Докл. АН БССР, 1958, т. 2, № 3.
- Юркевич И. Д. Феноформы и экотипы дуба черешчатого.— Докл. АН БССР, 1964, т. 8, № 12.
- Юркевич И. Д., Гельтман В. С. и Парфенов В. И. Серобольховые леса и их хозяйственное использование. Минск, Изд-во АН БССР, 1963.
- Юрре Н. А. Типы ветвления ели обыкновенной.— Лесное хозяйство, 1962, № 7.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М., изд-во «Наука», 1966.
- Яблоков А. С. Исполинская форма осины в лесах СССР.— Тр. ВНИИЛХ, 1941, вып. 23.
- Яблоков А. С. Воспитание и разведение здоровой осины. М., Гослесбумиздат, 1949а.
- Яблоков А. С. Лесное семеноводство и селекция. М.—Л., Гослесбумиздат, 1949б.
- Яблоков А. С. Селекция древесных пород. М.—Л., Гослесбумиздат, 1952.
- Яблоков А. С. Селекция древесных пород. М., Сельхозгиздат, 1962.
- Яблоков А. С. Лесосеменное хозяйство. М., Изд-во «Лесная промышленность», 1965.
- Яшинов Л. Н. О расах главнейших лесных древесных пород.— Изв. Казанского ин-та сельск. х-ва и лесоводства, 1926, вып. 6.
- Adanson M. Familles naturelles de plantes. Paris, 1763.
- Ascherson P. u. Graebner P. Synopsis der Mitteleuropäischen Flora, 1896—1935, Bd 1—7, Leipzig.
- Bailey L. M. The standard cyclopaedia of horticulture, 1925, vol. I—III, New York—London.
- Backmann G. Wachstum und organische Zeit.— Bios, 1943, № 15.
- Bateson W. Materials for the study of variations treated with especial regard to discontinuity in the origin of species. London, 1894.
- Bencat F. Contribution to the Systematic Nomenclature of *Castanea sativa* Mill. with a special regard to Slovakia.— International Symposium on Biology of Woody Plants. Thesis. Nitra, 1967.
- Bouvarel P. Application de la Génétique forestière à l'épicéa du Jura.— Bull. de la Société du Franche Comté, 1956.
- Bouvarel P. u. Lemoine M. L'expérience internationale sur les provenances d'épicéa (*Picea excelsa* Link.) — Silvae Genetica, 1957, Bd 6.
- Bouvarel P. Appel pour la sélection de mélée d'élite.— Rev. forestière franç. 1957.
- Boden R. W. Differential frost resistance within one Eucalyptus species. Austral. J. Sci., 1956, 12, № 3.
- Burger H. Einfluss der Herkunft des Samens auf die Eigenschaften forstlichen Holzgewächse. III. Föhre.— Mitt. d. Schweiz. Zentralanstalt forstlich. Versuchswesen, 1931, 16.
- Callier A. Alnus-Formen der europäischen Herbarien und Gärten.— Mitt. der Dtsch. Dendr. Ges., 1918.
- Candolle A. de. Origine des plantes cultivées, Paris, 1883.

- Carlisle A. A guide to the named variants of scots pine (*Pinus silvestris* L.)—Forestry, 1958, № 3.
- Clausen I., Keck D. D., Hiesey W. M. Experimental studies on the nature of species. 1940, 1945, 1948, p. I—III.
- Cieslar A. Über die Erblichkeit des Zuwachsvermögens bei den Waldbaumen.— Zbl. f. das ges. Forstwesen, 1895, 21.
- Cieslar A. Neues aus dem Gebiet der forstlichen Zuchtwahl. Zbl. f. ges. Forstwesen, 1899, 25.
- Cieslar A. Die Bedeutung klimatischer Verletäten unserer Holzarten für den Waldbau.— Zbl. f. ges. Forstwesen, 1907, 33.
- Correns C. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaft, II, Berlin, 1928.
- Cvrkal H. Použití metody chromatografie plynkapalina k rozlišování fyziologických odrůd jehličnanů.— Lesnictví, 1960, R. 6, Cs. 8—9.
- Darwin Ch. The different forms of flowers on plants of the same species. London, 1877.
- Dengler A. Das Wachstum von Kiefern aus einheimischen und nordischem Saatgut in den Oberförsterei Eberswalde.— Zeitsch. f. Forst- u. Jagdwesen, 1908.
- Dengler A. Herkunfts- und Kreuzungsversuche im Versuchsgarten des Waldbauinstituts Eberswalde.— Mitt. Dtsch. dendr. Ges., 1942, 55.
- Dengler A. Waldbau, Berlin, 1944.
- Edwards M. V. Forest report on an investigation begun in 1935 into three races of european larch.— Rep. For. Res. For. Commiss. London, 1959.
- Eiselt M. G. Nadelgehölze. Neumann Verlag, Leipzig, 1964.
- Engler A. Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse.— Mitt. Schweiz. Zentral. Forst. Versuchsw., 1905, № 8, 1913, № 10. (Zürich).
- Erteld W., Kräuter G. Untersuchungen über die Erkennbarkeit guter und schlechter Zuwachsträger bei der Kiefer.— Archiv für Forstwesen, 1957, 6.
- Fischer F. Einige Ergebnisse aus dem Internationalen Lärchenversuch 1944.— Mitt. Schweiz. Anst. Forst. Versuchsw., 1952, 28.
- Fitschen J. Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin, 1930.
- Francois L. Le Pin silvestre de race noble de Saint-Die des Vosges.— Rev. eaux et forêts, 1947, 58.
- Gardiner A. B. Variation in bark characteristics in birch.— Scot. Forestry, 1958, vol. 12, № 4.
- Gathy P. E. Recherches Belges sur la variabilité génétique des espèces forestières.— Silvae Genetica, 1957, 6.
- Gathy P. E. L'expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa (*Picea abies* Karst.). Résultats en Belgique. Station des recherches des eaux et forêts, 1960.
- Gordon G. The Pinetum. London, 1880.
- Gregor J. W. Experimental taxonomy.— New Phytologist, 1938, vol. 38, № 1, 1939, vol. 38, № 4.
- Gross H. Anbauversuch mit Kiefern verschiedener Herkunft im Tharandter Reviere.— Mitt. König. Sächs. forstl. Versuch. Tharandt., 1925, 2.
- Habeck J. White Cedar ecotypes in Wisconsin—Ecology, 1958, vol. 39, № 3.
- Hartmann M. Die Sexualität. Das Wesen und die Grundgesetzmäßigkeiten der Geschlechts und der Geschlechtsbestimmung in Tier- und Pflanzenreich. Stuttgart, 1956.
- Hauch L. A. Buchen- und Eichenkulturen in Bregentved/Danmark.— Zbl. gesell. Forstw., 1913, 39.
- Heyer Fr. Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechtes bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen.— Ber. Landw. Inst. Univ., Halle, 1884, H. 5.
- Holubčik M. O premenlivosti smreka obyčajneho (*Picea abies* Karst.) na Slovensku podľa súvisiek.— Lesnisky časopis, 1966, R. 12, č. 12.
- Huber B. u. Polster H. Zur Frage der physiologischen Ursachen der unterschiedlichen Stoffzeugung von Pappelklonen.— Biol. Zbl. 1955, № 74.
- Huxley J. S. Clines: an auxiliary taxonomic principle.— Nature, 1938, vol. 142, № 357.
- Huxley J. S. Ecology and taxonomic differentiation.— J. Ecol., 1939, vol. 27, № 2.
- Huxley J. S. Ed. The new systematic. Oxford, 1940.
- Jahn G. Gegenüberstellung deutscher und amerikanischer Douglasienprovenienzversuche.— Allg. Forst- u. Jagdzeitung., 1955, 126.
- Jampolsky C. Distribution of sex forms in the phanerogamie Flora.— Bibliotheca Genetica, 1922, Bd III.
- Jordan A. Remarques sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces végétales affines et sur d'autres faits relatifs à la question de l'espèce. Lyon, 1873.
- Juracec A. Inhalt organisches Substanzen und Asche des Blattes männliches und weibliches Pflanzen von *Salix alba* L.— Bull. S. Sc. Academie Roumaine., 1942, 24, № 6.

- Juracec A. Wasserinhalt und Trockensubstanz des Blattes männliches und weibliches. Pflanzen von *Salix alba* L.—Bull. S. Sc. Academie Roumaine, 1942, 24, № 6.
- Kalela A. Zur Synthese der experimentellen Untersuchungen über Klimarassen der Holzarten.—Commun. Inst. Forest. Fenniae, 1937, 26.
- Karpati Z. Die Variabilität der Manne-Esche (*Fraxinus ornus* L.)—Acta Bot. Acad. Scient. Hung., 1958, 4.
- Kiellander C. L. Über eine spätreibende Rasse von *Picea abies* in Schweden und die Schwierigkeit bei der Plusbaumauswahl.—Z. Forstgenetik, 1956, 5.
- Kienitz M. Vergleichende Keimversuche mit Waldbaumsamen aus klimatisch verschiedenen gelegenen Orten Mitteleuropas. Diss. Heidelberg, 1879.
- Kienitz M. Über Formen und Abarten heimischer Waldbäume.—Forstl. Zs., 1889, 1.
- Kienitz M. Formen und Abarten der gemeinen Kiefer.—Zs. f. Forst- und Jagdwesen, 1911.
- Kienitz M. Ergebnisse der Versuchspflanzung von Kiefern verschiedener Herkunft in der Oberförsterei Chorin.—Zs. f. Forst- u. Jagdwesen, 1922.
- Krahl-Urban J. Zur genetischen Beurteilung der Buche in den bayer. Alpen und im Bayern—Wald. Forstw. Zbl. 1957, Jg. 76.
- Krahl-Urban J. Fichten- und Buchenrassenstudien in Österreich.—Zbl. ges. Forstwesen, 1958, Jg. 75.
- Langlet O. Provenienzfragen i ny belysning.—Skogen, 1934, 11.
- Langlet O. Studier över tallens fysiologiska variabilität och dess samband med klimated.—Medd. Stat. Skogsförsöksanst., 1936, 29.
- Langlet O. Proveniensförsök med olika trädslag.—Svenska Skogsvårsvöreningens tidskrift, 1938, 36.
- Langlet O. Polsk gran för Sverige. Skogen, 1959.
- Langlet O. Ecological variability and taxonomy of forest trees.—Tree growth, New York, 1962.
- Leibundgut H. Beitrag zur Rassenfrage bei der Esche.—Schweiz. Zeitschr. Forstwesen, 1956, 107.
- Leibundgut H. Untersuchungen über europäischen Lärchen verschiedener Herkunft—Mitt. Eidg. Anst. für das forstl. Versuchswesen, 1952, 28.
- Leibundgut H. Untersuchungen über europäischen Lärchen verschiedener Herkunft. 2. Mitt.—Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen, 1959, Jg. 110.
- Leibundgut H. u. Kurz R. Untersuchungen über europäische Lärchen verschiedener Herkunft.—Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw., 1952, 28.
- Leibundgut H. Beitrag zur Rassenfrage und zum Anbau der Schwarzföhre.—Schweiz. Zeitschr. für Forstw., 1961, 112, № 2.
- Lindquist B. On the variation in Scandinavian *Betula verrucosa*, Ehrh. with some Notes on the *Betula series verrucosae* Sukacz.—Svenska Bot. Tidskrift, 1947, Bd 41, H. 1.
- Lindquist B. Genetics in Swedish Forestry Practice. Stockholm, 1948.
- Linnaeus C. Species plantarum. Holmia; 1753.
- Lotsy J. Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. Jena, 1906.
- Lotsy J. Evolution by means of hybridization. The Hague, 1916.
- Löfting E. C. L. Danmarks Aedelgranproblem. I. Del. Proveniensvalg.—Det. Forstl. Forsøgsvaesen i Danmark, 1954, 21.
- Michael K. Vergleichende Untersuchungen über die Farbeigenschaften und den Bau der Blätter von *Aurea*-Varietäten verschiedener Gehölze.—Züchter, 1953, Bd 23, H. 10/11.
- Molsky B. O. Platowokorowej formie olszy czarnej u Puszczy Bialowieskiej (*Alnus glutinosa* (L.) Gaerth. f. corticiformis (n. f.)—Rocznik dendr., 1960, vol. 14.
- Morandini E. Expériences internationales sur les races des mélèzes. Juffro, 1956.
- Müller K. O. Über die Geschlechtsverteilung und den Eintritt der Geschlechtsreife bei der Waldkiefer (*Pinus silvestris* L.)—Zs. für Forst- und Jagdwesen, 1937, 69.
- Münch E. Knospentfaltung der Fichte und Spätfrostgefahr.—Allg. Forst. u. Jagdzeitung, 1923, 99.
- Münch E. Beiträge zur Kenntnis der Kiefernrasen Deutschlands. I.—Allg. Forst- u. Jagdzeitung, 1924, № 100.
- Münch E. Beiträge zur Kenntnis der Kiefernrasen Deutschlands.—Allg. Forst- u. Jagdzeitung, 1925, № 101.
- Myers O., Bormann F. Phenotypic variation in *abies balsamea* in response to altitudinal and geographic gradients.—Ecology, 1965, vol. 44, № 3.
- Peiz E. u. Materna J. Beiträge zum Problem der individuellen Rauchhärte von Fichte.—Archiv für Forstwesen, 1964, Bd 13, H. 2.
- Pettini S. Die beiden ältesten schwedischen Kiefernherkunftsversuche.—Medd. Statens. Skogsforsöks. Anst., 1959 (ex. Rubner, 1961).
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. New York, 1949.

- Renvall A. Reproduction der Kiefer. Die periodischen Erscheinungen der Reproduktion der Kiefer an der Polaren Waldgrenzen. Helsingfors, 1912.
- Robson G. G. a. Richards O. W. The variations of animals in nature. London, 1936.
- Rohmeder E. Zusammenhang zwischen Zapfenfarbe und Knospentfaltung der Fichte.—Forstwiss. Cbl., 1936, Bd 58, № 8.
- Rohmeder E. Der geschlechtliche Dimorphismus als pflanzenzüchterisches Problem, dargestellt an den Wuchsleistungen männlicher und weiblicher Eschen.—Forstwiss. Cbl., 1949, 68.
- Rohmeder E. Professor Münch Anbauversuche mit Douglasien verschiedener Herkunft und anderen Nadelbaumarten im Forstamt Kaiserslautern-Ost 1912 bis 1934.—Z. Forstgen., 1956, 5.
- Rohmeder E., Waldbäume in ihrer Entwicklung von Wildpflanze zur Kultursorte.—Forstwiss. Cbl., 1966, Jg. 85, H. 1/2.
- Röhrig E. Über die Schwarzkiefer und ihre Formen. *Silvae Genetica*, 1957, H. 1-2.
- Rossmässler W. Die Hauptanbauggebiete und Rassen der Kiefer in Hessen.—Forst- u. Holzwirt., 1959, Jg. 14.
- Rubner K. Die Ergebnisse zweier Lärchen-Herkunftsversuche im Tharandter Wald.—Thar. Forstl. Jahrb., 1938a, 89.
- Rubner K. Die Verbreitung und Rassen der Hainbuche (*Carpinus betulus* L.)—Forstwiss. Cbl. 1938b, Jg. 60, Hf. 8.
- Rubner K. Keimung von Samen grün- und rotzapfiger Fichten.—Thar. Forstl. Jahrb., 1938a, Bd 89.
- Rubner K. Die Ergebnisse zehnjähriger Lärchenherkunftsversuche im Erzgebirge.—Thar. Forstl. Jahrb., 1941, 92.
- Rubner K. Vorläufige Mitteilung über einem neuen Fichtenprovenienzversuch.—Zs. Forstwesen, 1944, 76.
- Rubner K. Ergebnisse eines heute 20-jährigen Fichtenherkunftsversuches. T. I. Die Flächen in Bayern.—*Silvae Genetica*, 1957, 6.
- Rubner K. Kiefernrasenstudien in der deutschen Bundesrepublik.—Forstarchiv., 1959, H. 3.
- Rubner K. Zur Forstlichen Rassenfrage.—Forstarchiv. 1961, H. 3.
- Rubner K. u. Schönbach H. Ergebnisse eines heute 20-jährigen Fichtenherkunftsversuches.—*Silvae Genetica*, 1957, № 1-2.
- Ruden T. Vyzkum odrud a slechtitelké pokusy v norskem lesnictvi.—Lesnictvi, 1960, R. 6, Cs. 8-9.
- Schenk C. A. Fremdländische Wald- und Parkbäume. Berlin, 1939.
- Schmidt H. Die Verzweigungstypen der Fichte (*P. abies* L.) und ihre Bedeutung für die forstliche Pflanzenzüchtung.—Zs. f. Forstgenetik, 1952, Bd 1, H. 3.
- Schmidt H. Kronen- und Zuwachsuntersuchungen an Fichten des bayerischen Alpenvorlandes.—Forstwiss. Cbl. 1953, 72.
- Schmidt W. Ostwestgefälle der Kiefernrasen, neue Einblicke u. Methodenvorschläge für internationale Versuche.—*Intersylva*, 1943, 3.
- Schneider B. Aufnahmeergebnisse verschiedener Kiefernrasen in einem nordwestdeutschen Kiefernrevier.—Forst- u. Holzwirt., 1957, Jg. 12.
- Schober R. Ergebnisse von Lärchen- Art und Provenienzversuchen.—*Silvae Genetica*, 1958, 7.
- Schober R. Ergebnisse von Douglasien-Provenienzversuchen in Deutschland, Holland und Dänemark.—Allg. Forst., 1959, 14.
- Schönbach H. Beobachtungen an Einzelstamm-Nachkommenschaften "einheimischer" Douglasienbestände.—Arch. Forstw., 1953, Bd 2.
- Schoff P. K. Rassen der gemeinen Kiefer, *Pinus silvestris* L.—Forstw. Cbl., 1907, 29.
- Schoffe G. Über die Bedeutung der Samenprovenienz und des Alters des Mutterbaumes bei Kiefernkultur.—Medd. fran Stat. Skogsförsöksanstalt, 1910, 7.
- Schoffe G. Tallplantor av frö från olika hemort. Et bidrag till proveniensfrågan.—Tam je, 1914, 11.
- Schoffe G. Tallröets proveniens. Norrlands viktigaste skogsodlonsfråga.—Tam je, 1923, Bd. 20.
- Schröck O. Beitrag zur Züchtung der Robinie.—Der Züchter, 1953, Bd 23, H. 9.
- Schröck O. Beobachtungen an der Nachkommenschaft einer Zapfensuchtkiefer.—*Silvae Genetica*, 1957, 6, H. 6.
- Schröck O. u. Scholz E. Einiges über Furnirbirken, insbesondere Flammbirken und deren Erkennen im Bestande.—Der Wald, 1953, H. 6.
- Schütt P. u. Hattmer H. Eignung von Merkmalen des Nadelquerschnitts für die Kiefern-Bastarddiagnose.—*Silvae genetica*, 1959, 8, H. 3.
- Schwerin F. Notizen über Coniferen.—Mitt. Dtsch. dendr. Ges., 1906, 15.
- Seitz W. Unsere Edelkiefern.—Mitt. Dtsch. Dendr. Ges., 1929, 41.
- Simak M. Über die Samenmorphologie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.)—Medd. Statens skogsforskning., 1953, vol. 43, 2.

- Sokolowsky A. Interesujaca forma olszy czarnej (*Alnus glutinosa* (L.) Caertn).—Rocznik dendr. 1960, vol. 14.
- Squillace A. E., Silen R. R. Racial variation in Ponderosa Pine.—Forest Sci. Monograph 2, 1962.
- Staszkievicz J. Zmienosc wspolczesnych i kopalnich szyszek sosny zwyczajnej (*Pinus silvestris* L.).—Fragm. florist. et geobot. Ann. 7. p. 1, 1961.
- Stock A. Über den Wechsel der Zapfenfarbe bei der Fichte.—Forstw. Cbl., 1929, H. 20.
- Svoboda P. Lesni dreviny a jejich porosty. C. I. Praha, 1953.
- Sylvén N. Studien über den Formenreichtum der Fichte, bes. die Verzweigungstypen der selben und ihren forstlichen Wert.—Mitt. d. forstl. Versuchsanstalt Schweden, 1909, Bd 6.
- Thümmler K. Beobachtungen an 6-jährigen Nachkommenschaften freiabgeblühter Einzelstämme von *Pinus contorta* Douglas (*P. Murrayana* Balt.) verschiedener Herkunft (Vorläufige Mitteilung).—Archiv für Forstwesen, 1958, Bd 7, H. 10-11.
- Tröger R. Die Fichtenprovenienzversuche in Württemberg.—Allg. Forstzeitschrift, 1958, 13.
- Turesson G. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, 1922, Bd 3, H. 3.
- Turesson G. The scope and import of genecology.—Hereditas, 1923, Bd 4, H. 1-2.
- Turesson G. The plant species in relation to habitat and climate.—Hereditas, 1925, Bd 6.
- Turesson G. The Rassenökologie und Pflanzengeographie.—Bot. Notiser, 1936, 89.
- Turesson G. Habitat modifications in some widespread plants species.—Bot. Notiser, 1961, vol. 114, f. 4.
- Turrill W. Experimental and synthetic plant taxonomy.—New systematik, Oxford, 1939.
- Vaclav E. Vjuzeti technickjch forem drevin na prikladu brizj.—Lesnicka práce zari, 1963, rocnik, t. 42, Cs. 9.
- Vanselow K. Wuchstformen der Kiefer in Deutschland.—Allg. F.u.J.—Ztg., 1933, 109; 1934, 110; 1936, 112.
- Vilmorin H. L. de Note sur une expérience sélective a l'étude de l'hérédité dans les végétaux.—Mém. Soc. Nat. Agric. France, 1879.
- Vincent G. Lärchentypen in Mitteleuropa.—Schweiz. Zeitschr. f. Forstwes. 1958, Jg. 109.
- Vincent G. Provenienci pokusy oasne testy vzrustu.—Lesnictvi, 1960, R. 6, Cs. 8-9.
- Voegeli H. Beitrag zur Frage der Föhrenverjüngung und Einzuehung.—Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen, 1953, № 11-12.
- Vries H. de. Die Mutationstheorie, t. I—II, Leipzig, 1901-1903.
- Vries H. de. Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin, 1906.
- Wackeley Ph. C. Progress in study of pine races. South. Lumberman, 1953.
- Wettstein R. Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena, 1898.
- Wettstein W. Vegetationsverlauf der Birke (*Betula verrucosa* Ehrh.) in Abhängigkeit von der geographischen Breite.—Festschrift für E. Aichinger zum 60. Geb., 1954, Bd. 1.
- Wibeck E. Über das Verhalten der Kiefer und Fichten von ausländischem, besonders deutschem Saatgut.—Mitt. d. forstl. Versuchsanstalt Schweden, 1912, № 9.
- Wiedemann E. Die Versuche über den Einfluss der Herkunft des Kiefernensamens.—Zs. f. Forst- und Jagdwesen, 1930, 62.
- Wieser R. Zur Fichten-Typen.—Allgem. Forstzeitschrift, 1959, Bd 14, № 22.
- Weiser F. Untersuchungen generativer Nachkommenschaften von Eschen (*Fraxinus excelsior*) trockener Kalkstandorte und grundwasserbeeinflusster Standorte im Gefäßversuch bei differenzierten Wasser- und Kalkgaben.—Forstsw. Cbl. 1965, Bd 84.
- Wimmer E. Beiträge zur Biologie Kiefer.—Forstw. Cbl. 1924, 46.
- Wright J. W. a. Baldwin H. J. The 1938 International Union Scotch Pine Provenance Test in New Hampshire.—Silvae Genetica, 1957, 6.
- Zederbauer E. Variationsrichtungen der Nadelholzer.—Sitzungsberichte der mat.-nat. Klasse der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften, 1907, Bd CXVI, Abt. 1, Wien.

С. А. МАМАЕВ, М. С. НЕКРАСОВ

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ШИШЕК ЕЛИ В ЛЕСАХ СРЕДНЕГО УРАЛА

Ель, произрастающую на огромной территории Евразии, в настоящее время большинство систематиков разделяют на два вида *Picea abies* (L.) Karst. — ель европейская или обыкновенная и *Picea obovata* Ldb. — ель сибирская.

Первая занимает обширные пространства Европы, а вторая — еще более обширную территорию Сибири. В районе соприкосновения ареалов этих видов, на широкой полосе между Кольским п-овом и Южным Уралом, наблюдаются переходные формы, которые плохо изучены, хотя они известны каждому систематику, дендрологу или лесоводу, изучавшему еловые леса указанной территории. До сих пор неясна фактическая граница соприкасающихся ареалов европейской и сибирской ели. В частности, нет таких данных и для территории Среднего Урала, где мы проводили изучение внутривидовой изменчивости ели.

Правильное представление о соотношении и взаимопроникновении ареалов ели, естественно, может дать лишь точный подсчет различных ее форм в географическом аспекте. Однако таких материалов очень немного, а для Урала они вообще отсутствуют. Поэтому мы попытались осветить этот пробел для территории Среднего Урала, которая представляет большой интерес для исследований в данном направлении, поскольку соприкосновение ареалов сибирской и европейской ели вызвало здесь появление ряда промежуточных вариаций, отмеченных ранее некоторыми авторами (Теплоухов, 1872; Сукачев, 1938; Горчаковский, Коновалов, Урванов, 1948; Коновалов, 1951; Юргенсон, 1958; Мамаев, 1965а).

При этом наибольшее внимание мы уделили изучению изменчивости ели по форме семенных чешуй и размеру шишек — признакам, которые наиболее ярко отличают ель сибирскую от европейской.

Как известно (Schenk, 1939; Соколов, 1949), существуют и другие диагностические признаки, разделяющие эти виды (особенности охвоенности, форма почек, опушенность побегов и др.). Однако они менее дифференцированы у разных видов и, тем более, у промежуточных форм, что сильно затрудняет исследование. Поэтому, мы ограничились в данной статье изложением материала об изменчивости шишек. Наша основная задача заключалась в установлении степени встречаемости различных форм ели на Среднем Урале, а также в определении их некоторых морфологических особенностей.

К ИСТОРИИ ВОПРОСА

Поскольку в статье рассматривается вопрос об изменчивости органов плодоношения форм, переходных между *Picea obovata* Ldb. и *Picea abies* (L.) Karst., мы более подробно остановимся на истории выделения этих видов.

До сих пор видовая самостоятельность ели сибирской не признается многими исследователями.

Западно-европейские систематики обычно считают ель сибирскую вариацией ели обыкновенной *Picea abies* Karst. (Hegi, 1908; Svoboda, 1953; Priehäusser, 1956 и др.). В известной книге Г. Хегги ель обыкновенная делится на пять вариаций: *var. obovata* Ldb., *var. fennica* Regel, *var. europaea* Terplouchoff, *var. acuminata* Beck., *var. montana* Asch. et Gräb. В интересном исследовании Г. Прихойзера (Priehäusser, 1956) показана частая встречаемость деревьев ели всех описанных вариаций, в том числе и *var. obovata* с закругленными чешуями, в Баварском лесу. В. Н. Сукачев еще в 1922—1928 гг. поставил ряд вопросов, касающихся взаимоотношения европейской и сибирской ели: насколько постоянен отличительный признак между этими видами и имеет ли он связь с другими постоянными различиями и в какой степени зависит от условий среды; где проходит граница между видами и что представляют собой ели с закругленными краями чешуй, встречающиеся изредка среди ареала типичной *Picea abies* (L.) Karst. Исчерпывающие ответы на эти вопросы могут быть даны лишь при обобщении результатов регионального исследования внутривидовой изменчивости обоих видов.

Основными признаками, как выше уже упоминалось, при подразделении рода *Picea* на виды и при выделении биологических форм внутри видов послужили различия в форме семенных чешуй и величине шишек. Исследования (Ledebour, 1833; Link, 1841) выявили определяющую роль репродуктивных органов в диагностике многих представителей этого рода. Диагностическими признаками ели сибирской, отличающимися ее от европейской, Леденбург считал более плоскую и острую хвою, обращенные вверх шишки и семенные чешуи с закругленной, цельнокрайней верхней частью.

Основываясь на материале, собранном в различных областях России, Ф. А. Теплоухов (1868, 1872) отрицал видовой порядок ели сибирской. Он считал, что у европейской и сибирской ели нет различий по форме хвои, или они незначительны, а у сибирской не наблюдается вертикального положения шишек в нормально развитом созревшем состоянии. Изучая семенные чешуи шишек из Московской и Пермской областей и из Алтайского края, он пришел к заключению, что европейскую ель и ель с Алтая можно считать сильно различающимися формами и даже отдельными видами. У семенных чешуй шишек ели из Пермской области нет сильно вытянутого и зазубренного верхнего кончика, характерного для шишек ели Московской области, и в то же время они не схожи с чешуями шишек с Алтая. Опираясь на эти данные, Ф. А. Теплоухов описал ель, произрастающую в Пермской области как промежуточную форму между европейской и сибирской и назвал ее разновидностью европейской ели — *Picea excelsa var. uralensis*. Для сибирской он предложил название *Picea excelsa var. altaica*, рассматривая ее не как самостоятельный вид, а как климатическую разновидность обыкновенной ели. Позднее его поддержал Ф. Кетпен (1885).

Исследования Ф. А. Теплоухова, на наш взгляд, не могли в то время отразить объективно все многообразие различий в переходных формах между европейской и сибирской елью, так как материала было недостаточно. По Уралу, например, приводятся данные лишь для западной части и, очевидно, в том месте, где наиболее близко подходит восточная граница европейской ели к Среднему Уралу. Поэтому изученные шишки в большинстве своем имели признаки, приближающиеся к европейской ели.

Вместе с тем, работы Ф. А. Теплоухова способствовали интенсивному изучению изменчивости шишек ели, в основном европейской, в различных частях ее ареала. Все промежуточные формы в северной и восточной частях России были названы Э. Регелем (1883) финской елью — *Picea excelsa* Link.

fennica Rgl., а в Финляндии В. Нюландером (Кетпен, 1885) *P. excelsa* Link. *var. medioxima* Nyl. Позднее В. Н. Сукачев (1928) предложил совокупность всех переходных форм между европейской и сибирской елями называть *P. excelsa var. medioxima* Nyl. Обобщая результаты исследований по изучению генеративных органов ели, он рассматривает европейскую и сибирскую ель по существу как подвиды (*subspecies*) одного вида и в то же время считает возможным расчленение условного вида *P. obovata* Ldb. на ряд подвидов. В. Н. Сукачев показывает намечающуюся географическую дифференциацию в размере и окраске шишек, консистенции и ориентировке их чешуй у ели сибирской (Сукачев, 1938).

Касаясь вопроса о филогенетической связи *P. abies* (L.) Karst. и *P. obovata* Ldb., некоторые авторы (Сукачев, 1928; Комаров, 1933; Данилов, 1943) высказываются в пользу более древнего происхождения ели сибирской. О. С. Полянская (1931) считает, что распространение ели связано с существованием двух центров расселения ее. В последнее время опубликовано много работ по изучению внутривидовой изменчивости ели европейской (Данилов, 1943; Голубец, 1960; Милотин, 1963; Парфенов, 1964; Панин, 1959; Бакшаева, 1962; Korzeniewski, 1953; Priehäusser, 1956; Tralau, 1958; Savulescu, Neqrutiu, Tudor, Constantin, 1963; Andersson, 1965 и др.). Ель сибирская гораздо меньше изучена.

В заключение следует сказать, что хотя видовая самостоятельность ели сибирской (*P. obovata* Ldb.) большинством советских исследователей признана, все-таки остается ряд нерешенных вопросов, связанных с изучением внутривидовой изменчивости и положением западной границы ареала данного вида. Не выяснены также закономерности процесса гибридизации европейской и сибирской елей.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

В основном изучались еловые насаждения западного склона, центральной части и восточных предгорий Среднего Урала. По своему природному комплексу все три части этой естественно-географической области неоднородны. Европейский склон представлен пологими, постепенно затухающими складками и сложен песчаниками и конгломератами нижнепермского и известняками каменноугольного периода. На азиатском склоне распространены дислоцированные складки, часто опрокинутые на восток, склон сложен эффузивами, переслаиваемыми песчаниками и известняками силурийского возраста, а также гранитами, гнейсами и кристаллическими сланцами. Горную (центральную) часть составляет сложный комплекс пород. Среди них распространены кварциты, верхнесилурийские эффузивы, которые прорывают в ряде мест интрузивные тела (габбро, перидотиты, змеевикиты, гранит, гранодиориты и диориты).

Почвенный покров западного склона представлен горными подзолистыми почвами, отличающимися крайне слабым проявлением дернового процесса и кислой реакцией, особенно верхних горизонтов (Богатырев и Ногина, 1962). По мере продвижения на юг подзолы сменяются дерново-подзолистыми почвами и характеризуются значительными накоплениями гумуса. Почвенные раскопки показали, что в основном на изученных пробных площадях преобладают дерново-среднеподзолистые почвы различной мощности. Изучая почвы более южной части этого склона (северная часть Уфимского плато), В. П. Фирсова (1965) отмечает, что они характеризуются невысокой кислотностью (рН верхних горизонтов около 6), значительным накоплением поглощенных оснований, большим содержанием гумуса (5—9%).

Почвы центральной части Среднего Урала представлены горно-лесными кислыми неоподзоленными или слабоподзоленными разностями, приобретающими в условиях повышенного увлажнения признаки оглеения. Эти

почвы характеризуются очень слабым расчленением почвенного профиля на горизонты (Богатырев и Ногина, 1962; Зубарева и Фирсова, 1963). В Зауралье ельники произрастают на дерново-подзолистых и подзолистых почвах тяжелого механического состава.

Климат Среднего Урала умеренно-континентальный. В более южных районах он несколько смягчается. Кроме того, на европейском склоне тепловой режим более благоприятен (среднегодовая температура в Чусовом $+1,0^{\circ}\text{C}$), чем на азиатском (t° годовая в Верхотурье $+0,6^{\circ}\text{C}$, в Свердловске $+0,9^{\circ}\text{C}$). В центральной горной части условия наиболее суровые (в Висиме $t^{\circ}_{\text{год}} = -0,1^{\circ}\text{C}$). Продолжительность безморозного периода колеблется от 97 дней (Чусовская) до 115 дней (Красноуфимск), уменьшаясь к северу и востоку. Количество годовых осадков в западных предгорьях составляет 500—600, а в восточных 450—475 мм. Разница в количестве осадков иногда достигает 175 мм. В центральной горной части выпадает до 800 мм. С продвижением на юг количество осадков несколько снижается (Чусовская 600, а Красноуфимск 500 мм).

Различия в литолого-структурном, орографическом и почвенно-климатическом отношении, а также влияние фауны и деятельность человека наложили свой отпечаток и на растительный покров. Характерным элементом ландшафта западного склона и водораздельной полосы являются еловые леса. На восточном же склоне господствуют сосняки. Смена комплекса природных условий в широтно-долготном направлении и с высотой над уровнем моря позволила выделить ряд лесорастительных районов (Колесников, 1960) и описать ясно выраженную вертикальную поясность на крупных горах Урала (Горчаковский, 1965).

Территория Среднего Урала расположена в основном в пределах средне- и южно-таежной подзоны и частично в подзонах хвойно-широколиственных и сосново-березовых лесов. Пункты, где нами был собран материал, располагались на западном склоне: в Гремячинском (Гремячинский район) и Усть-Койвинском (Чусовской район) леспромхозах Пермской области; Шалинском (Шалинский район), Нижне-Сергинском (Нижне-Сергинский район) и Красноуфимском (Красноуфимский район) леспромхозах Свердловской области. В центральной части — в Висимо-Уткинском (Нижне-Тагильский район) леспромхозе; на восточном склоне — в Ново-Лялинском (Ново-Лялинский район) леспромхозе и Учебно-опытном лесхозе (Первоуральский район) Свердловской области. Кроме того, был обследован участок ели сибирской на территории Карабашевского леспромхоза Тавдинского района (Западно-Сибирская низменность).

Для удобства изложения результатов исследования и обсуждения их мы сгруппировали пункты исследований по подзонам. К среднетаежной подзоне отнесли опытные участки в Гремячинском, Усть-Койвинском, Ново-Лялинском и Карабашевском леспромхозах; к южнотаежной подзоне — в Шалинском, Висимо-Уткинском леспромхозах и Учебно-опытном лесхозе; к подзоне хвойно-широколиственных лесов — в Артинском лесничестве Красноуфимского леспромхоза и в Нижне-Сергинском леспромхозе.

МЕТОДИКА РАБОТЫ

Для изучения типов семенных чешуй ели в 1964—1966 гг. было описано в различных популяциях около 1800 модельных деревьев. Почти все они произрастали в ельнике разнотравно-зеленомошниковом, за исключением 100 деревьев в ельнике сфагновом (Учебно-опытный лесхоз).

С целью выяснения изменчивости размера шишек с повышением общей производительности древостоев сбор их производился с модельных деревьев одного возраста. Исключением являлись те случаи, когда ставилась задача

проанализировать изменение размеров шишек с возрастом. Сбор в основном проводился во время лесозаготовок, это позволило более точно определить возраст. Исследования в этом случае велись в 6 типах леса: в группе свежих ельников — разнотравном, липняковом и кисличниковом; в группе влажных — в приручьевом; в сухом нагорном и в группе сырых и мокрых — в сфагновом ельнике.

Для биометрической обработки шишки с деревьев собирались полностью или не менее 30 с каждого экземпляра. Измеряли их в закрытом состоянии сразу же после сбора. Раскрывшиеся шишки предварительно замачивались до смыкания.

Обработка материалов проводилась общепринятыми методами вариационной статистики (Меркурьева, 1963). Как и в других наших исследованиях (Мамаев, 1965), за единицу вариационного ряда принимался средний показатель для всего дерева. Принятые обозначения статистических величин: M — среднее значение, m — ошибка среднего значения; C — коэффициент вариации, t — достоверность.

ТИПЫ СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ У ШИШЕК ЕЛИ, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА УРАЛЕ

При внимательном изучении семенных чешуй обнаруживаются самые разнообразные вариации. Существуют различия по степени вытянутости окончания семенной чешуи, по форме и зубчатости ее края, по окраске, по толщине и т. д. Не имея возможности оценить все богатство этих вариаций, мы попытались выделить лишь типы чешуй по их форме, вытянутости и зубчатости. При этом мы исходили из существующего мнения о том, что для сибирской ели характерны шишки с закругленными семенными чешуями. В связи с этим всякое удлинение чешуй, их заостренность и повышенная зазубренность свидетельствуют об участии в формировании данного генотипа признаков европейской ели. Поэтому мы выделили группу переходных форм ели, условно назвав их елью уральской, к которым отнесены деревья, имеющие шишки с вытянутыми на концах семенными чешуями.

Типы семенных чешуй *Picea obovata* Ldb.:

1. *f. orbiculata* (рис. 1 а, б; 2 а, б). Семенные чешуи почковидной округлой формы с цельным слабозубренным или волнистым верхним краем. Указанная форма чешуй для ели сибирской наиболее характерна. Деревья с такими чешуями встречаются очень часто и составляют обычно от 4/5 до 9/10 и более всех особей популяции.

2. *f. angulata* (рис. 1 в; 2 в, г). Семенные чешуи неясно треугольной формы. Край их цельный, иногда зазубренный. Шишки, как и у предыдущего типа, 5—7 см длины, встречаются относительно часто (до 15% популяции).

3. *f. spathulata* (рис. 1 г, 2 д). Верхняя часть чешуи лопатчатая, край ее зазубренный, цельный или волнисто-зубчатый. Деревья такой формы встречаются редко (3—10% всех особей).

Шишки *Picea obovata* Ldb. мелкие, 5—8, редко 9 см.

Типы семенных чешуй уральской ели:

1. *f. bidentata* (рис. 1 д; 3 а, б). Семенные чешуи ромбовидные, значительно расширенные посередине с почти правильным, остро двузубчатым, узким или широким оттянутым кончиком. Этот тип встречается повсеместно, деревья с такими шишками составляют до 1/2 от числа особей промежуточной формы ели.

2. *f. exserta* (рис. 1 е, 3 в). Семенные чешуи обратно яйцевидные с несколько вытянутым зазубренным верхним краем. По распространенности занимает второе место (около 1/5 деревьев).

3. *f. unidentata* (рис. 1 ж, 3 г). Семенные чешуи отличаются характерным профилем верхнего края, образующего как бы фигурную скобку, сильно вытянутую посередине в острие или зубец. Встречается данный тип редко (до 5% деревьев).

4. *f. emarginata* (рис. 1 з, 3 д). Семенные чешуи имеют слегка вытянутый выемчато-пильчатый край. Встречается этот тип, так же как и предыдущий, редко (около 10% деревьев промежуточной формы). Шишки несколько похожи на *f. bidentata*, но зубчатость выражена слабее.

Шишки этих вариаций обычно немного крупнее по размеру, чем *P. obovata* Ldb., 6—9, иногда даже 10 см.



Рис. 1. Изменчивость формы семенных чешуй ели на Урале.

Сибирская ель:
 а, б — *f. orbiculata*; в — *f. angulata*; г — *f. spatulata*.
 Уральская форма:
 д — *f. bidentata*; е — *f. exserta*; ж — *f. unidentata*;
 з — *f. emarginata*.

Как уже говорилось, имеется масса промежуточных вариаций между описанными типами. Формы чешуй ели сибирской и переходной до сих пор, насколько нам известно, классифицируются впервые. В то же время для ели европейской уже имеются такие классификации (Schröter, 1898; Fitchschep, 1930; Данилов, Priehäusser, 1956, 1943; Парфенов, 1964). Примечательно, что по многим данным (Braun, 1876; Сукачев, 1938; Данилов, 1943; Priehäusser, 1956, Смирнов, 1958; Панин, 1959; Парфенов, 1964) среди ели европейской попадаются экземпляры с чешуями округлой формы, очень похожими на чешуи ели сибирской. В. И. Парфенов называет эту форму *f. orbiculata*, а В. Н. Сукачев и П. А. Смирнов *var. Uwarowi* Kauffm. Такие формы, как указывает В. Н. Сукачев (1928), находили в пределах Московской, Калужской, Брянской областей, под Ленинградом и в других местах. Прихойзер, как уже отмечалось выше, считает такие формы *var. obovata*. Однако по размерам шишки как *var. obovata*, так и *var. Uwarowi* гораздо крупнее, чем сибирской ели.

Оценивая переходные формы, произрастающие на Урале, нельзя не прийти к выводу о том, что по форме чешуй и по размерам шишек они стоят гораздо ближе к ели сибирской, чем к европейской. Поэтому, ель уральскую, т. е. ту форму, которую Ф. А. Теплоухов называл *P. excelsa* Link. *var. uralensis*, а многие авторы *P. excelsa var. medioxima* Nyl., вероятно, было бы более правильно именовать *P. obovata* Ldb. *var. uralensis*. Это справедливо для ели, произрастающей в пределах Урала, т. е. в Пермской и Свердловской (реже) областях, а также в Башкирии. Именно здесь, наряду с обычной типичной *P. obovata* встречается, как будет показано ниже, ель уральская. В дальнейшем для упрощения мы будем называть уральскую форму европейской (сибирской?) ели просто елью уральской.

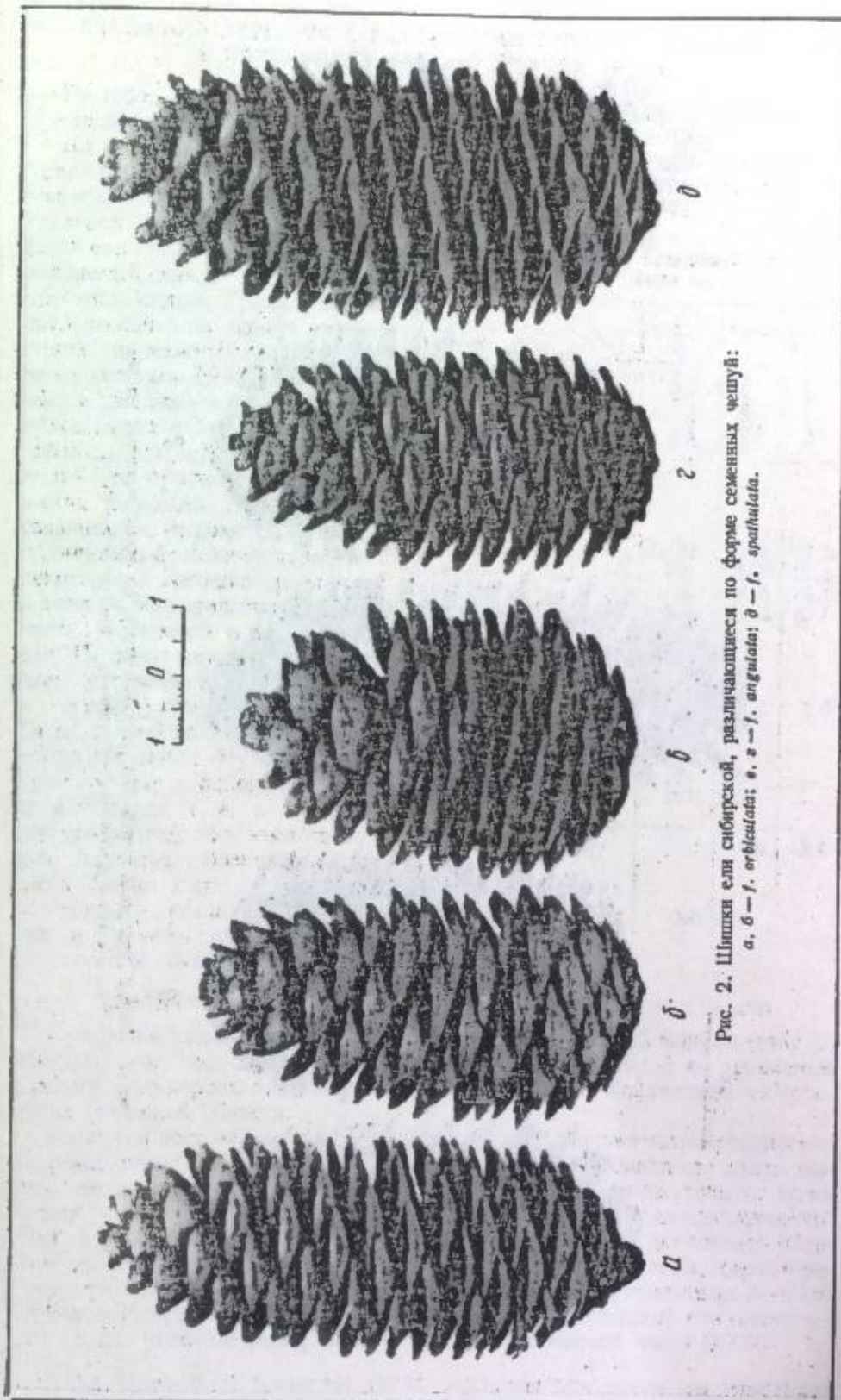


Рис. 2. Шишки ели сибирской, различающиеся по форме семенных чешуй:
 а, б — *f. orbiculata*; в, г — *f. angulata*; д — *f. spatulata*.

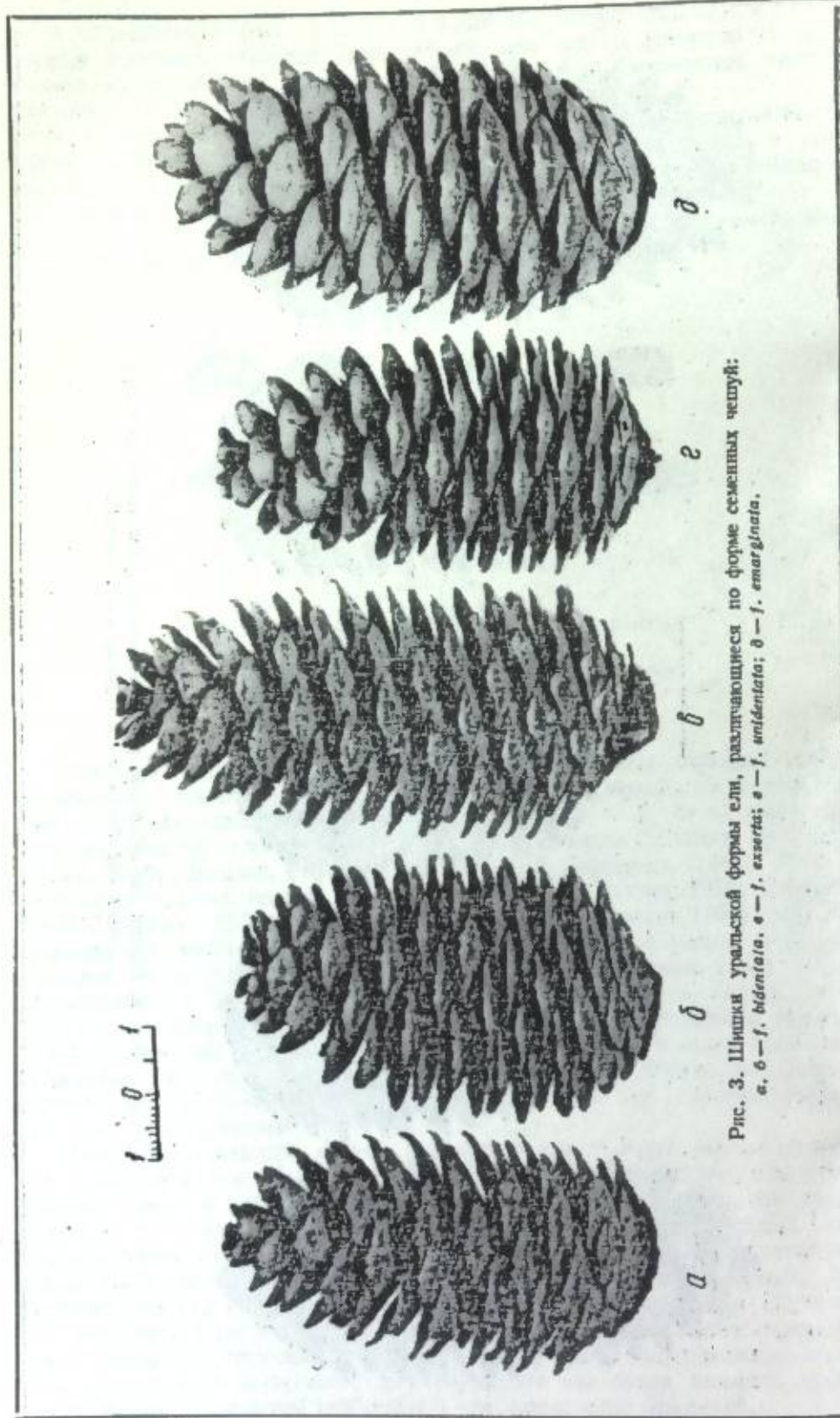


Рис. 3. Шишки уральской формы ели, различающиеся по форме семенных чешуй:
 а, б — *f. bidentata*; в — *f. exserta*; г — *f. unidentata*; д — *f. emarginata*.

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ДЕРЕВЬЕВ С РАЗЛИЧНЫМИ ТИПАМИ СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЕЛИ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

По табл. 1 и рис. 4 проследим изменение участия в популяциях ели на Урале деревьев с различными типами чешуй.

На изученной территории преобладает всюду сибирская ель (82,0%). Однако наблюдается довольно отчетливо выраженная закономерность по-

степенного появления по мере удаления на запад переходных форм ели. Если в Тавдинском районе (Западная Сибирь) и на восточном склоне Урала не было найдено почти ни одного экземпляра промежуточной формы, то на западном склоне их встречается уже довольно много. При этом в районах Западного Урала наблюдаются определенные различия в процентном соотношении деревьев обеих форм, связанные с неизвестными пока причинами. Возможно, что имеет некоторое значение различие в эколого-биологических особенностях сибирской и переходной ели. Промежуточные формы еще чаще встречаются в Шалинском и Красноуфимском районах Свердловской области и в прилегающих лесах Чусовского и Гремячинского районов Пермской области, т. е. в хвойно-широколиственной и южнотаежной подзонах. Возможно, что здесь ближе подходит восточная граница ареала европейской ели и сильнее сказывается ее генетическое давление.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ШИШЕК ЕЛИ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ

Сравнение размеров шишек сибирской ели с уральской формой (табл. 2) показывает во всех случаях увеличение их длины у второй по сравнению с первой. Это хорошо заметно в Гремячинском и Усть-Койвинском леспрохозах Пермской области.

Различия достоверны, о чем свидетельствует довольно высокое значение коэффициента t (2,9—3,0). В двух других случаях разница по длине шишек между формами ели не установлена. Но факт промежуточного положения уральской ели между сибирской и европейской также доказывается. Шишки уральской ели немного крупнее, чем у сибирской, но гораздо мельче европейской. Длина шишек европейской ели, как правило, характеризуется величиной 10—15, а у сибирской и уральской не превышает 8—9 см. Однако нельзя забывать, что данные по шишкам европейской ели получены для других условий¹ (центральные районы европейской части СССР).

¹ По данным В. И. Бакшаевой (1962), в Карелии есть формы ели европейской с мелкими шишками.

Таблица 1

Встречаемость на Среднем Урале различных форм ели

Пункт исследований (по районам)	Количество деревьев, шт.	Распределение, %	
		Сибирская ель	Уральская ель
Западный склон Урала			
Гремячинский	32	87,5	12,5
Чусовской	321	75,7	24,3
Шалинский	54	64,8	35,2
Красноуфимский	100	50,0	50,0
Центральная часть			
Нижне-Тагильский	894	96,2	3,8
Восточный склон			
Ново-Лялинский	100	100	—
Первоуральский	100	100	—
По Среднему Уралу	1601	82,0	18,0
Западная Сибирь			
Тавдинский	200	100	—

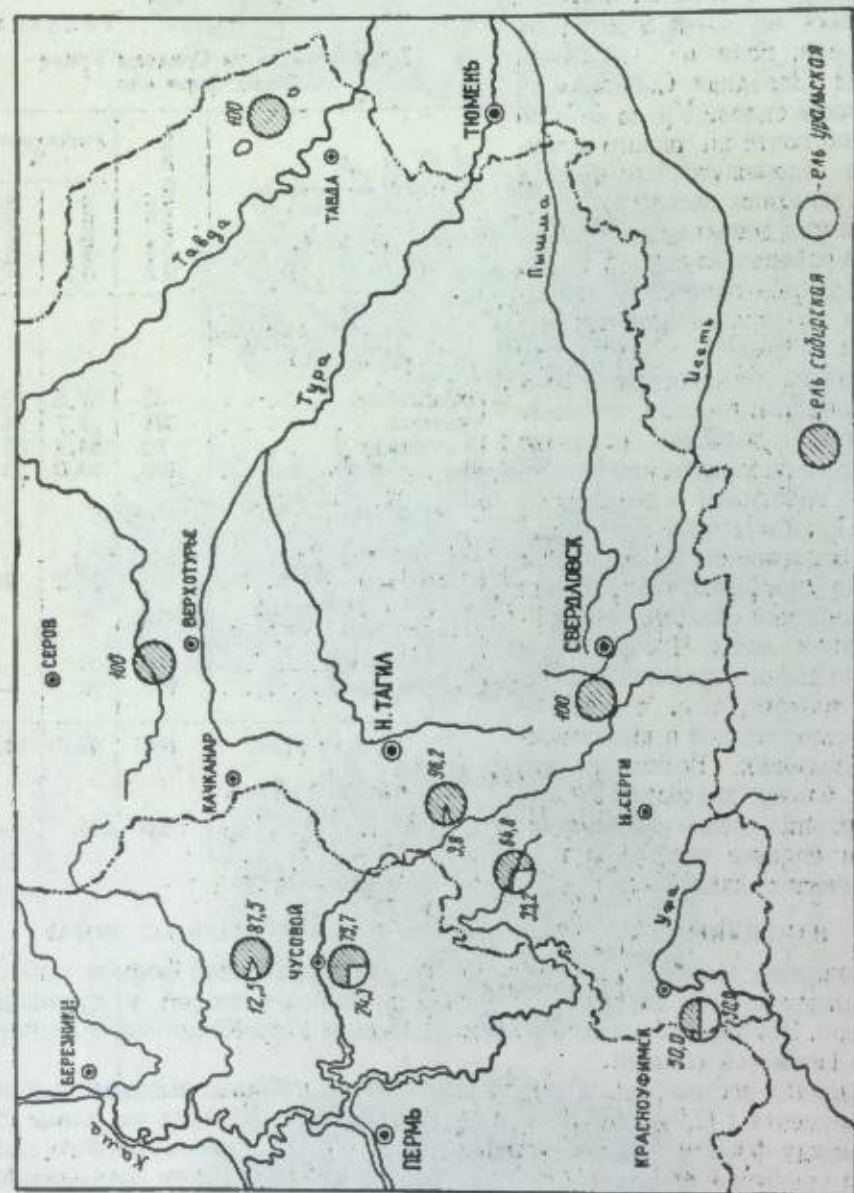


Рис. 4. Распространение уральской формы ели в лесах Среднего Урала.

Таблица 2
Изменчивость длины шишек ели в типе леса — ельнике разнотравно-зеленомошниковом, см

Пункт исследования (по районам)	Сибирская ель				Уральская ель				Достоверность различия, <i>t</i>
	число модельных деревьев	лимиты	$M \pm m$	σ	число модельных деревьев	лимиты	$M \pm m$	σ	

Западный склон

Гремячинский	28	5,32—7,37	$6,32 \pm 0,08$	0,42	4	6,01—7,42	$6,78 \pm 0,14$	0,28	2,9
Чусовской	25	5,43—7,90	$6,41 \pm 0,10$	0,50	25	6,12—8,62	$6,88 \pm 0,12$	0,62	3,0
Шалинский	35	5,55—8,55	$6,82 \pm 0,11$	0,65	19	5,18—8,80	$7,06 \pm 0,18$	0,80	1,0
Нижне-Сергинский	25	5,71—8,47	$6,84 \pm 0,11$	0,55	—	—	—	—	—
Артинский	25	6,17—7,86	$6,93 \pm 0,06$	0,30	—	—	—	—	—

Центральная часть

Нижне-Тагильский	25	6,24—8,22	$7,08 \pm 0,09$	0,45	15	6,32—8,83	$7,35 \pm 0,13$	0,50	1,4
Итого	163	5,32—8,47	6,77	—	63	5,18—8,83	7,02	—	—

Из табл. 2 можно видеть определенную тенденцию к увеличению шишек сибирской ели по мере продвижения с севера на юг, т. е. с улучшением условий местопроизрастания. Различия по величине шишек, хотя и невелики в большинстве случаев, но достоверны. Например, между шишками из Гремячинского и Чусовского районов (средняя тайга) и Шалинского (южная тайга), Артинского и Нижне-Сергинского районов (хвойно-широколиственные леса) различие характеризуется коэффициентом $t > 3$.

Для промежуточных форм, т. е. уральской ели, подобная тенденция также наблюдается, но она не доказана вследствие малого количества взятых моделей.

Примечателен тот факт, что наибольшую величину имеют шишки из центральной горной части Урала (Висимо-Уткинский леспромхоз), несмотря на то, что именно здесь отмечены наихудшие условия теплового режима для Среднего Урала. Возможно, что благоприятные условия для репродукции ели обуславливаются значительным количеством осадков, выпадающих в горной местности, что благоприятно сказывается на развитии органов плодоношения.

ИЗМЕНЕНИЕ СРЕДНЕЙ ДЛИНЫ ШИШЕК ЕЛИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТА И ВЫСОТЫ ДЕРЕВА

Предположение о некоторой изменчивости размеров (веса) шишек ели с возрастом было высказано еще А. П. Тольским (1927), а об изменении средней длины шишек с высотой дерева А. Н. Соболевым и А. В. Фомичевым (1908). Однако за последнее время появилась работа (Усков, 1962), в которой делается заключение о незначительной зависимости величины шишек от возраста и высоты плодоносящего дерева.

По образцам со 100 модельных деревьев разного возраста из ельника разнотравнозеленомошникового Койвинского леспромхоза мы получили следующие результаты (табл. 3).

С увеличением возраста происходит увеличение длины шишек ели сибирской до определенного периода. Так, в возрасте от 40 до 140 лет средняя длина шишек увеличивается с 5,98 до 7,80 см. Коэффициент корреляции в этом случае определен $+0,524$. Начиная с 140 лет, средняя длина шишек начинает падать, снижаясь к возрасту 220 лет до 4,98 см. Наиболее резкое падение отмечается между VII и VIII классами возраста, причем оно оказалось статистически достоверным ($t > 3$). Несмотря на довольно определенную зависимость средней длины шишек ели сибирской с возрастом, нередко случаи противоположного характера. Например, у модельных деревьев в возрасте 100—105 лет средний размер длины может быть на 26—32% меньше и, наоборот, у отдельных модельных деревьев в возрасте 180—185 лет на 19—25% выше, чем у деревьев 80-летнего возраста. Очевидно, в этом случае сильнее

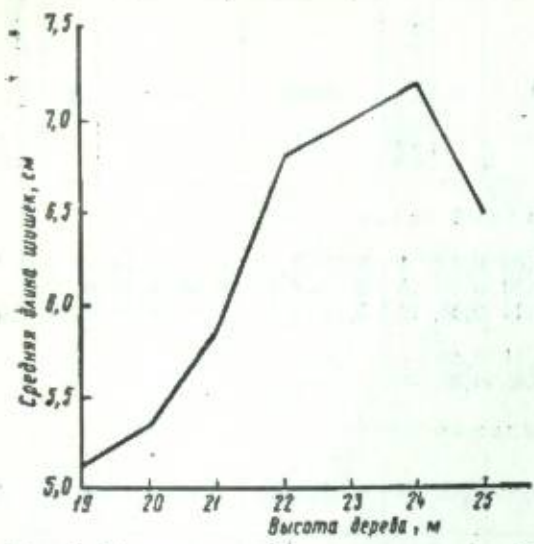


Рис. 5. Изменение средней длины шишек ели сибирской в зависимости от высоты плодородного дерева.

влияют индивидуальные свойства, нежели возрастные особенности дерева. Изучение изменчивости средней длины шишек ели сибирской в зависимости от высоты плодородного дерева проводилось на модельных деревьях V класса возраста. Бралось по 10 деревьев для каждого значения высоты.

Таблица 3

Изменение средней длины шишек ели сибирской в зависимости от возраста деревьев, см

Класс * возраста	Линиты	$M \pm m$	σ	С. %	P. %
II	4,65—7,42	$5,98 \pm 0,23$	0,72	12,1	3,9
III	4,88—7,69	$6,28 \pm 0,20$	0,64	10,2	3,2
IV	5,34—8,26	$6,44 \pm 0,23$	0,73	11,3	3,6
V	5,63—8,32	$6,79 \pm 0,19$	0,60	8,8	2,8
VI	5,69—8,12	$7,25 \pm 0,19$	0,59	8,1	2,6
VII	5,79—8,84	$7,80 \pm 0,26$	0,81	10,4	3,3
VIII	5,16—7,94	$6,58 \pm 0,23$	0,72	10,9	3,5
IX	4,56—6,99	$6,00 \pm 0,20$	0,64	10,7	3,3
X	4,59—6,71	$5,52 \pm 0,26$	0,83	15,1	4,7
XI	4,63—6,38	$4,98 \pm 0,18$	0,57	11,4	3,6

* Из каждого класса взято 10 деревьев.

Результаты приводятся на графике (рис. 5). С увеличением высоты от 19 до 24 м средняя длина шишек возрастает от 5,02 до 7,16 см. Исключение составляет отрезок кривой распределения на участке 24—25 м, где наблюдается падение средней длины шишек. Это связано с тем, отмечает Зигль (Siegl, 1953), что количество шишек увеличивается у господствующих плодородных деревьев, а их средний вес и средняя длина шишек уменьшаются.

ЗАВИСИМОСТЬ ДЛИНЫ ШИШЕК ОТ ТИПА ЛЕСА

Остановимся также на связи величины шишек с общей продуктивностью насаждения. Для ели уже отмечалось, что средний размер шишек с повышением общей производительности древостоев увеличивается (Молчанов, 1950). Однако встречается (Леонтьев, 1963) утверждение о том, что семенная продуктивность, а следовательно, и размеры шишек, не всегда подчиняется такой закономерности.

Наши исследования проводились лишь в пределах наиболее распространенных типов леса. Для сравнительной характеристики изменчивости средней длины шишек в разных условиях местопроизрастания нами были изучены генеративные органы в однородных типах леса в двух пунктах на западном склоне Среднего Урала. Первый (Усть-Койвинский ЛПХ) входит, как мы видели, в подзону средней тайги, второй (Красноуфимский ЛПХ) — в подзону хвойно-широколиственных лесов. Поскольку оба пункта отстоят на значительном расстоянии друг от друга в широтном направлении и находятся в разных подзонах, в которых наблюдается довольно значительное различие по природным условиям, то для удобства изложения материала они соответственно обозначены северная и южная часть.

Полученные результаты по изменчивости средней длины шишек ели сибирской показаны в табл. 4. На их основе можно сделать некоторые пред-

Таблица 4

Средняя длина шишек ели сибирской в различных типах леса на западном склоне Урала, см

Тип леса	Бонитет	Число модельных деревьев	Линиты	$M \pm m$	σ	С. %	P. %
Северная часть							
Ельник кисличник	II	25	6,12—8,53	$7,36 \pm 0,09$	0,45	6,1	1,2
» приручевой	III,5	25	5,76—8,06	$6,94 \pm 0,08$	0,40	5,8	1,2
» разнотравнозелено-мошниковый	III	25	5,43—7,90	$6,41 \pm 0,10$	0,50	7,8	1,6
Итого		75	5,43—8,53	$6,89 \pm 0,05$	0,43	6,2	0,7
Южная часть							
Ельник кисличник	II	25	6,92—9,09	$8,04 \pm 0,08$	0,40	5,0	1,0
» приручевой	III,5	25	6,38—8,61	$7,54 \pm 0,11$	0,55	7,3	1,5
» разнотравнозелено-мошниковый	III	25	6,17—7,86	$6,93 \pm 0,06$	0,30	4,3	0,9
Итого		75	6,17—9,09	$7,61 \pm 0,07$	0,61	8,0	0,9
Итого по району		150	5,43—9,09	$7,33 \pm 0,05$	0,61	8,3	0,7

варительные выводы. Средняя длина шишек в изучаемых типах леса по обеим частям западного склона варьирует по своим крайним и средним значениям. Наибольшая (7,36 и 8,04 см) и наименьшая (6,41 и 6,93 см) средняя длина шишек установлена соответственно в наиболее и наименее производительных из приведенных типов еловых насаждений. Следовательно, намечается определенная зависимость данного признака от производительности типов леса. С повышением бонитета насаждения увеличивается и средняя длина шишек ($t > 3$).

С увеличением возраста происходит увеличение длины шишек ели сибирской до определенного периода. Так, в возрасте от 40 до 140 лет средняя длина шишек увеличивается с 5,98 до 7,80 см. Коэффициент корреляции в этом случае определен +0,524. Начиная с 140 лет, средняя длина шишек начинает падать, снижаясь к возрасту 220 лет до 4,98 см. Наиболее резкое падение отмечается между VII и VIII классами возраста, причем оно оказалось статистически достоверным ($t > 3$). Несмотря на довольно определенную зависимость средней длины шишек ели сибирской с возрастом, нередки случаи противоположного характера. Например, у модельных деревьев в возрасте 100—105 лет средний размер длины может быть на 26—32% меньше и, наоборот, у отдельных модельных деревьев в возрасте 180—185 лет на 19—25% выше, чем у деревьев 80-летнего возраста. Очевидно, в этом случае сильнее

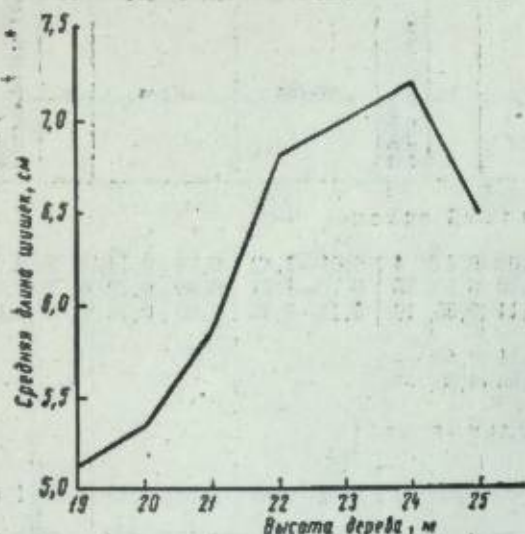


Рис. 5. Изменение средней длины шишек ели сибирской в зависимости от высоты плодородного дерева.

влияют индивидуальные свойства, нежели возрастные особенности дерева.

Изучение изменчивости средней длины шишек ели сибирской в зависимости от высоты плодородного дерева проводилось на модельных деревьях V класса возраста. Бралось по 10 деревьев для каждого значения высоты.

Таблица 3

Изменение средней длины шишек ели сибирской в зависимости от возраста деревьев, см

Класс * возраста	Лимиты	$M \pm m$	σ	C, %	P, %
II	4,65—7,42	5,98 ± 0,23	0,72	12,1	3,9
III	4,88—7,69	6,28 ± 0,20	0,64	10,2	3,2
IV	5,34—8,26	6,44 ± 0,23	0,73	11,3	3,6
V	5,63—8,32	6,79 ± 0,19	0,60	8,8	2,8
VI	5,69—8,12	7,25 ± 0,19	0,59	8,1	2,6
VII	5,79—8,84	7,80 ± 0,26	0,81	10,4	3,3
VIII	5,16—7,94	6,58 ± 0,23	0,72	10,9	3,5
IX	4,56—6,99	6,00 ± 0,20	0,64	10,7	3,3
X	4,59—6,71	5,52 ± 0,26	0,83	15,1	4,7
XI	4,63—6,38	4,98 ± 0,18	0,57	11,4	3,6

* Из каждого класса взято 10 деревьев.

Результаты приводятся на графике (рис. 5). С увеличением высоты от 19 до 24 м средняя длина шишек возрастает от 5,02 до 7,16 см. Исключение составляет отрезок кривой распределения на участке 24—25 м, где наблюдается падение средней длины шишек. Это связано с тем, отмечает Зигль (Siegl, 1953), что количество шишек увеличивается у господствующих плодородных деревьев, а их средний вес и средняя длина шишек уменьшаются.

ЗАВИСИМОСТЬ ДЛИНЫ ШИШЕК ОТ ТИПА ЛЕСА

Остановимся также на связи величины шишек с общей продуктивностью насаждения. Для ели уже отмечалось, что средний размер шишек с повышением общей производительности древостоев увеличивается (Молчанов, 1950). Однако встречается (Леонтьев, 1963) утверждение о том, что семенная продуктивность, а следовательно, и размеры шишек, не всегда подчиняется такой закономерности.

Наши исследования проводились лишь в пределах наиболее распространенных типов леса. Для сравнительной характеристики изменчивости средней длины шишек в разных условиях местопроизрастания нами были изучены генеративные органы в однородных типах леса в двух пунктах на западном склоне Среднего Урала. Первый (Усть-Койвинский ЛПХ) входит, как мы видели, в подзону средней тайги, второй (Красноуфимский ЛПХ) — в подзону хвойно-широколиственных лесов. Поскольку оба пункта отстоят на значительном расстоянии друг от друга в широтном направлении и находятся в разных подзонах, в которых наблюдается довольно значительное различие по природным условиям, то для удобства изложения материала они соответственно обозначены северная и южная часть.

Полученные результаты по изменчивости средней длины шишек ели сибирской показаны в табл. 4. На их основе можно сделать некоторые пред-

Таблица 4

Средняя длина шишек ели сибирской в различных типах леса на западном склоне Урала, см

Тип леса	Бонитет	Число модельных деревьев	Лимиты	$M \pm m$	σ	C, %	P, %
Северная часть							
Ельник кисличник	II	25	6,12—8,53	7,36 ± 0,09	0,45	6,1	1,2
» приручевой	III,5	25	5,76—8,06	6,94 ± 0,08	0,40	5,8	1,2
» разнотравнозеленомошниковый	III	25	5,43—7,90	6,41 ± 0,10	0,50	7,8	1,6
Итого		75	5,43—8,53	6,89 ± 0,05	0,43	6,2	0,7
Южная часть							
Ельник кисличник	II	25	6,92—9,09	8,04 ± 0,08	0,40	5,0	1,0
» приручевой	III,5	25	6,38—8,61	7,54 ± 0,11	0,55	7,3	1,5
» разнотравнозеленомошниковый	III	25	6,17—7,86	6,93 ± 0,06	0,30	4,3	0,9
Итого		75	6,17—9,09	7,61 ± 0,07	0,61	8,0	0,9
Итого по району		150	5,43—9,09	7,33 ± 0,05	0,61	8,3	0,7

варительные выводы. Средняя длина шишек в изучаемых типах леса по обеим частям западного склона варьирует по своим крайним и средним значениям. Наибольшая (7,36 и 8,04 см) и наименьшая (6,41 и 6,93 см) средняя длина шишек установлена соответственно в наиболее и наименее производительных из приведенных типов еловых насаждений. Следовательно, намечается определенная зависимость данного признака от производительности типов леса. С повышением бонитета насаждения увеличивается и средняя длина шишек ($t > 3$).

Между одноименными типами леса из обеих частей района усматривается существенное различие по средней длине шишек. Во всех типах леса из южной части района шишки оказались более крупными. Это превышение невелико (5—7 мм), но достоверно ($t > 3$). Подтверждается уже описанная выше закономерность некоторого увеличения размеров шишек в Предуралье по мере смягчения климата при продвижении с севера на юг. Изменчивость длины шишек в пределах типов леса и всего района исследования оказалась небольшой. При среднем значении длины шишек 7,33 см колебания имеют пределы 5,43—9,09 см, а коэффициент вариации не превышал 8%. Точность вычислений была высокой (0,7—1,6%). Однако приводимые данные нужно считать предварительными, так же как и материалы по характеристике взаимозависимости между возрастом и высотой дерева и длиной шишек. Необходимы еще дополнительные исследования на основе более широкого материала.

КОЛИЧЕСТВО ШИШЕК НА МОДЕЛЬНЫХ ДЕРЕВЬЯХ

Приведем наши данные о количестве шишек на деревьях разных форм ели. Для полного представления о семеношении ели необходимо иметь сведения об абсолютном количестве семян на единице площади. Это возможно на основе сплошного учета всех шишек на модельных деревьях. В связи с этим был проведен подсчет количества шишек на 100 экземплярах сибирской и уральской ели.

Обработка собранного в 1964 г. материала показала следующее распределение среднего количества шишек на 1 дереве у разных форм ели:

Западный склон	Сибирская ель	Уральская ель
Чусовской район . . .	254	172
Шалинский « . . .	206	154
Артинский « . . .	163	129
Центральная часть		
Нижне-Тагильский район	143	108

С продвижением на юг и восток среднее количество шишек на одном дереве уменьшается. Это, очевидно, связано с тем, что на плодоносящем дереве крупных шишек образуется меньшее количество и, наоборот, чем мельче шишки, тем их больше на дереве. Как было показано выше, в Усть-Койвинском (Чусовской район) и Шалинском леспрохозах шишки мельче, чем в Красноуфимском (Артинский район) и Висимо-Уткинском (Нижне-Тагильский район). Сибирская ель оказалась по количеству шишек производительнее переходной уральской формы. Такая закономерность сохраняется на всех опытных участках исследуемого района.

Данные о количестве шишек нуждаются в уточнении, поскольку этот признак отличается высокой изменчивостью.

ВЫВОДЫ

1. На территории Среднего Урала широко распространена сибирская ель *P. obovata* Ldb. с характерными для этого вида величиной шишек (5—8 см) и округлой формой семенных чешуй. В пределах вида наблюдается изменчивость по их строению. Наряду с типичной формой чешуй встречаются также ели, у которых шишки с треугольными и лопастными чешуями. Последние два типа встречаются реже. Как показывают исследования, для ели сибирской одинаково характерно как отсутствие, так и наличие слабой зубчатости по верхнему краю семенной чешуи.

2. Наряду с сибирской елью на Среднем Урале встречается промежуточная между сибирским и европейским видами форма ель уральская (по Теплоухову *P. excelsa* var. *uralensis*). Она очень похожа на обычную *P. obovata* Ldb. и отличается лишь более удлиненными окончаниями чешуй и несколько увеличенными шишками. В пределах этой вариации существует несколько типов по строению чешуй. Ели уральской в насаждениях не очень много, и распространение ее, по-видимому, ограничивается западной и центральной горной частью Урала. В лесах восточной части Среднего Урала ее почти нет. Вся же область Предуралья и горная полоса в изученных нами границах представляет собой зону, в которой встречается переходная форма — уральская ель. При этом по мере удаления на запад доля участия ее в популяциях все более увеличивается (даже достигает 50% и более), хотя закономерность и не является строго определенной.

3. Изучение размеров шишек ели сибирской на Урале показало, что средняя длина их в определенной степени связана с географическими условиями, увеличиваясь обычно в более южных районах и в горах, а также зависит от типа леса, возраста и индивидуальных особенностей деревьев.

4. Вопрос о происхождении уральской ели и ее взаимоотношениях с сибирской и европейской пока не ясен. Необходимо изучение этой формы на ее западных рубежах, там, где основные позиции занимает уже ель европейская. С этой точки зрения большой интерес представляют еловые леса западных районов Пермской и Кировской области.

ЛИТЕРАТУРА

- Бакшаева В. И. Изменчивость видов ели в Карелии.— Вопросы лесоведения и лесной энтомологии в Карелии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Богатырев К. П. и Ногина Н. Л. Почвы горного Урала.— О почвах Урала, Западной и Центральной Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Голубец М. А. Два подвида *Picea excelsa* Link. и вопрос об их ареалах.— Бот. ж., 1960, № 5.
- Горчаковский П. Л., Коновалов Н. А. и Урванов Р. А. Лесные богатства Урала. Свердловск, 1948.
- Горчаковский П. Л. О соотношении между горизонтальной зональностью и вертикальной поясностью растительного покрова на примере Урала и прилегающих равнин.— Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1965, вып. 42.
- Данилов Д. Н. Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* Link.— Бот. ж., 1943, т. 28, № 5.
- Зубарева Р. С. и Фирсова В. П. К характеристике почв еловых лесов горной полосы Среднего Урала.— Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1963, вып. 36.
- Кеплен Ф. П. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе.— Зап. Имп. АН СПб., 1885.
- Колесников Б. П. Естественно-историческое районирование лесов (на примере Урала).— Вопросы лесоведения и лесоводства. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Комаров В. Л. Ботанико-географический очерк хвойных деревьев (Gymnospermae) СССР.— Бюлл. Тих. Ком. АН СССР, 1933, № 3.
- Коновалов Н. А. Деревья и кустарники Урала. Свердловиздат, 1951.
- Леонтьев А. М. Плодоношение ели сибирской на Верхней Печоре.— Тр. Печоро-Ильчск. гос. заповедника, 1963, вып. 10.
- Мамаев С. А. Определитель деревьев и кустарников Урала.— Тр. Ин-та биол. УФАИ СССР, 1965а, вып. 41.
- Мамаев С. А. Вариации сосны обыкновенной по окраске генеративных органов и их коррелятивные связи с морфологическими признаками деревьев.— Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1965б, вып. 47.
- Меркурьева Е. К. Основы биометрии. М., Изд-во МГУ, 1963.
- Милютин Л. И. Формы ели Брянской области, их лесоводственное и хозяйственное значение. (Автореф. канд. дисс.). Красноярск, 1963.
- Молчанов А. А. Плодоношение ели в связи с типами леса.— Бюлл. МОИП, Отд. биол., 1950, т. IV, вып. 4.
- Панин В. А. Особенности форм елей, отличающихся строением шишек. Лесное хозяйство, 1959, № 7.
- Парфенов В. И. Новые для флоры Белоруссии биологические формы ели обыкновенной.— Докл. АН БССР, 1964, т. 8, № 3.

- Полянская О. С. Южная граница естественного распространения *Picea excelsa* в Полесской низменности в связи с географическим распространением ее в западной и восточной Европе.—Тр. по прикл. бот. генет. и селек., 1931, т. 27 (Ленинград).
- Регель Э. Русская дендрология, вып. 1. Хвойные, СПб, 1883.
- Смирнов П. А. Флора Приокско-террасного государственного заповедника.—Тр. Приокско-террасного гос. заповедника, 1958, вып. 2.
- Соболев А. Н. и Фомичев А. В. Плодоношение лесных насаждений.—Изв. Импер. лесн. ин-та. Приложение к 18 вып., 1908.
- Соколов С. Я. Деревья и кустарники СССР, т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949.
- Сукачев В. Н. Основные задачи русской дендрологии.—Тр. Всероссийской лесной конференции, 10—17 ноября 1921 г., М., 1922.
- Сукачев В. Н. Лесные породы. Систематика, география и фитоценология их. Ч. 1. Хвойные, М., Изд-во «Новая деревня», вып. 1, 1928.
- Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Гослестехиздат, Л., 1938.
- Теплоухов Ф. А. О сибирской ели. Сообщение на собрании Лесного общества. Лесной ж., 1872, вып. 6.
- Тольский А. П. Частное лесоводство, ч. 1 (Лесное семеноводство), Л., 1927.
- Усков С. П. К вопросу плодоношения еловых древостоев.—Тр. Ин-та леса и древесины, 1962, вып. 53.
- Фирсова В. П. Тезисы докладов к научной конференции по лесному почвоведению. Красноярск, изд-во СО АН СССР (Ин-т леса и древесины), 1965.
- Юргенсон Е. И. Ельники Прикамья и проблема их возобновления. Пермское книжное изд-во, 1958.
- Andersson E. Cone and seed studies in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst). Studies forestalia suecica, 1965, № 23.
- Braun A. Über die Veränderlichkeit der Zapfen der Fichte (*Picea excelsa* Link.).—Verhandlungen des botanischer Vereins der Provinz Brandenburg, Berlin, 1876.
- Fitschen I. Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin, 1930.
- Korzeniewski L. Wstep do zagadnienia zmienności s'wierka. Monographiae botanicae. Vd. 1, 1953.
- Ledebour C. F. Flora Altaica, 4, 1833.
- Link H. Abietinae. Horti Regii botanici Berolinensis cultae.—Linnæa, 1841, Bd XV.
- Schenk C. A. Fremdländische Wald- und Parkbäume, Bd II. Die Nadelhölzer, Berlin, 1939.
- Schröter. Über die Vielgestaltigkeit der Fichte. Zürich, 1898.
- Siegl H. Untersuchungen über den Samenertrag der Fichte im Herbst 1951.—Forstw., 1953, Cbl. 72, № 11-12.
- Teplouchoff Ph. Ein Beitrag zur Kenntniss der sibirischen Fichte—*Picea obovata* Ldb.—Bull. Soc. Imp. natur. de Moscou, 1868, № 3.
- Tralau H. Beiträge zur Kenntnis der Variabilität der Fichte, III. Farbcharakteristika. Fyton, 1958, t. 11, № 1.

И. П. ПЕТУХОВА

**ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ АСКОРБИНОВОЙ
КИСЛОТЫ И КАЧЕСТВА КАТАЛАЗЫ У СЕЯНЦЕВ РАЗНОГО
ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ**

Условия существования влияют на обмен веществ растения, изменяя конкретное физико-химическое состояние клеток и тканей, в связи с чем усиливаются или ослабляются отдельные ферментативные процессы. Такие изменения имеют большое значение при интродукции растений, что побудило нас провести изучение изменчивости некоторых биохимических показателей при переносе растений из одного географического района в другой. Материалом послужили сеянцы *Corylus heterophylla* Fisch. в возрасте полутора-двух лет, которые были выращены из семян различного географического происхождения. Семена привезены экспедицией с Дальнего Востока, они собраны с отдельных микропуляций в диапазоне 43° с. ш. — 48°40' (от побережья Японского моря, несколько южнее Владивостока, до Хабаровска). Посевы были проведены весной 1964 г. в Ботаническом саду УФАИ СССР. Анализы производились в 1965 г. Было изучено два показателя: содержание аскорбиновой кислоты и качество каталазы.

Многие исследователи предполагают существование определенных закономерностей в количественном изменении содержания аскорбиновой кислоты в растениях в зависимости от географических условий (Букин и Зубкова, 1937; Федорова, 1948 и др.). Изменчивостью содержания аскорбиновой кислоты обусловлена, главным образом, приуроченность активных видов шиповника к более северным районам, а менее активных — к южным (В. Н. Букин и В. В. Зубкова). В. С. Федорова приходит к выводу, что и у древесных растений витаминная активность с продвижением к северу увеличивается, но только до границы массового их распространения. В связи с вертикальной зональностью по мере продвижения вверх содержание витамина С в растениях также увеличивается, но тоже до границы основного ареала распространения наблюдаемых видов.

Вопрос о связях, существующих между процессами накопления аскорбиновой кислоты и активностью окислительно-восстановительных ферментов, рассматривают К. Е. Овчаров (1958), А. Д. Егоров (1954) и др. Роль аскорбиновой кислоты в усилении или торможении окислительно-восстановительных реакций в организме дает основание приписывать ей большое значение в оценке зимостойкости растений. Аскорбиновую кислоту мы определяли химическим методом (по И. К. Мурри), приведенным в целом ряде руководств (Вальтер, Пиневич, Варасова, 1957).

Рассмотрим данные по содержанию аскорбиновой кислоты у интродуцированного вида лещины разнолистной (табл. 1).

Таблица 1

Изменчивость в содержании аскорбиновой кислоты в листьях и коре однолетних побегов двухлетних сеянцев, мг%

Происхождение образца	Июль		Август		Октябрь	
	М, мг%	С, %	М, мг%	С, %	М, мг%	С, %
48° 40'. От Хабаровска на северо-восток	184	15,64	171,4	36,06	40,5	22,9
48° 20'. От Хабаровска на юг (Хехцирский лесхоз)	203,5	24,13	225,6	3,0	33,0	49,25
45°. Приханкайская равнина (берег оз. Ханка)	172,9	35,05	—	—	28,8	—
	190,1	3,54	221,8	11,3	—	—
	269,1	15,75	273,6	—	35,7	—
	139,7	9,22	—	—	—	—
	221,0	—	—	7,21	—	22,6
	152,7	—	—	—	—	—
	199,2	—	—	—	—	—
276,0	—	—	—	28,2	—	
44° 40'. Отроги хребта Западного Санего	233,6	5,3	—	—	—	—
43° 50'. Горнотаежная станция	189,1	14,09	—	—	30,0	—
	213,2	11,2	—	—	—	—
	165,7	—	—	—	—	—
43° 40'. Пер. Тадуши	262,6	10,5	—	—	8,4	—
	167	2,54	78,0	—	28,8	22,02
	141,3	2,58	—	13,5	21,3	10,9
	197,4	—	204,8	37,0	19,5	—
	—	—	—	—	—	—
Бухта Тадуши	254,8	17,82	—	18,1	30,0	15,7
	208,8	17,74	213,8	—	26,0	—
	158,6	—	—	—	27,0	—
	169,4	—	—	—	—	—
43°. Побережье Японского моря (в районе о. Путянин)	225,8	17,32	252,0	13,46	13,5	40,6

Примечание. Цифровые данные представлены средними арифметическими вариационных рядов для отдельных микропопуляций.

Из таблицы видно, что существование общей закономерности, заключающейся как будто бы в постепенном нарастании количества аскорбиновой кислоты в растительных тканях по направлению с юга на север, не удалось обнаружить у интродуцированных растений по результатам анализов, проведенных в летний период. Такое нарастание довольно заметно в октябре, т. е. в период подготовки растения к зимнему покою, и, возможно, результаты анализов, проведенных в это время, могут послужить для предвидения большей или меньшей зимостойкости интродуцированного вида в новых условиях. Результаты летних анализов, видимо, не могут служить показателем, характеризующим зимостойкость растений, если такую оценку проводить по содержанию аскорбиновой кислоты.

Наибольшая изменчивость в осенний период характерна для растений, выращенных из семян, собранных на южных и северных границах ареала. Проследим динамику изменчивости в содержании аскорбиновой кислоты. Изменчивость оценивается по коэффициенту вариации С, % (см. табл. 1).

Теперь обратимся к данным о качестве каталазы. Влияние внешней среды может сильно изменить активность фермента. А. В. Благовещенским (1958) было обнаружено, что качество ферментов зависит от условий обитания растений; например, на высоких горах, в областях с резко выраженными колебаниями температуры качество ферментов выше, чем у равнинных растений. Это видно из того, что термические коэффициенты катализируемых реакций у растений высоких гор невелики, что говорит о высокой приспособляемости организма к резким сменам температуры и служит важным фактором его эволюции.

Для количественного выражения качества ферментов А. В. Благовещенский (1950) предложил показатель качества, выражающий количество активных молекул в грамм-молекуле вещества. Этот показатель $pN_{\text{акт}}$ представляет логарифмы количества активированных молекул в грамм-молекуле вещества. При повышении качества ферментов понижается термический коэффициент катализируемых ими реакций, т. е. расширяется зона температур, переносимых данным растением. Оно становится более устойчивым к колебаниям температуры (Благовещенский, 1958). Явное преобладание высокого качества ферментов у более зимостойких растений отмечалось в целом ряде работ (Благовещенский, Гаврилова, 1954; Благовещенский, 1954 и др.). Высокое качество обнаруживается и у ферментов растений, произрастающих в крайних условиях существования. Т. Н. Богрacheва (1955) приводит данные для интродуцированных видов эвкалиптов. По мере снижения степени устойчивости к холоду у них понижается и качество каталазы листьев.

Можно привести еще целый ряд работ, где приводятся данные о качестве ферментов растений в зависимости от их холодостойкости или зимостойкости. Правда, все подобные сравнения проводятся между растениями различных видов или даже отдельных систематических групп. Показатель качества ферментов интересовал нас при выявлении биохимической изменчивости внутри вида при интродукции, в целях использования этого признака, наряду с другими, для диагностики результатов акклиматизации. Активность каталазы определяли газометрическим способом (Вальтер, Пиневич и Варасова, 1957). Коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} и $pN_{\text{акт}}$ вычисляли по формулам (Благовещенский, 1958).

Рассмотрим результаты проведенного эксперимента (табл. 2).

Данные анализов, проведенных в октябре, характеризуют одинаково высокое качество фермента каталазы для всех особей внутри вида, несмотря на их различное ботанико-географическое происхождение. Для взятого нами интервала температур количественное выражение качества ферментов

Таблица 2
Качество каталазы у двухлетних сеянцев лещины (для интервала температур 20—30°)

Происхождение образца — популяция	Октябрь		Декабрь	
	Q_{10}	$pN_{\text{акт}}$	Q_{10}	$pN_{\text{акт}}$
48° 40'. На северо-восток от Хабаровска	1,05	23,15	—	—
48° 20'. На юг от Хабаровска (Хехцирский лесхоз)	1,10	22,55	1,05	23,15
45°. Приханкайская равнина (берег оз. Ханка)	1,10	22,55	1,08	22,79
	1,09	22,67	—	—
43° 40'. Пер. Тадуши	1,05	23,15	1,04	—
	—	—	1,05	23,15
43°. Побережье Японского моря (в районе о. Путянин)	—	—	1,09	22,67
	—	—	1,14	22,08

Рассмотрим данные по содержанию аскорбиновой кислоты у интродуцированного вида лещины разнолистной (табл. 1).

Таблица 1

Изменчивость в содержании аскорбиновой кислоты в листьях и коре однолетних побегов двухлетних сеянцев, мг%

Происхождение образца	Июль		Август		Октябрь	
	М, мг%	С, %	М, мг%	С, %	М, мг%	С, %
48° 40'. От Хабаровска на северо-восток	184	15,64	171,4	36,06	40,5	22,9
48° 20'. От Хабаровска на юг (Хехцирский лесхоз)	203,5	24,13	225,6	3,0	33,0	49,25
45°. Приханкайская равнина (берег оз. Ханка)	172,9	35,05	—	—	28,8	—
	190,1	3,54	221,8	11,3	—	—
	269,1	15,75	273,6	—	35,7	—
	139,7	9,22	—	—	—	—
	221,0	—	—	7,21	—	22,6
	152,7	—	—	—	—	—
	199,2	—	—	—	—	—
276,0	—	—	—	28,2	—	
44° 40'. Отроги хребта Западного Синего	233,6	5,3	—	—	—	—
43° 50'. Горнотаежная станция	189,1	14,09	—	—	30,0	—
	213,2	11,2	—	—	—	—
	165,7	—	—	—	—	—
43° 40'. Пер. Тадуши	262,6	10,5	—	—	8,4	—
	167	2,54	78,0	—	28,8	22,02
	141,3	2,58	—	13,5	21,3	10,9
	197,4	—	204,8	37,0	19,5	—
	—	—	—	—	—	—
Бухта Тадуши	254,8	17,82	—	18,1	30,0	15,7
	208,8	17,74	213,8	—	26,0	—
	158,6	—	—	—	27,0	—
	169,4	—	—	—	—	—
43°. Побережье Японского моря (в районе о. Путянин)	225,8	17,32	252,0	13,46	13,5	40,6

Примечание. Цифровые данные представлены средними арифметическими вариационных рядов для отдельных микропопуляций.

Из таблицы видно, что существование общей закономерности, заключающейся как будто бы в постепенном нарастании количества аскорбиновой кислоты в растительных тканях по направлению с юга на север, не удалось обнаружить у интродуцированных растений по результатам анализов, проведенных в летний период. Такое нарастание довольно заметно в октябре, т. е. в период подготовки растения к зимнему покою, и, возможно, результаты анализов, проведенных в это время, могут послужить для предвидения большей или меньшей зимостойкости интродуцированного вида в новых условиях. Результаты летних анализов, видимо, не могут служить показателем, характеризующим зимостойкость растений, если такую оценку проводить по содержанию аскорбиновой кислоты.

Наибольшая изменчивость в осенний период характерна для растений, выращенных из семян, собранных на южных и северных границах ареала. Проследим динамику изменчивости в содержании аскорбиновой кислоты. Изменчивость оценивается по коэффициенту вариации С, % (см. табл. 1).

Теперь обратимся к данным о качестве каталазы. Влияние внешней среды может сильно изменить активность фермента. А. В. Благовещенским (1958) было обнаружено, что качество ферментов зависит от условий обитания растений; например, на высоких горах, в областях с резко выраженными колебаниями температуры качество ферментов выше, чем у равнинных растений. Это видно из того, что термические коэффициенты катализируемых реакций у растений высоких гор невелики, что говорит о высокой приспособляемости организма к резким сменам температуры и служит важным фактором его эволюции.

Для количественного выражения качества ферментов А. В. Благовещенский (1950) предложил показатель качества, выражающий количество активных молекул в грамм-молекуле вещества. Этот показатель $pN_{\text{акт}}$ представляет логарифмы количества активированных молекул в грамм-молекуле вещества. При повышении качества ферментов понижается термический коэффициент катализируемых ими реакций, т. е. расширяется зона температур, переносимых данным растением. Оно становится более устойчивым к колебаниям температуры (Благовещенский, 1958). Явное преобладание высокого качества ферментов у более зимостойких растений отмечалось в целом ряде работ (Благовещенский, Гаврилова, 1954; Благовещенский, 1954 и др.). Высокое качество обнаруживается и у ферментов растений, произрастающих в крайних условиях существования. Т. Н. Богречева (1955) приводит данные для интродуцированных видов эвкалиптов. По мере снижения степени устойчивости к холоду у них понижается и качество каталазы листьев.

Можно привести еще целый ряд работ, где приводятся данные о качестве ферментов растений в зависимости от их холодостойкости или зимостойкости. Правда, все подобные сравнения проводятся между растениями различных видов или даже отдельных систематических групп. Показатель качества ферментов интересовал нас при выявлении биохимической изменчивости внутри вида при интродукции, в целях использования этого признака, наряду с другими, для диагностики результатов акклиматизации. Активность каталазы определяли газометрическим способом (Вальтер, Пиневиц и Варасова, 1957). Коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} и $pN_{\text{акт}}$ вычисляли по формулам (Благовещенский, 1958).

Рассмотрим результаты проведенного эксперимента (табл. 2).

Данные анализов, проведенных в октябре, характеризуют одинаково высокое качество фермента каталазы для всех особей внутри вида, несмотря на их различное ботанико-географическое происхождение. Для взятого нами интервала температур количественное выражение качества ферментов

Таблица 2
Качество каталазы у двухлетних сеянцев лещины (для интервала температур 20—30°)

Происхождение образца — популяция	Октябрь		Декабрь	
	Q_{10}	$pN_{\text{акт}}$	Q_{10}	$pN_{\text{акт}}$
48° 40'. На северо-восток от Хабаровска	1,05	23,15	—	—
48° 20'. На юг от Хабаровска (Хехцирский лесхоз)	1,10	22,55	1,05	23,15
45°. Приханкайская равнина (берег оз. Ханка)	1,10	22,55	1,08	22,79
	1,09	22,67	—	—
	1,05	23,15	1,04	—
43° 40'. Пер. Тадуши	—	—	1,05	23,15
	—	—	1,09	22,67
43°. Побережье Японского моря (в районе о. Путянин)	—	—	1,14	22,08

Таблица 3
 Качество каталазы саженцев лещины разнолистной

Происхождение образца — популяция	Декабрь	
	Q ₁₄	pN _{акт}
49° 40'. На северо-восток от Хабаровска (с. Матвеевка)	1,07	22,91
48° 20'. На юг от Хабаровска (Хехцирский лесхоз)	1,03	—
44° 40'. Отроги хребта Западного Синева	1,05	23,15
43° 40'. Окрестности с. Кипарисово	1,06	23,03
Окрестности пос. Лидовка, берег моря	1,06	23,03
43°. Песчаный мыс (Амурский залив)	1,04	—

находится в пределах от 23, 15 до 9,57 (Благовещенский, 1958) и, следовательно, полученные нами значения pN_{акт} достаточно высоки.

Однако в анализах, сделанных в октябре, у нас отсутствуют данные для наиболее южных образцов. Опыт, проведенный в декабре, также свидетельствует о высоком качестве ферментов всех сеянцев лещины в месте интродукции независимо от того, где был собран семенной материал, — в северной части ареала или в центре его. Наиболее низкий термический коэффициент имеют особи, выращенные из семян, собранных

в средние ареала произрастания. Наиболее низкое значение pN_{акт} отмечено для особей самого южного происхождения. В табл. 3 приведены данные качества каталазы для лещины, растения которой были привезены из экспедиции в 1963 г. и высажены весной 1964 г. Анализы проведены в 1965 г. Результаты анализов позволяют утверждать, что наименьшее значение термического коэффициента имеют растения, произрастающие до выкопки и перевозки их на новое место, в самой северной и самой южной частях ареала. Это свидетельствует, видимо, вообще о широкой приспособляемости вида в новых для него условиях культивирования, а также подтверждает положение, что растения, взятые с периферии ареала, представляют больший интерес для интродукции, чем взятые из его центра.

В табл. 4 приведены данные качества каталазы для ореха маньчжурского, выращенного из семян, собранных на Дальнем Востоке (1963). Семена высеяны весной 1964 г. Анализы проведены в 1965 г. Образцы взяты из средней части ареала. Закономерности повышения качества фермента с продвижением на север или с подъемом в горы здесь обнаружить не удалось.

В заключение можно сказать, что все интродуцированные в Свердловск с Дальнего Востока растения имеют в двухлетнем возрасте достаточно высокое качество фермента каталазы, что говорит о большой их зимостойкости в новых условиях существования.

Таблица 4
 Качество каталазы у двухлетних сеянцев ореха маньчжурского

Происхождение образца — популяция	Октябрь		Декабрь	
	Q ₁₄	pN _{акт}	Q ₁₄	pN _{акт}
44° 40'. Отроги хребта Западного Синева	1,10	22,55	—	—
43° 30'. Южные отроги Дадянь-Шаня	1,08	22,79	1,2	21,42
	1,10	22,55	1,04	—
43° 40'. Пейшула	1,11	22,334	—	—
	1,11	22,334	—	—
43°. Пер. Америка	1,12	22,318	1,12	22,318
43° 10'. Окрестности Владивостока (долина р. Малая Седанка)	1,10	22,55	1,06	23,03
	1,21	21,314	1,01	—

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский А. В. Количественное выражение качества ферментов.— Докл. АН СССР, 1950, т. 70.
 Благовещенский А. В. Биохимия обмена азотсодержащих веществ у растений. М., Изд-во АН СССР, 1958.
 Благовещенский А. В. и Гаврилова Л. В. Зимостойкость озимых пшениц и качество ферментов.— Докл. АН СССР, 1954, т. 95.
 Бограчева Т. Н. Сравнительно-физиологическая характеристика водного режима эвкалиптов. (Автореф. канд. дисс.). М., (Ин-т физиологии растений), 1955.
 Букин В. Н. и Зубкова В. В. Проблемы витаминов. Сб. 2. М., Изд-во АН СССР, 1937.
 Вальтер О. А., Пиневич Л. М. и Варасова Н. Н. Практикум по физиологии растений с основами биохимии, 3-е изд. М.—Л., Сельхозгиз, 1957.
 Егоров А. Д. Витамин С и каротин в растительности Якутии. М., Изд-во АН СССР, 1954.
 Овчаров К. Е. Роль витаминов в жизни растений. М., Изд-во АН СССР, 1958.
 Федорова В. С. Изучение витаминных растений Сибири и их использование. Новосибирск. Изд-во Зап.-Сиб. филиала АН СССР, 1948.

С. А. МАМАЕВ и В. М. ЯЦЕНКО

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ БОЯРЫШНИКА СИБИРСКОГО, ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ

Исследование внутривидовой структуры растений необходимо проводить путем детального анализа комплекса признаков у совокупности индивидуумов для получения исчерпывающей характеристики той или иной популяции. Накопление материалов по отдельным популяциям дает возможность перейти к оценке закономерностей изменчивости, существующих для данного вида, к раскрытию его внутривидовой структуры, более правильному пониманию и характеристике самого вида.

Данные об изменчивости признаков в пределах популяции имеются в настоящее время лишь для некоторых видов древесных растений. Они пока еще довольно разрознены, а по многим видам их нет вообще. Полностью отсутствуют такие материалы для боярышника сибирского или кроваво-красного (*Crataegus sanguinea* Pall.), произрастающего на Урале. В то же время детальное биометрическое изучение видов из рода *Crataegus* особенно важно, если иметь в виду огромную сложность разделения видов этой группы (Русанов, 1965). Боярышник сибирский распространен на Южном Урале, в западной (Башкирская АССР, Оренбургская область) и восточной (Челябинская и Курганская области, частично Оренбургская) частях. Встречается он и на Среднем Урале — в пределах Пермской и Свердловской областей.

Боярышник сибирский в более северных районах своего ареала, обычно произрастая единичными экземплярами под пологом березняков и сосновых боров, образует иногда заросли в речных поймах, а на юге, в лесостепи, поселяется еще и довольно большими куртинами, и тогда численность вида достигает максимальной величины.

Мы проводили изучение боярышника сибирского в зоне его наибольшего распространения — в лесостепной части Челябинской области. Здесь он растет чаще всего вместе с березой в колочных лесах, занимая и опушки, а также проникая и в глубину лесного массива.

Восточные районы Челябинской области располагаются в зоне лесостепи (Крашенинников, 1951), в южном округе Притобольской провинции (Колесников, 1961), с довольно суровым континентальным климатом. Здесь холодная малоснежная продолжительная зима, со средней температурой января $-15,9^{\circ}$. Лето жаркое, сухое, средняя температура июля $+22^{\circ}$. Сумма температур выше $+10^{\circ}$ достигает 2000° , средняя температура года $1,4^{\circ}$. В целом за год выпадает всего 350—400 мм осадков, а за период с тем-

пературой выше 10° —240 мм. При высоких летних температурах и ветреной погоде в этих районах создается напряженный режим увлажнения. Гидротермический коэффициент достигает лишь 0,8—1,2 (Агроклиматический справочник., 1960).

Почвы района — выщелоченные черноземы тяжелого механического состава, а в лесах — серые лесные и оподзоленные. Довольно широко распространены также и солонцеватые почвы. Древесная растительность представлена березой бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh.) и пушистой (*B. pubescens* Ehrh.), сосной обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) осинкой (*Populus tremula* L.), боярышником сибирским, вишней степной (*Cerasus fruticosa* (Pall.) G. Woron.), таволгой аверобоелистной (*Spiraea hypericifolia* L.) и городчатой (*S. crenata* L.), шиповником коричным (*Rosa cinnamomea* L.), ивой серой (*Salix cinerea* L.) и сибирской (*S. sibirica* Pall.), калиной обыкновенной (*Viburnum opulus* L.), дроком красильным (*Genista tinctoria* L.), раkitником Цингера (*Cytisus Zingeri* (Nepuk) V. Krecz.) и др.

Изученный участок боярышника сибирского расположен в Еткульском районе Челябинской области в 40 км к юго-востоку от Челябинска, на $54^{\circ}50'$ с. ш. и $61^{\circ}20'$ в. д. Он представляет собой березовый массив с подлеском из боярышника, который более густо разрастается на освещенных местах и опушках. Возраст березы 60—70, боярышника около 30 лет (у отдельных экземпляров до 50—60), высота его 3—5 м.

В октябре 1964 г. с 56 экземпляров боярышника были собраны плоды (по 300—400 шт. с дерева), а в июне 1965 г. с 53 деревьев — однолетние побеги (по 2 шт. с каждого дерева).

Для каждого экземпляра были сделаны следующие замеры:

- средняя длина однолетнего прироста;
- количество междоузлий на побеге и средняя длина каждого междоузлия;
- средняя длина и ширина и их отношение для 4 и 5-го листьев (нумерация от верхушки побега);
- количество колючек на однолетнем побеге и средняя длина их;
- длина черешка листа;
- количество прилистников на однолетнем побеге (отдельно широких и узких);
- с каждого дерева взвешено по 100 плодов для получения среднего веса;
- из них получены семена и подсчитано среднее количество их в одном плоде;
- подсчитан средний вес семени для каждого дерева. Все данные обработаны обычными методами вариационной статистики (Меркурьева, 1963). Вариационные ряды во всех случаях составлялись из средних данных, полученных для каждого экземпляра боярышника. Число вариантов n достигает для вегетативных органов 56, а для генеративных 53.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРИРОСТА ПОБЕГОВ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ РАЗМЕРОВ МЕЖДОУЗЛИЙ

В зимующей почке боярышника заложены все органы побега, который должен развиваться в летний период. Во время роста происходит лишь как бы растяжение сформированных ранее элементов, увеличение размеров междоузлий, листьев, колючек и образование новых зимующих почек. Побег 1965 года, закончивший весенне-летний рост, состоит из 8—16 (чаще всего 10—12) междоузлий разного размера:

Количество междоузлий	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Число образцов растений, %	2	9	20	27	22	8	8	2	2

Таблица 1

Средние размеры междоузлий на побегах, мм

Показатель	№ междоузлия, начиная от основания побега															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
М _{ср}	2,0	3,1	4,0	6,6	12,5	18,2	21,6	23,6	24,1	21,4	20,6	14,7	15,5	7,7	9,5	4,0
т	0,10	0,12	0,16	0,34	0,50	0,59	0,6	0,66	0,86	1,11	1,33	1,81	3,05	2,70	—	—
σ	0,8	0,87	1,20	2,6	3,8	4,4	4,5	4,9	6,4	7,9	8,3	8,9	10,6	7,1	—	—
а	56	56	56	56	56	56	56	56	55	50	39	24	12	7	2	1
р	5,0	3,9	4,0	4,9	4,2	3,3	2,7	2,7	3,6	5,2	6,3	12,1	19,0	33,7	—	—

На побеге, соответственно, 8—16 листьев, а также 1—5 колючек. При этом ближайшие к основанию междоузлия очень невелики (1—15 мм), первые 2—3 листа имеют небольшой размер (2—4 см) и слабо выраженные лопасти. Колючек на этой части побега нет. Следующие междоузлия имеют гораздо большие размеры (10—30 мм), листья здесь крупные (5—8 см), сильно лопастные, появляются колючки. На последних 3—5 узлах колючки снова пропадают, а размеры завершающих междоузлий также уменьшаются. Особенно резко падает длина самого последнего междоузлия (табл. 1). Некоторое влияние, вероятно, здесь оказал сбор образцов ветвей в период, когда мог продолжаться их рост. Однако наличие у большинства образцов полностью одревесневших побегов и сформированных почек на их концах как бы говорят против этого предположения.

Обратимся к анализу данных, характеризующих размеры междоузлий. Наибольшей длиной отличаются междоузлия с 7-го по 11-й номер. В обе стороны от этих междоузлий наблюдается снижение абсолютных размеров. К сожалению, величины 12—14 и тем более 15—16-го междоузлий мало достоверны ввиду недостаточного числа наблюдений. Однако общая закономерность, выражающаяся в том, что длина междоузлий изменяется по типу одновершинной кривой (Серебряков, 1952), более или менее отчетливо выражена в приведенных цифрах (см. табл. 1). При детальном рассмотрении кривых по отдельным деревьям заметен резкий сдвиг максимума размеров междоузлий вправо. На нисходящей ветви кривой междоузлий мало (табл. 2). Тип распределения междоузлий близок в этом случае к распределению их у липы *Tilia cordata* Mill. (Серебряков, 1952), у которой нисходящая часть кривой отсутствует.

Рассмотрим данные, характеризующие степень изменчивости размера междоузлий в зависимости от индивидуальных особенностей отдельных растений. При этом мы основываемся на величине коэффициента вариации:

№ междоузлия	1	2	3	4	5	6	7
С, %	38,0	29,0	30,0	36,6	31,7	24,6	20,4
№ междоузлия	8	9	10	11	12	13	14
С, %	20,6	26,5	37,6	39,9	59,1	66,0	89,2

Размеры первых пяти междоузлий колеблются гораздо сильнее, чем последующих. При незначительной их абсолютной величине

Размеры междоузлий на отдельных деревьях

Таблица 2

№ модели	№ междоузлий													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	2	2	4	5	8	14	17	22	21	29	29	10	—	—
2	3	4	4	9	15	21	30	28	31	28	15	—	—	—
6	1	4	3	12	13	20	29	21	28	29	26	32	26	6
9	2	3	2	10	10	19	23	27	31	27	33	28	28	6
19	2	3	4	5	6	15	17	20	22	20	20	11	1	—

наблюдаются тем не менее большие различия в размере междоузлий у отдельных индивидуумов. Коэффициент вариации достигает 30—38%. Эта часть общего прироста падает как раз на укороченные междоузлия восходящей ветви кривой распределения. С 6-го междоузлия, по размерам уже гораздо более

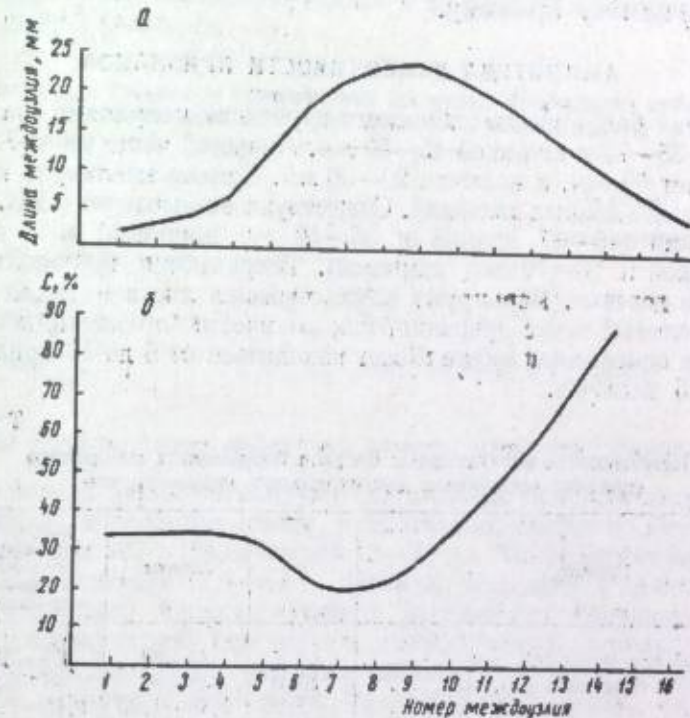


Рис. 1. Кривые распределения длины междоузлий а и величины коэффициента вариации б.

длиного и характеризующегося образованием нормально развитых листьев и колючек, дифференциация данного признака резко ослабляется. Величина междоузлий у различных деревьев мало отличается друг от друга, и коэффициенты вариации размеров 6—9-го снижаются до 20—26%. Начиная с 10-го, варьирование признака резко возрастает и значение коэффициента вариации скачкообразно поднимается. Легко заметить, что существует определенная обратно пропорциональная взаимосвязь между размерами междоузлий и значением коэффициента вариации — для больших междоузлий величина коэффициента вариации меньше и наоборот. При сопоставлении кривых распределения величины междоузлий и коэффициентов вариации (рис. 1) наблюдается зеркальное расположение обеих кривых.

Максимум для междоузлий соответствует минимуму для коэффициентов вариации. Восходящая ветвь признака соответствует нисходящей ветви кривой, отображающей значение коэффициента вариации. То же самое можно сказать и о нисходящей ветви. Однако имеются и существенные различия в форме кривых. Кривая длин междоузлий идет в своей восходящей части гораздо круче, чем нисходящая ветвь кривой коэффициентов, особенно вначале. В то же время во второй, правой, половине кривых положение изменяется. Значение коэффициентов вариации увеличивается гораздо сильнее, чем происходит падение длины междоузлий.

Такую взаимосвязь, наблюдающуюся в отношении формы кривых распределения, нельзя объяснить, конечно, просто корреляцией между величиной междоузлий и коэффициентами вариации. На нисходящей ветви кривой междоузлий размеры последних гораздо выше, чем на восходящей ветви. Тем не менее величина коэффициентов вариации гораздо выше в первом случае, чем во втором. По-видимому, главную роль играют другие причины, определяющие закономерность индивидуальной изменчивости растений по изучаемому признаку.

АМПЛИТУДА ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ

У растений боярышника сибирского изученной популяции листья¹ длиной обычно 55—70 и шириной 45—60 мм. Лопастей чаще всего 7—9, черешок достигает 10—14, а колючка 20—30 мм. Однако амплитуда колебания признаков выше данных значений. Существуют экземпляры (табл. 3) с мелкими листьями (45—47 длиной и 35—40 мм шириной) и с крупными (80—85 длиной и 60—70 мм шириной). Встречаются широколистные и узколистные деревья. Варьируют длина черешка листа и длина колючек. Сильно изменчивы такие признаки, как количество прилистников и колючек. Так, на однолетнем побеге может находиться от 5 до 10 прилистников и от 1 до 5 колючек.

Таблица 3

Изменчивость вегетативных органов боярышника сибирского (средние показатели для отдельных индивидуумов)

Признак	M	Лимиты	Наиболее часто встречающиеся значения признака	C, %
Длина листовой пластинки (L), мм	63,7	47—82	55—70	13,0
Ширина листовой пластинки (B), мм	51,0	38—70	45—60	12,3
Отношение L/B	1,25	1,10—1,46	1,15—1,30	8,3
Количество лопастей, шт.	8,2	5—10	7—9	11,2
Количество жилок, шт.	13,4	10—19	12—16	14,2
Длина черешка, мм	11,6	8—15	10—14	13,2
Количество прилистников, шт.:				
широких	2,2	0—7	2—4	
узких	5,1	3—10	4—6	19,0
Количество колючек на однолетнем побеге, шт.	3,0	1—5	2—4	39,3
Длина колючки, мм	24,2	18—30	20—28	12,9
Длина побега, мм	160,0	83—250	120—190	14,7

Степень изменчивости признака лучше всего оценить по величине коэффициента вариации. В большинстве случаев уровень изменчивости изучен-

¹ Измерялись нормально развитые листья, взятые посередине побега (8—10-го междоузлия).

ных признаков боярышника можно оценить как низкий (8—15%). При этом коэффициенты вариации в основном близки между собой, достигая обычно значения 11,2—14,2%. Для индекса L/B коэффициент еще ниже (8,3%), что свидетельствует о стабильности этого показателя.

Исключение составляют признаки, характеризующие количество органов — число прилистников и, особенно, число колючек на побеге. В первом случае коэффициент вариации достигает среднего уровня (19%), а во втором высокого (39,3%). Поэтому для диагноза вида последний признак — количество колючек на побеге — менее пригоден.

К сожалению, наши данные в известной степени условны, поскольку сбор образцов производился в период, когда мог еще частично продолжаться рост листьев и тем более побегов. Однако существенных колебаний в уровнях изменчивости вряд ли следует ожидать, поскольку изменчивость невелика. Особенно это относится к форме листа (C=8,3%). Рост листьев также незначителен. Об этом свидетельствует отсутствие различий в длине листа на разных частях побега (кроме первых двух-трех листьев, о чем было сказано выше). Теперь обратимся к данным об изменчивости генеративных органов (табл. 4).

Таблица 4

Изменчивость некоторых генеративных признаков боярышника сибирского (средние показатели для отдельных индивидуумов)

Признак	M	Лимиты	Наиболее часто встречающиеся значения признака	C, %
Вес плода, мг	129,0	100,7—179,6	110—140	11,5
Количество семян в плоде, шт.	3,2	3,0—3,5 (2—5)	3—4	3,6—17,5*
Вес семени, мг	19,0	15,0—22,9	18—20	8,6

* Вторая цифра показывает коэффициент вариации, вычисленный для всей массы плодов.

Генеративные органы варьируют еще меньше, чем вегетативные. Средний вес плода, а особенно семени, относительно стабилен. Первый колеблется в пределах 101—174, а второй 15—23 мг. Коэффициент вариации соответственно достигает 11,5—8,6%. Правда, речь идет в данном случае о средних величинах, характеризующих особенности индивидуальной изменчивости в популяции. При расчете коэффициентов вариации для всех плодов в пределах одного растения наблюдается довольно значительное увеличение амплитуды колебаний. Разнообразие условий, неодинаковых для отдельных побегов, что отражается на питании формирующегося плода, влечет более заметную дифференциацию веса плодов в кроне — от 80 до 250 мг, а коэффициент вариации увеличивается до 16—18 против 11,5%. Таким образом, дифференциация условий среды в зависимости от места формирования плода сильнее влияет на размер плодов, чем причины наследственного порядка.

Интересно, что изменчивость среднего количества семян в плоде очень низкая: от 3 до 3,5 шт. при коэффициенте C=3,6%. Эти усредненные показатели маскируют действительную картину динамики данного признака. На самом деле количество семян в одном плоде изменяется на одном и том же дереве от двух до пяти. При этом плодов с двумя семенами немного (7,3%), с пятью почти нет (0,9%), преобладают трехсемянные (68,6%) и четырехсемянные (23,2%) плодики. Коэффициент вариации числа семян для отдельных деревьев в пределах их кроны достигает

более высокой величины 17—20%. При расчете коэффициента для всей массы плодов (5300 шт.) его значение равно 17,5%.

Сравним наши данные с диагнозом, который приводят П. Н. Крылов (1933) и О. М. Полетико (1954) в своем описании боярышника сибирского (табл. 5). Особых отличий от типа по изученным признакам Еткульская популяция не имеет. Исключение представляет по сравнению с описанием О. М. Полетико повышенное количество лопастей листа (7—9). На всех без исключения однолетних побегах мы всегда также находили колючки, в то время как, по данным О. М. Полетико, колючек может и не быть.

Таблица 5.

Сравнительная характеристика некоторых признаков боярышника сибирского изученной популяции с типичной формой

Длина, см	Листья на удлинненных побегах				Колючки			Количество семян в плоде	Вес одного семени, мг	Примечание
	Количество лопастей	Осволение листа	Опушенность	Длина черешка, см	Количество	Длина, см	Количество			
3—7	7—9	Широко-клино-видное	Слегка волосистые	0,5—2	—	2—3,5	3—4	—	Описание по П. Н. Крылову Описание по О. М. Полетико	
До 10	3—7	Клино-видное	Слабоволосистые с обеих сторон, реже снизу	0,5—2	Мало или нет	1,5—4	2—5	17—26		
5,5—7,0 (4,7—8,2)	7—9 (5—10)	Округло- или клино-видное-суженные	Слабоволосистые, снизу	1—1,4 (0,8—1,5)	2—4 (1—5)	2—2,8 (1,8—3)	3—4 (2—5)	19,0 (15—23)	Популяция из Еткульского района	

У боярышника сибирского из Еткульского района встречаются вариации, отличающиеся размерами листьев и числом колючек. Среди обследованных экземпляров нами найдены два мелколистной формы (средняя длина листьев 47—48 мм) и три крупнолистной (длина листьев 80—82 мм). У крупнолистных экземпляров побеги длиннее, число боковых жилок и лопастей больше, междуузлий и прилистников также больше по количеству, листья более вытянутые (табл. 6). Колючки у них также более крупные, но по числу их меньше, чем у мелколистных деревьев, у которых крупные прилистники отсутствовали.

Таблица 6

Характеристика побегов и листьев крупно- и мелколистных экземпляров боярышника сибирского

Вариация	л	L побега, мм	Количество междуузлий	Колючки		Листья			Количество прилистников		
				Количество	Длина, мм	Длина, мм	Количество лопастей	Количество жилок	L/B	крупных	мелких
Крупнолистная	3	175—224	11—14	2—3	26—29	80—82	9—10	12—17	1,29—1,37	4—5	3—5
Мелколистная	2	85—158	9—11	3—4	18—21	47—48	7—8	12	1,12—1,20	0	5—7

Этот предварительный анализ заставляет предполагать взаимосвязь между общими размерами побега и степенью развития листьев. Возможно, в данном случае неодинаковая величина листьев объясняется просто неодинаковой силой роста побегов на различных экземплярах боярышника. При расчете коррелятивной связи между размерами листьев и длиной побега, проведенного для всей изученной партии образцов, коэффициент корреляции, однако, оказался очень небольшим ($r=+0,306$). Из 56 деревьев 6 флогонии побегов и листьев (табл. 7) этих вариаций показывает зависимость образования колючек от общей длины побега.

Таблица 7

Характеристика побегов и листьев экземпляров боярышника сибирского, различающихся по числу колючек

Вариация	л	L побега, мм	Количество междуузлий	Длина колючек, мм	Листья			Количество прилистников		
					Длина, мм	Количество лопастей	Количество жилок	L/B	крупных	мелких
С 5 колючками	6	153—250	11—14	21—28	50—74	7—9	10—15	1,20—1,43	6—7	3—10
С 1 колючкой	6	83—185	10—13	19—22	52—77	7—9	11—16	1,10—1,38	6—7	0—8

Все «колючие» экземпляры имели большой прирост. Другие же признаки у обеих вариаций различаются несущественно, хотя и можно было ожидать их изменения, коррелированного с изменением величины побега. Количество междуузлий, длина листьев, количество лопастей на них, густота жилкования примерно одинакова. Укорочение побега сказывается в этом случае только на развитии колючек, но не на других количественных вегетативных признаках. Кстати, «колючие» деревья обладают более длинными колючками. Для более полного суждения о данных вариациях необходим дополнительный материал.

ВЫВОДЫ

1. Изучение боярышника, произрастающего в Еткульском районе Челябинской области, показало относительно слабую изменчивость многих его количественных признаков (размеров побегов, листьев, колючек, веса плодов и семян). Несмотря на некоторую разновозрастность изученной популяции, все экземпляры, слагающие ее, довольно мономорфны по изученным признакам. Изменчивость характеризуется обычно низким уровнем (значение коэффициента вариации меньше 15%), который повышается лишь для показателей, характеризующих количество органов (прилистников и особенно колючек) на однолетнем побеге.

2. Каких-либо ярко выраженных отклонений по изученным признакам от типичной формы нами не найдено. Еткульский боярышник в основном не отличается от существующих описаний (Деревья и кустарники СССР) и особенно от того, которое дает П. Н. Крылов во «Флоре Западной Сибири» (1933). Однако мы привели сравнительно небольшое число признаков, в частности, нет данных о характеристике цветков.

3. Предварительное изучение индивидуальной изменчивости боярышника позволило выделить группы экземпляров с крупными и мелкими

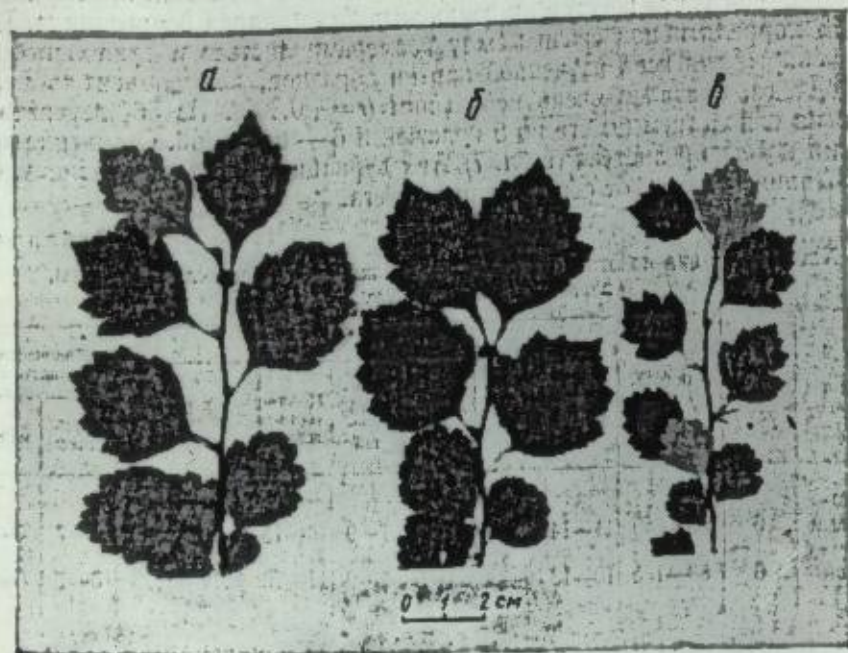


Рис. 2. Размеры и форма листа боряшника сибирского:
 а — побег крупнолистного экземпляра с отношением $L/B=1,3$; б — побег крупнолистного экземпляра с отношением $L/B=1,1$; в — побег мелколистного экземпляра.

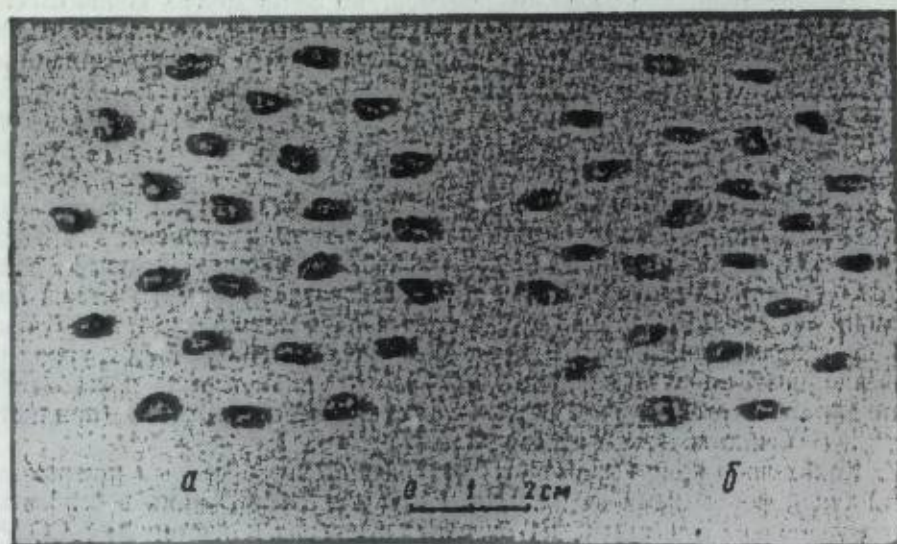


Рис. 3. Размеры семян боряшника сибирского:
 а — крупносемянный; б — мелкосемянный экземпляр.

листьями, с большим и малым числом колючек. Для характеристики этих групп необходимы дополнительные исследования.

4. При анализе кривых распределения длины междоузлий на побеге замечены существенные различия в степени изменчивости различных частей годичного прироста. Междоузлия, ближайšie к основанию, и наоборот, наиболее удаленные, отличаются гораздо большей вариабильностью, междоузлий и коэффициентов их вариации представляют почти зеркальное отображение друг друга.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматический справочник по Челябинской области. Л., Гидрометиздат, 1960.
 Деревья и кустарники СССР, 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1965.
 Колесников Б. П. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием.— Тр. Ильменского гос. заповедника, 1961, вып. 8.
 Крашенинников И. М. Физико-географические районы Южного Урала.— Географические работы. М., Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1951.
 Крылов П. Н. Флора Западной Сибири, вып. 7. Томск, Изд-во Томского бот. отд. Всеросс. о-ва естеств., 1933.
 Меркурьева Е. К. Основы биометрии. М., Изд-во МГУ, 1963.
 Полетико О. М. Боряшник *Crataegus* L.— Деревья и кустарники СССР, 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.
 Русанов Ф. Н. Деядрология Узбекистана. Ташкент, Изд-во «Наука», 1965.

Н. А. КОНОВАЛОВ, Е. А. ПУГАЧ

НЕКОТОРЫЕ ДЕКОРАТИВНЫЕ ФОРМЫ ЛИСТВЕННИЦЫ СУКАЧЕВА
(*LARIX SUKACZEWII* ДЛ.)

Лиственница Сукачева в формовом отношении подробно изучалась на Среднем Урале для лесохозяйственных целей Е. А. Пугачем (1964). Н. В. Дылис (1947), выделивший эту лиственницу в особый вид, описал лишь две формы по строению шишек. Э. Д. Вольф (1925) приводит опыты Р. Шредера по выращиванию растений из семян, собранных на севере европейской части СССР, где распространена лиственница Сукачева, с деревьев, имеющих крупные шишки и описанных им под названием *Larix sibirica* Led. f. *viridis* Sr. Из посеянных семян Р. Шредер получил формы: 1) *fastigiata*, отличающуюся более узкопирамидальным ростом; 2) *pendula* с повислыми ветвями; 3) *robusta*, очень сильнорослое видоизменение с побегами около метра длиной. Несомненно, что эти формы, описанные Р. Шредером, имеют декоративное значение.

А. И. Колесников (1960) не приводит для этого вида декоративных форм, но указывает для близкой в видовом отношении лиственницы сибирской (из которой была выделена лиственница Сукачева) несколько декоративных форм: 1) *f. compacta* Uchan., со сплошной густоветвистой кроной; 2) *f. decununata* E. Walf с более или менее цилиндрической кроной и притупленной («теряющей») вершиной; 3) *f. fastigiata* Sr. с узкопирамидальной кроной; 4) *f. pendula* Sr. — с поникшими ветвями. Таким образом, достоверно известны для лиственницы Сукачева декоративные формы, описанные Р. Шредером: пирамидальная и «плакучая».

Для лиственницы сибирской, а также и для европейской (Колесников, 1960) эти обе формы тоже приводятся. Это и понятно, если исходить из закона гомологических рядов Н. И. Вавилова (1965), правильность формулировки которого доказана на примере сельскохозяйственных растений.

Лиственница Сукачева по праву считается одной из декоративных древесных пород для озеленения городов и рабочих поселков Урала. Она издавна привлекала градостроителей своей высокой декоративностью. В очень многих городах Урала можно встретить эту породу, отдельные деревья которой имеют возраст выше ста лет (Ионин, 1958). Вводится же лиственница в посадки без учета ее декоративных форм. Материал, как правило, берется из окрестных лесов. Поэтому авторы исследовали ее изменчивость как в природных условиях, так и в посадках г. Свердловска. Мы изучали форму и строение кроны, являющихся основными признаками декоративности. Обычной формой кроны у лиственницы принято считать яйцевидно-пирамидальную в молодом возрасте и более овальную — к старости.

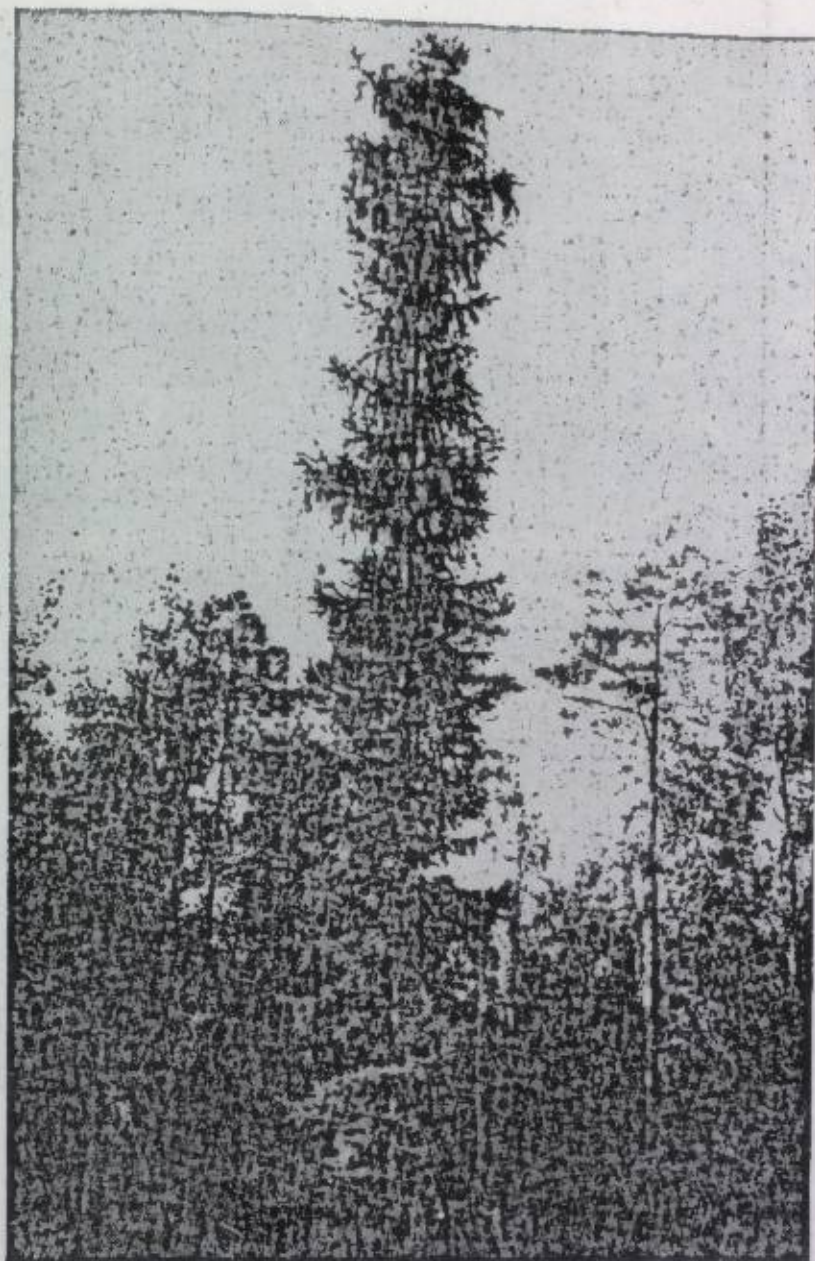


Рис. 1. Экземпляр лиственницы Сукачева с колонновидно-пирамидальной кроной.

В 18-м квартале Невьянского лесхоза Свердловской области найдена форма лиственницы, растущая в свободной обстановке, с колонновидно-пирамидальной кроной (рис. 1). Короткие (до 2—2,5 м) скелетные сучья, начиная с 1,5 м от поверхности почвы, равномерно расположены по окружности ствола. Охвоенное густое, плотное. Эта форма, по-видимому, соответствует пирамидальной форме по Р. Шредеру, который не описал подробного морфологического строения.

При обследовании деревьев лиственницы в естественных условиях неоднократно отмечались экземпляры с повислым, плакучим расположением

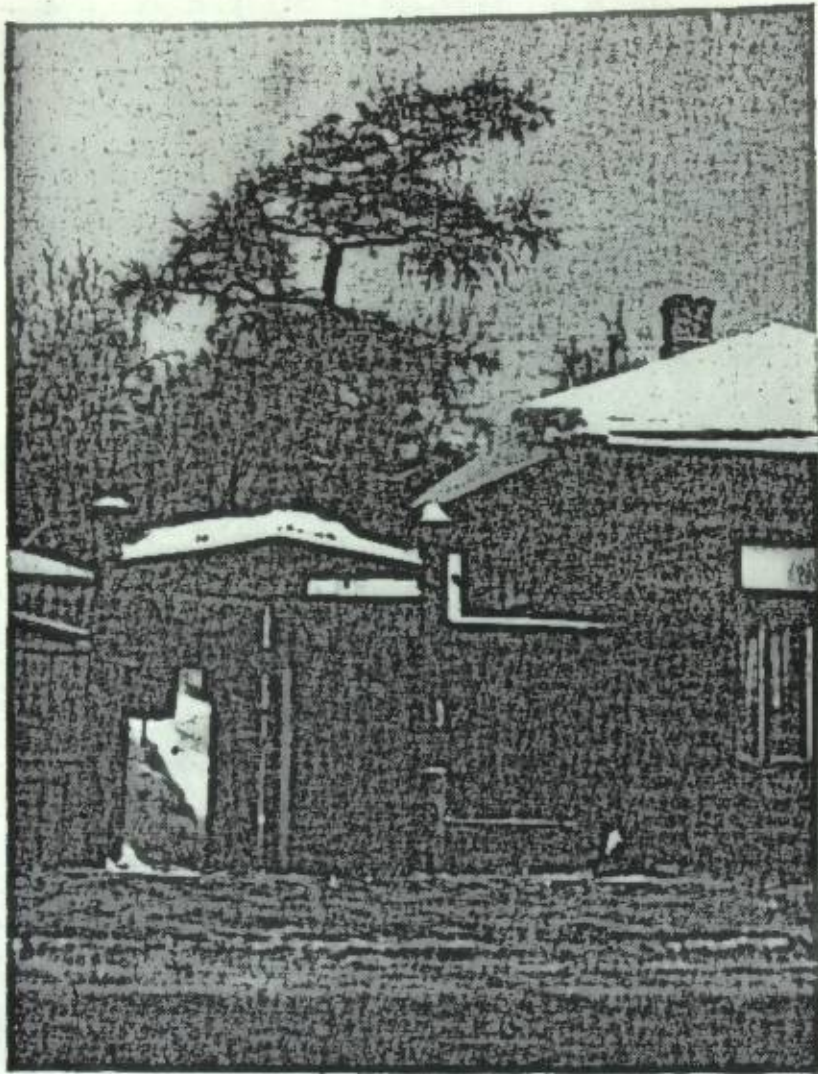


Рис. 2. Изогнутая крона у лиственницы Сукачева,

ветвей первого и второго порядка. Рядом растущие деревья сохраняли обычный характер ветвления. Подобная изменчивость отмечена нами и в имеющихся культурах лиственницы по Сибирскому тракту, в окрестностях г. Свердловска. Сходную форму выделил и Р. Шредер. Наконец, в городских посадках и в лесу найдены формы у деревьев различного возраста, с 10—15 и до 130—150 лет, которые имеют загнутые «плакучие» верхушки кроны (рис. 2) и горизонтальное, даже иногда чуть наклоненное книзу, расположение боковых ветвей, как у кедра гималайского, широко культивируемого на Черноморском побережье. Такой формы в литературе для лиственницы Сукачева не описано.

Размножать различные по строению кроны формы лиственницы можно путем прививок на подвой обычных форм лиственницы. Опыты, проведенные в учебно-опытном лесхозе Уральского лесотехнического института, дали вполне положительные результаты. Не менее эффективен путь внедрения декоративных форм путем пересадки деревьев из леса и выращивания в питомнике из семян этих форм. В последнем случае преимущество

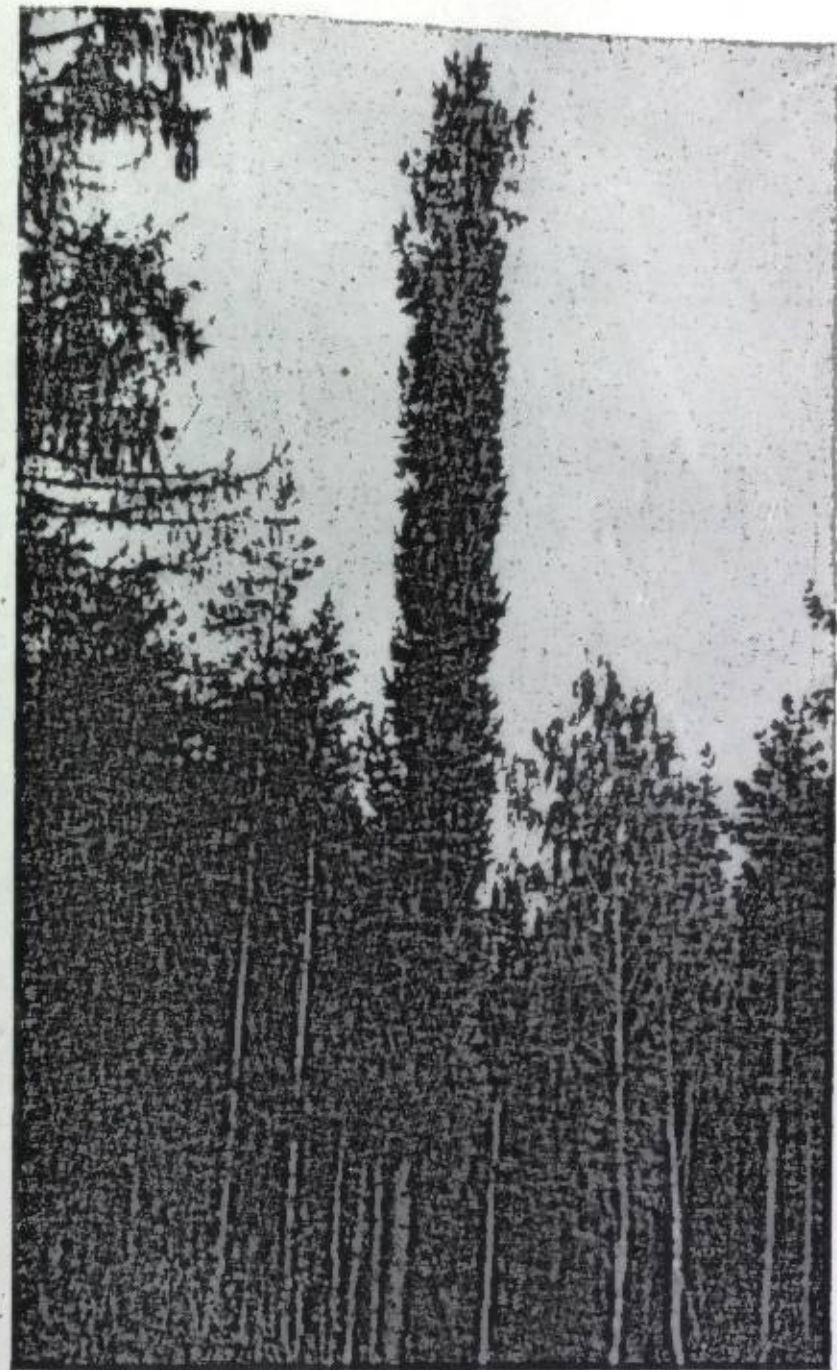


Рис. 3. Экземпляр лиственницы Сукачева с колонновидной кроной, сформировавшейся в результате удаления всех скелетных сучьев.

следует отдавать сеянцам, обнаружившим отчетливую склонность к проявлению декоративных свойств (плакучесть, колонновидность и др.). Упомянутые опыты Р. Шредера говорят о возможности получения сеянцев с описанными декоративными признаками. Пересадка из леса с предварительным отбором деревьев с соответствующими декоративными признаками не представит больших трудностей, поскольку эти формы встречаются

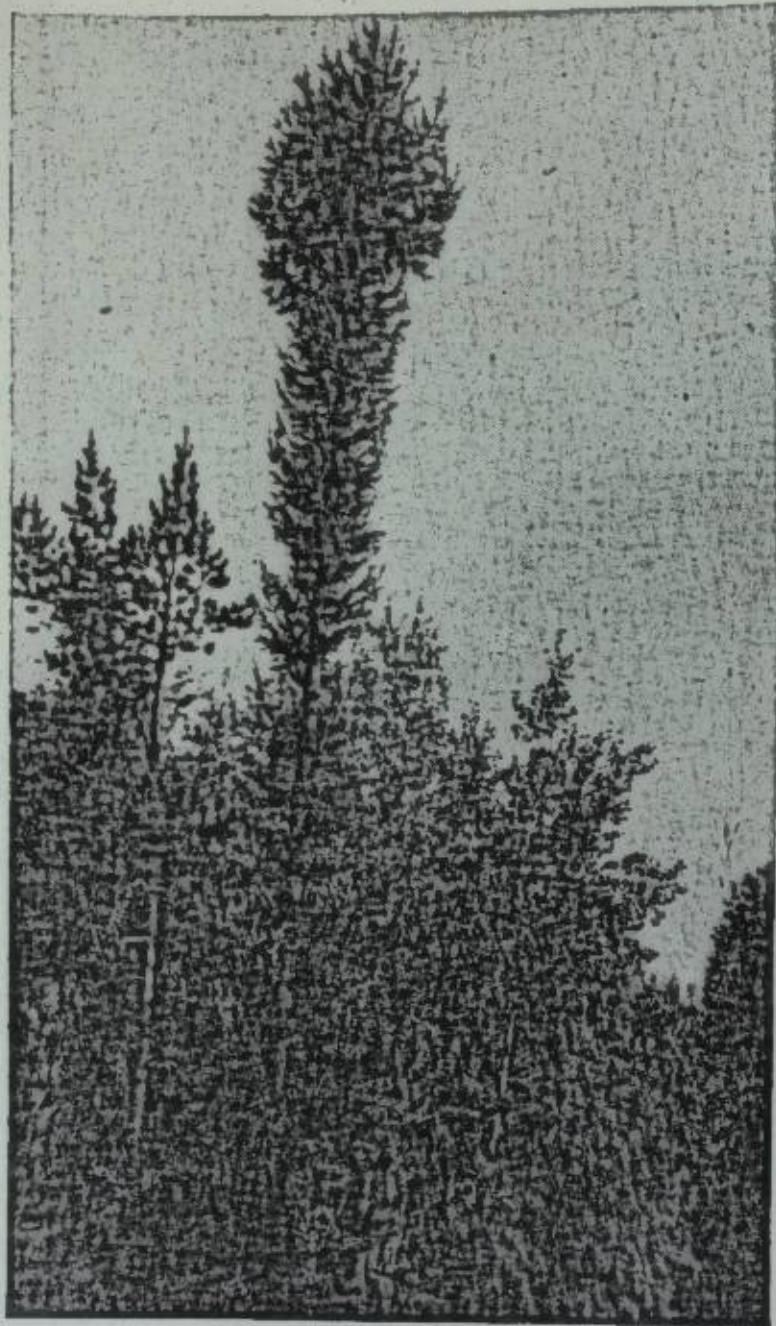


Рис. 4. Экземпляр лиственницы Сукачева с колонновидной кроной и зонтикообразной вершиной (форма гриба).

сравнительно часто, о чем свидетельствует в первую очередь наличие их в городских посадках. Пересадку лиственница Сукачева переносит хорошо.

Декоративные формы лиственницы можно создавать и искусственным путем, для чего надо использовать ее способность восстанавливать крону после обрезки или обрубки. В окрестностях г. Новая Ляля Свердловской области при обследовании лиственницы обнаружены весьма интересные формы с кронами самых причудливых конфигураций от обратно яйцевид-

ной до грибовидной и колонновидной. Эти формы получены в результате обрубки скелетных сучьев лет 10—15 назад с целью сбора шишек местным населением. У деревьев с обрубленными всеми скелетными ветвями сформировалась новая колонновидная крона (рис. 3). Густое охвоение и многочисленные ветви, симметрично и равномерно опоясывающие ствол, выгодно выделяют эти деревья своей декоративностью. У других деревьев обрубка сучьев была неполной, вершина сохранилась. По внешней конфигурации она напоминает «гриб», с зонтикообразной вершиной и колонновидной средней и нижней частью кроны (рис. 4.) При внешнем осмотре указанные деревья оказались вполне здоровыми, нормально проходят все фенологические фазы, хотя плодов на новых побегах нет.

При обрубке сучьев получают самые разнообразные формы кроны у лиственницы. Естественно и искусственно созданные формы лиственницы надо использовать в различных видах посадок. Колонновидные формы наиболее целесообразно внедрять в аллеи и посадки, а с «плакучей» кроной — при групповом размещении деревьев. Грибовидные же и другие формы, которые можно создавать обрезкой, будут красивы при одиночном стоянии.

Приведенные материалы показывают, что декоративные формы лиственницы, имеющие различное озеленительное значение, исследованы весьма слабо. Их изучение и внедрение в озеленительные посадки позволит улучшить архитектурный облик наших городов Урала, в окрестностях которых распространена лиственница, обычно используемая в городском озеленении.

ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Теоретические основы селекции, т. 1, М.—Л., Сельхозгиз, 1935.
- Вольф Э. Л. Хвойные деревья и кустарники европейской и азиатской частей СССР. — Изд-е Ленинград. лесн. ин-та, 1925.
- Дылис Н. В. Сибирская лиственница. М., Изд-во Москов. о-ва любителей природы, 1947.
- Ионин В. М. Лиственница Сукачева в озеленении г. Свердловска. — Материалы по озеленению городов Урала. Свердловиздат, 1958.
- Колесников А. И. Декоративная дендрология. М., Гос. изд-во лит. по строительству, архитектуре и строительным материалам, 1960.
- Пугач Е. А. Индивидуальная изменчивость лиственницы Сукачева на Среднем Урале. (Автореф. дисс.). Свердловск, 1964.

С. А. МАМАЕВ, Л. А. СЕМКИНА

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ ЦВЕТКОВ РАСТЕНИЙ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ РАВНИН СРЕДНЕГО УРАЛА

В природе встречается громадное количество растений, различающихся по окраске плодов, листьев и лепестков цветков. Такое разнообразие оттенков окраски обязано пигментам клеточного сока и пигментам пластид; часто встречается смешанный тип окраски, обусловленный одновременно составом и того, и другого (Бреславец, 1918; Любименко, 1963).

Среди пигментов пластид, определяющих окраску венчика, самыми распространенными являются каротины α и β и ксантофиллы (лютеин, виолаксантин, неоксантин). Каротины дают оранжевую и красную окраску, ксантофиллы — желтую. Красную, синюю и фиолетовую окраску цветков обуславливают пигменты клеточного сока — антоцианы, причем окраска зависит от реакции клеточного сока. В кислой среде наблюдается красный, в нейтральной — фиолетовый и в щелочной среде — синий цвет (Любименко, 1963; Heinze, 1957). М. С. Цвет антоцианы назвал «растительными хамелонами» в связи с тем, что они изменяют окраску при незначительных отклонениях pH (Karrer, 1932). Кроме того, антоцианы дают комплексные соли с многими металлами, что также вызывает изменение окраски (Hayshi, 1954). Оттенки варьируют в зависимости от присоединения сахаров. Например, димонозид имеет более темный фон, чем монозид. При метилировании антоцианов окраска также изменяется на более темную (Дубинин, 1935).

Другими пигментами клеточного сока, очень близкими по химическому строению к антоцианам, являются флавоны, оксифлавоны, флавонолы, изофлавоны, хантоны, ауроны. Они обычно придают лепесткам желтую окраску.

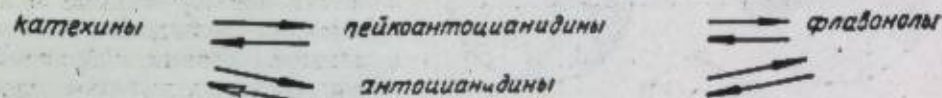
Антоцианы и прочие флавоноиды относятся к бициклическим соединениям, где цикл бензола связан с гетероциклом пирона; кроме того, к ним присоединен фенольный радикал (Шахов, 1962; Станко, 1964).

Окраска лепестков, как известно (Дарвин, 1950), играет большую приспособительную роль в жизни растений. В процессе эволюционного развития виды, приспособившиеся к определенным насекомым — опылителям, приобрели необходимую им окраску лепестков венчика или чашечки. Фриш (Шванвич, 1926) показал, что пчелы нечувствительны к красному цвету, поэтому в умеренном климате, где они имеют большое значение для опыления, наиболее часты голубые оттенки цветков. Цветки тропических растений, наоборот, чаще красных оттенков, так как здесь в качестве основных переносчиков пыльцы выступают птицы и бабочки, чувствительные именно к красному цвету (Кернер, 1900).

Окраска цветков является также и ответной реакцией на воздействие экологических факторов — света, температуры и влажности. Свет в жизни растения имеет первостепенное значение. Особенно большое влияние он оказывает на синтез пигментов, так как образование пигментов является

фотохимическим процессом. Большое значение имеет различный спектральный состав и интенсивность света (Ван дер Вии, Мейер 1962; Знаменский, 1935; Клешиин, 1954). При низкой интенсивности света накопление пигментов (хлорофилла и каротиноидов) идет быстрее при красном свете, а при высокой интенсивности происходит большее накопление при синем свете, что связано с изменениями скорости окислительно-восстановительных процессов (Брандт и др., 1957; Воскресенская и Гришина, 1958). Максимальное накопление антоцианов наблюдается в зеленых, желтых и голубых лучах (Kandeler, 1960).

Высокая интенсивность света способствует накоплению антоцианов в клетках, потому что богатые кислородом флавоновые вещества восстанавливаются в этих условиях до антоцианов (Соколова, 1959). Наблюдается обратная корреляция между образованием антоцианов и флавоноидов, так как происходит соревнование за общий ограниченный источник исходного вещества (сахара), дающего начало обоим типам пигментов. Образование антоцианидинов возможно гипотетически как восстановлением флавонолов, так и окислением катехинов. С. В. Дурмишидзе (1958) дает следующую схему таких превращений:



По исследованиям С. С. Шаина (1960), накопление пигментов больше зависит от света, чем от обильного азотного питания. Девятикратная доза азота оказала меньшее влияние на образование хлорофилла и каротина, чем действие света высокого соллестояния. При увеличении коротковолновой радиации (днем) увеличивается количество каротиноидов.

Влияет на образование пигментов и тепловой режим среды. Овертон (Overton, 1898) показал, что низкие температуры воздуха косвенно благоприятствуют образованию антоцианов, поскольку при этом задерживается отток ассимилятов и образование крахмала и происходит избыточное накопление сахаров, необходимых для синтеза пигментов. По исследованиям А. А. Шахова, С. А. Станко, В. П. Дадькина и других авторов, колебание ночных и дневных температур также способствует образованию антоцианов. Важную роль играет и влажность, хотя в этом направлении данных очень мало (Любименко, 1963). Таким образом, экологическая обстановка, динамика которой носит сезонный характер, имеет немаловажное значение для синтеза пигментов. В связи с этим можно ожидать изменения аспекта окраски цветковых растений в течение вегетационного периода.

Замечено, что весной в окраске цветков преобладает желтый фон (Тихов, 1953), к середине лета начинают цвести растения с темно-красной и бордовой окраской (Кернер, 1900; Самохвалов, 1963). На севере преобладает желтая и белая окраска, а на юге — красная. Есть также данные об изменении окраски лепестков цветков отдельных видов в течение вегетационного периода (Коржинский, 1892; Талиев, 1915). Однако такие данные очень малочисленны и пока еще почти не обоснованы фактами. Это и побудило нас проанализировать флору Среднего Урала с целью выяснения закономерностей смены окраски цветков по сезонам. Анализ проводился частично на основе имеющегося литературного материала (работы В. А. Батманова, В. С. Говорухина и др.) и, главным образом, неопубликованных материалов Ботанического сада и лаборатории экологии растений и геоботаники Института экологии растений и животных УФАИ СССР. За предоставленные данные авторы выражают благодарность М. М. Сторожевой и З. Д. Зайцевой.

Нами были рассмотрены только покрытосемянные растения с настоящими цветками; из их числа исключены семейства злаков, ивовых, березовых и некоторые другие, у представителей которых отсутствуют хорошо развитые цветки с лепестками. Все изученные виды распределены по месяцам цветения, и было подсчитано процентное распределение видов с определенным типом окраски (рис. 1). Процент вычислялся только от цветущих растений в данном месяце. Отдельно подсчитывалось распределение окраски по видам (360) и по родам (231). В последнем случае брался только один самый распространенный вид данного рода. Из табл. 1 ясно, что в течение лета происходит смена аспекта окрасок цветков, от желтого в мае, к белому в июне и до красно-сине-фиолетового в июле и августе. Какими причинами можно объяснить данное чередование типов окраски? Можно выдвинуть ряд предположений. Во-первых, такое чередование может вызываться изменением набора насекомых-опылителей в различные периоды. Как уже говорилось выше, разные насекомые обладают неодинаковой чувствительностью к окраске цветков. Однако это соображение слабо подтверждается фактами, поскольку очень близкие между собою виды растений одного рода также изменяют окраску цветков в течение лета по указанному типу

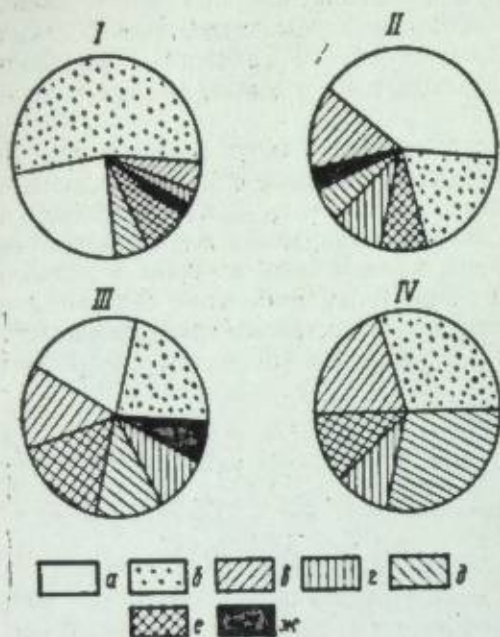


Рис. 1. Распределение видов растений Среднего Урала по окраске лепестков цветка. Лепестки: а — белые; б — желтые; в — розовые; г — красные; д — фиолетовые; е — синие; ж — зеленые. I — май; II — июнь; III — июль; IV — август.

цветков. Однако это соображение слабо подтверждается фактами, поскольку очень близкие между собою виды растений одного рода также изменяют окраску цветков в течение лета по указанному типу

Таблица 1
Изменение аспекта окраски цветков, %

Окраска лепестков	Май		Июнь		Июль		Август	
	по видам	по родам	по видам	по родам	по видам	по родам	по видам	по родам
Зеленоватая	2,4	—	4,2	3,6	6,5	7,6	—	—
Белая . . .	24,3	28,0	41,1	44,0	21,4	21,1	—	—
Желтая . . .	53,7	52,0	20,6	19,0	22,02	23,5	30	—
Розовая . . .	4,9	8	12,7	15,5	12,5	16,8	20	25
Оранжевая, красная, малиновая	2,4	4,0	9,2	4,8	10,7	11,0	10	25
Голубая, синяя . . .	7,3	4,0	6,4	8,3	14,3	11,8	10	25
Фиолетовая, сиреневая	(19,7)	(20)	(34,0)	(33,3)	(50,0)	(48,0)	(70,0)	—
Количество видов растений, шт.	41	25	131	84	178	119	10	4

Примечание. В скобках показана сумма (в%) видов растений с окраской лепестков, обусловленной антоциановыми пигментами.

смен. Приведем в качестве примера клевер (*Trifolium L.*). В начальный период (в мае) начинает цвести клевер полевой (*Tr. arvense L.*), имеющий белые цветы. Затем в июне зацветает клевер ползучий (*Tr. repens L.*), с бело-розовой окраской. И наконец, в июле цветет клевер средний (*Tr. medium L.*) с лилово-фиолетовыми цветами. В течение июня, июля и августа, кроме того, цветет клевер луговой (*Tr. pratense L.*) с красными цветками. Более убедительным кажется нам соображение о роли метеорологических факторов для дифференциации типов окраски, которое, в частности, было поддержано М. В. Сеняниновой-Корчагиной и А. А. Корчагиным (1951). В мае, по данным Л. А. Иванова (1928), преобладают красные и инфракрасные лучи, которые способствуют образованию ксантофиллов и флавоноидов, поэтому в мае преобладает желтый фон окраски (53,7%). Кроме того, обильному образованию антоцианов в мае препятствует сравнительно низкая температура 11° (табл. 2). По исследованиям Эберхардта (Eberhardt, 1954), оптимальной температурой для синтеза антоцианов является 20—22° для растений, у которых антоциан образуется в течение всего лета. Овертон и другие исследователи, показавшие необходимость воздействия пониженных температур для синтеза антоцианов, работали с растениями, имеющими способность образовывать антоциан только под влиянием экологических условий (в осенний или весенний периоды). Характерной чертой в июне является белый цвет лепестков (41,4%). Белую окраску могут обуславливать три причины:

1. Незначительное количество пигмента (флавоноидов или каротиноидов) (Karger, 1932; Бреславец, 1918).
2. Восстановление флавоноидов до бесцветных соединений типа катехина, очень близкого к ним по химическому строению (Дурмишидзе, 1958; Запрометов, 1964).

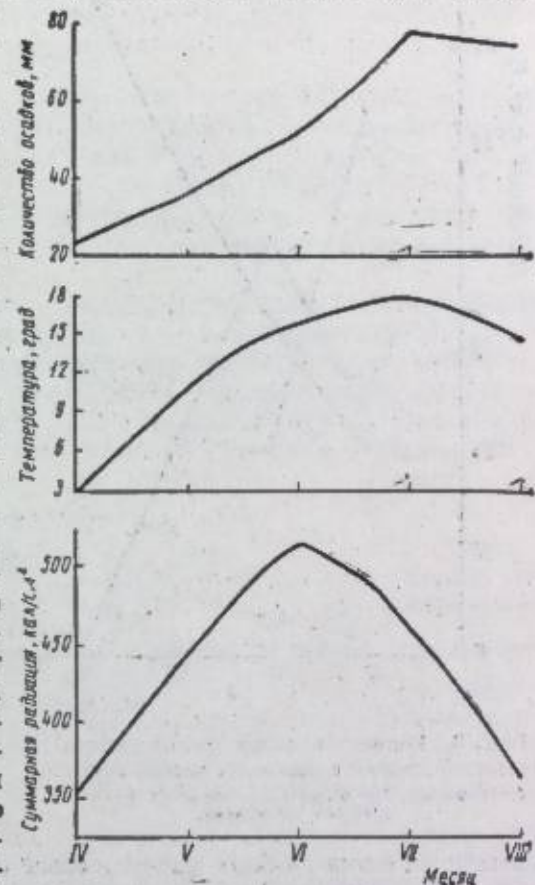


Рис. 2. Изменение метеорологических показателей в течение вегетационного периода (средние данные за 10 лет).

Таблица 2
Метеорологические данные вегетационного периода (средние за 10 лет)

Показатели	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август
Средняя температура, град.	2,9	11	16,2	17,9	14,8
Количество осадков, мм	23	36,1	52,3	78,3	75,3
Суммарная радиация, кал/см²	356	445	513	458	366

3. Характерной чертой в июне является белый цвет лепестков (41,4%). Белую окраску могут обуславливать три причины:

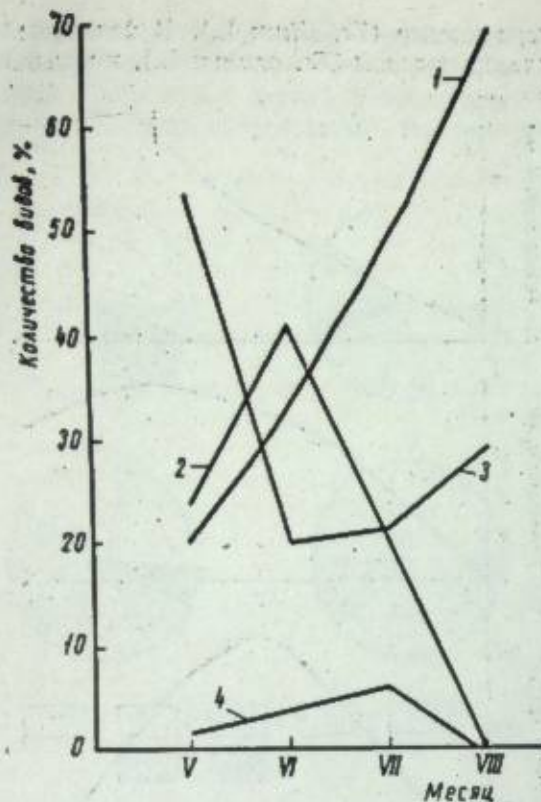


Рис. 3. Количество видов с определенной окраской цветков в различные месяцы лета с: 1 — красными; 2 — белыми; 3 — желтыми; 4 — фиолетовыми лепестками.

3. Отсутствие пигмента (пузырьки воздуха, находящиеся в клетках лепестков, рассеивают свет и создают белую окраску). В июне самая высокая интенсивность света и, по-видимому, это является благоприятным для восстановительных процессов в клетках, для образования бесцветных соединений.

В июле выделяется красно-сине-фиолетовый тон (50%), на фоне белого и желтого (по 20%). Июль по сравнению с маем и июнем оказался самым благоприятным для образования пигментов антоциановой структуры (пеларгонидин, цианидин, дельфинидин, мальвидин, петунидин). Июль и август отличаются высокой влажностью (рис. 2) почвы и воздуха по сравнению с маем и июнем, и август продолжает сохранять начавшийся июльский фон; интересно, что растения, зацветающие в августе, — с более темными цветками.

Периодическую смену преобладающей окраски цветков отметил Кернер еще в 1900 г. для

балтийской флоры. Общее распределение окраски для растений уральской зоны и Центральной Европы получилось очень близким:

Окраска цветков	По нашим данным, %	По Кернеру, %
Белая	27,5	33,0
Желтая	26,0	28,0
Красная	20,6	20,0
Синяя	14,0	9,0
Фиолетовая	8,7	8,0
Зеленовато-бурая	3,2	2,0

По Кернеру, смена типов окраски цветков по сезонам объясняется характером взаимосвязей, существующими между растительным и животным миром. Кернер изображает смену окраски лепестков цветков в виде графиков, к сожалению, в его работе они не приводятся. Кривая, отображающая количество экземпляров с желтыми цветками, достигает максимума в мае, несколько снижается летом, а осенью идет к минимуму. Кривая красных цветков показывает преобладание этого типа окраски в августе — сентябре (Кернер, 1900).

Таким образом, данные Кернера и наши (рис. 3) сходны между собою. Правда, на Среднем Урале максимум для количества белых цветков наблюдается не в мае и апреле, а в июне. Кернер справедливо замечает, что его схема характерна лишь для определенного природно-климатического района (для лесной зоны). В других районах тип смен окраски может быть другим.

Так, в степи или тундре наблюдается совершенно другая картина в связи с коротким периодом цветения. Необходимы дополнительные данные для более правильного представления о смене окраски цветков в других зонах.

ВЫВОДЫ

1. В изменении типа окраски цветков видов, произрастающих в лесной зоне равнин Среднего Урала, наблюдается определенная сезонная закономерность. Окраска изменяется от желто-белой в первой половине лета до красно-сине-фиолетовой (антоциановой) во второй половине лета. Наибольшее накопление пигментов антоциановой структуры наблюдается в конце лета. В мае преобладают виды растений с желтоокрашенными цветками, а в июне с белыми.

2. Изменение окраски цветков в течение лета обусловливается сложным комплексом факторов: эволюционной адаптацией к определенным насекомым-опылителям, различным происхождением флористических элементов, генетическими особенностями видов растений. Наряду с этим, определенную роль, по-видимому, играют и экологические условия вегетационного периода — интенсивность и качество света, температура воздуха, влажность воздуха и почвы и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

- Батманов В. А. Календарь природы. Свердловск, 1952.
 Брандт А. Б., Деревяко В. Г., Павлов И. П., Тагеева С. В. Значение различной интенсивности и спектрального состава света для пигментобразования растениями. — Биофизика, 1957, т. 2, вып. 6.
 Бреславец Л. О наследственности окраски венчика и листьев у *Tropaeolum majus* L. — Ж. Русск. бот. о-ва, 1918, т. 3, № 1-4.
 Ван дер Вил Р., Мейер Г. Свет и рост растений. М., Изд-во иностр. лит., 1962.
 Воскресенская Н. П. и Гришина Г. С. К вопросу о длительном действии спектрального состава света на растение. — Физиология растений, 1958, т. 5, вып. 2.
 Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловск, 1937.
 Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений. Соч. т. 4. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.
 Дубинин Н. П. Наследование биохимических свойств, определяющих окраску цветка. — Усп. соврем. биол., 1946, т. 21, вып. 3.
 Дурмишидзе С. В. Превращение катехинов, антоцианов и флавонолов в виноградной лозе. Тбилиси, Изд-во АН Груз. ССР, 1958.
 Знаменский И. Е. Влияние ультрафиолетовых лучей на высшие растения. — Бот. ж., 1935, т. 20, № 4.
 Запрометов М. Н. Биохимия катехинов. М., Изд-во «Наука», 1964.
 Иванов Л. А. Солнечная радиация как экологический фактор. — Тр. по прикладной бот. генет. и селекц., 1928, т. 18, вып. 5.
 Клешина А. Ф. Растение и свет. М., Изд-во АН СССР, 1954.
 Кернер фон Мариллаун. Жизнь растений, т. 2. Спб., 1900.
 Коржинский С. Флора востока Европейской России. Томск, 1892.
 Любименко В. Н. и Бриллиант В. А. Окраска растений. Избр. тр., т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1963.
 Самохвалов Г. К. Свет и растение. Изд-во Харьков. гос. ун-та, 1963.
 Сенянинова-Корчагина М. В. и А. А. Корчагин. Влияние географической среды на формирование у растений. — Уч. зап. Ленинград. гос. ун-та, сер. биол. наук, 1951, вып. 30, № 143.
 Соколова В. С. Взаимосвязь оптических свойств некоторых цветков и листьев. — Тр. Сектора астробот. АН Казах. ССР, 1952, т. 7.
 Станко С. А., Закман М. М. К вопросу о физиологической роли антоцианов в растениях. — Бот. ж., 1964, т. 49, № 3.
 Станко С. А., Дадкин В. П. Внешние условия и усвоение света растениями. — Изв. восточн. филиалов АН СССР, 1957, № 1.
 Талнев В. И. Опыт исследования видообразования в живой природе. — Тр. о-ва испытателей природы Харьков. ун-та, 1915, т. 48, вып. 2.
 Тихов Г. А. Астробиология. М., Изд-во «Молодая гвардия», 1953.
 Шани С. С. Свет и развитие растений. М., Изд-во «Знание», 1960.
 Шахов А. А. и Станко С. А. О физиологической роли антоцианов в растениях на Севере. Растение и среда, вып. 4. М., Изд-во АН СССР, 1962.
 Шванвич В. Н. Насекомые и цветы в их взаимоотношениях. М.—Л. Госиздат, 1926.

- Eberhardt F. Über die Beziehungen zwischen Atmung und Anthocyansynthese.—*Planta*, 1954, Bd 43, H. 4.
Hayshi K. Überblick der Arbeiten über Anthocyane in Japan.—*Die Pharmazie*, 1954, Jg. 9, H. 7.
Heinze W. Einiges über Blütenfarben.—*Gartenbau*, 1957, H. 5.
Karrer P. Anthocyane.—*Handbuch der Pflanzenanalyse*, 1932, Bd 3.
Kandeler P. Über die Lichtabhängigkeit der Anthocyanbildung.—*Flora*, 1960, Bd 149, H. 4.
Overton F. Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von roten Zellsaft bei Pflanzen.—*Prigsheims, Jahrbücher für Wissensch. Bot.* 1898, Bd 23.

А. М. БОПЧЕНКО

РОЗОВОЦВЕТНАЯ ЧЕРЕМУХА В ЗАУРАЛЬЕ

Розовоцветная черемуха — редко встречающаяся и плохо изученная разновидность обыкновенной черемухи (*Padus racemosa* Gilib. var. *rosiflora* Sinz.). Списаны случаи нахождения черемухи с розовыми цветами, да и то лишь одиночных кустов, в разных географических районах СССР. П. В. Сюзов (1906) ссылается на Н. И. Кузнецова, который нашел и описал черемуху с «нежнорозовым цветом» в Архангельской губернии у г. Шенкурска. П. В. Сюзов дал краткую характеристику этой разновидности черемухи, встреченной им в Оханском уезде Пермской губернии: что куст рос на довольно затененной лесной прогалине среди хвойного леса. Листья «нормальной продолговато-эллиптической формы, заостренные, пильчатые, сверху голые, а снизу беловатые с легким волосистым налетом»... Цветки в редких, длинных поникающих кистях, душистые; лепестки обратно яйцевидные длиной 7—8 мм. Завязь имела темно-красную окраску.

П. Н. Вашкулат (1959) в течение нескольких лет проводил наблюдения над фенологией и изменением морфологических признаков отдельных органов цветка на двух кустах черемухи с ярко-розовыми и с розоватыми цветками, обнаруженных им в пойме р. Большой Кинель Куйбышевской области. Он пришел к выводу, что розовоцветная черемуха зацветает ежегодно на 5—8 дней позднее черемухи с белыми цветами, характер соцветия и морфологические признаки цветков стойки, варьирует по годам лишь интенсивность окраски цветков, зависящая, как он полагает, от внешних причин. Л. П. Сергиевская (1964) указывает, что розовоцветная черемуха встречена в Томской обл. (близ с. Каргасок-Добычин) и в Новосибирской обл. (в окрестностях г. Новосибирска). П. Л. Горчаковский (устное сообщение) указал, что есть сведения о нахождении отдельных экземпляров черемухи с розовыми цветами и на Урале.

В 1964—1965 гг. в Северном Зауралье в пойме р. Северная Сосьва (близ пос. Ким-Кья-Суй), а также по берегам ее притоков Лосхе и Чапраку мы встретили большое количество кустов черемухи с различной степенью окраски цветков — от белой и слабозаметной розовой до сильно розовой, сходной по окраске с цветами шиповника или иван-чая. Преобладали кусты с белыми и бледно-розовыми оттенками, но среди них встречались резко бросающиеся в глаза необычной окраской отдельные экземпляры черемухи или группы кустов с ярко-розовыми соцветиями. Эти кусты высотой 2—5 м росли на островах, прирусловых валах, по берегам как на возвышенных местах, так и в понижениях, затопляемых весенними паводками. Очень

интенсивная розовая окраска наблюдалась как у экземпляров, растущих при некотором затенении, так и на хорошо освещенных прогалинах.

В течение двух весенних периодов мы наблюдали за цветением отдельных кустов черемухи, произраставших в различных по местоположению, увлажненности и освещенности условиях, и пришли к следующим выводам:

1. В Северном Зауралье цветение розовоцветной черемухи с различной степенью окраски цветков проходит приблизительно одновременно с цветением черемухи с белыми цветами. В 1964 г. цветение началось 17 июня, в 1965 г. 21 июня и длилось 6—7 дней.

2. Заметных отличий в морфологических признаках отдельных органов, кроме окраски цветов, у описанных разновидностей черемухи не было. Кисти черемухи с розовыми и белыми цветками были поникающими или занимали горизонтальное положение, длина их колебалась в пределах 8—16 см, в соцветиях насчитывалось от 10 до 40 цветков. У черемухи с ярко-розовыми цветками лепестки и завязь были окрашенными сразу же после распускания бутонов, розовая окраска их усиливалась к концу цветения. У экземпляров черемухи с бледноокрашенными соцветиями в начале цветения окраска цветков была белой, но постепенно принимала розоватый оттенок. В то же время у кустов с белыми цветками, росших рядом в таких же условиях, к концу цветения никаких изменений в окраске замечено не было.

Наблюдения за изменением окраски цветков по годам у одних и тех же экземпляров показали, что прослеживается та же особенность розовоцветной черемухи, которую отметил П. Н. Вашкулат, а именно — определенный параллелизм в изменении интенсивности окраски у разных кустов черемухи: кусты с ярко-розовыми в 1964 г. соцветиями имели в 1965 г. цветы с чуть меньшей интенсивностью окраски, а экземпляры с бледно-розовой окраской в 1964 г. были слабо заметного розоватого оттенка. Изменение интенсивности окраски, по-видимому, объясняется наличием солнечной или дождливой погоды в момент цветения.

У всех вариаций черемухи плодики созревали в начале первой декады августа. По размеру и форме плодиков и косточек описанные разновидности существенных отличий не имели. В связи с тем, что окраска цветов розовоцветной черемухи — устойчивый признак, хотя и варьирующий по годам, а кусты во время цветения очень декоративны, описанная разновидность представляет значительный интерес для озеленительных целей, особенно в северных районах страны, где ассортимент декоративных пород относительно беден.

ЛИТЕРАТУРА

- Вашкулат П. Н. Аномалии генеративных органов у *Radus racemosa* Gilib. Бот. ж., 1959, т. 44, 6.
- Сергиевская Л. П. Флора Западной Сибири, т. XII (дополнительный), ч. 2. Томск, Изд-во Томск. ун-та, 1964.
- Сюзев П. В. О розовоцветной черемухе. — Изв. Имп. СПб. Бот. сада, 1906, т. VI, вып. 1.

Цена 68 коп.

17