

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ
ВНУТРИВИДОВОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРА
ПОПУЛЯЦИЙ
ХВОЙНЫХ ПОРОД

Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Сб. статей. Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

В сборнике рассматриваются основные проблемы внутривидовой изменчивости, теории популяционной структуры вида, генетики популяций, вопросы формообразования внутри вида, интрогрессивной гибридизации, систематики, некоторые проблемы общей генетики и селекции древесных растений. Подведены основные итоги исследований по внутривидовой изменчивости и систематике древесных растений и намечены дальнейшие пути развития этих перспективных научных направлений. Основное внимание уделено разработке системы внутривидовых таксонов, изучению структуры и определению границ популяций различных видов, проблеме ранней диагностики ценных форм древесных растений.

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

Ответственный редактор А. К. Махнев.

И. Д. ЮРКЕВИЧ, Д. С. ГОЛОД, В. И. ПАРФЕНОВ,
Е. А. СИДОРОВИЧ, К. Д. ЧУБАНОВ

ФОРМОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ЛЕСАХ БЕЛОРУССКОЙ ССР

Проблема внутривидовой систематики — одна из важнейших в современной биологии. А. Л. Тахтаджян (1965), Л. Ф. Правдин (1964, 1967), С. А. Мамаев (1969) и другие считают, что познание структуры вида, его биологических особенностей начинается с изучения и оценки основных признаков, амплитуды их изменчивости на разных этапах развития растения в онтогенезе.

Региональные исследования по изучению внутривидовой изменчивости древесных растений позволяют отобрать в природе высокопродуктивные популяции и дают ценный материал для разработки теоретических основ и практических методов лесной генетики и селекции. Эффективность применения селекции в лесоводстве будет достигнута за счет использования формового разнообразия и ценных особенностей популяций главнейших древесных пород, отличающихся сильным полиморфизмом и относительно устойчивыми морфолого-биологическими признаками. Это подтверждают результаты первых исследований по внутривидовой изменчивости древесных пород и наследуемости признаков потомством (Яблоков, 1949, 1952; Пятницкий, 1954; Альбенский, 1959; Правдин, 1964; Мамаев, 1969; Andersson, 1947; Lindquist, 1948; Rubner, 1957; Rohmeder, Schönbach, 1959; Gustafsson, 1962). В европейской части СССР в этом отношении интересны ель, сосна, дуб, береза, осина, характеризующиеся большой изменчивостью морфологических признаков, биологических свойств и хозяйственных качеств. В последние десять лет при лесотипологическом изучении формационной структуры лесов Белоруссии на основе биогеоценотического и эколого-географического принципов детально исследована внутривидовая фенотипическая изменчивость ели европейской, дуба черешчатого и скального, осины, березы бородавчатой и пушистой.

Ель на территории Белорусской ССР естественные еловые фитоценозы представлены елью европейской (*Picea abies* (L.) Karst.), их площадь 647,2 тыс га, или 9,0% от лесфонда. Это одна из основных формаций лесной растительности БССР. Здесь ель достигает южного предела своего естественного сплошного распространения.

В лесах Белоруссии ель характеризуется большой изменчивостью морфологических признаков и биологических свойств, отличается интенсивным формообразованием, особенно в зоне сопряженности ее ареала с другими породами. В естественных фитоценозах нами изучены внутривидовые биологические формы ели по времени начала вегетации, цвету женских стробилов, строению и цвету коры, типу ветвления и габитусу крон, строению зрелых шишек и типу семенных чешуй.

Ель европейская представлена двумя основными формами, различающимися сроками вегетации — рано- и позднезасеивающейся. Выделенные формы встречаются не только в разных географических широтах, но и в различных типах леса. Начало вегетации позднезасеивающейся ели наступает при большей сумме эффективных температур ($+5^{\circ}\text{C}$ и выше): на севере и в центральной части республики — на 42—45%, у южной границы своего сплошного распространения (в Полесье) — на 53—55% и выше. Весеннее пробуждение, а также охвоение и созревание семян у ели ранозасеивающейся наступают на 7—8 дней раньше, чем у позднезасеивающейся. В составе фитоценозов ель ранозасеивающаяся преобладает (68%).

По окраске женских цветков (стробилов) и молодых шишечек нами выделены красношишечная (*Picea abies* f. *erythrocarpa* Purk.) и зеленошишечная (*P. abies* f. *chlorocarpa* Purk.) формы. Отмечена переходная форма ели с зелено-розовыми шишками (*P. abies* f. *dichroa*). Для ранозасеивающейся характерны в основном красные женские цветки и молодые шишки, в то время как у позднезасеивающейся преобладает зеленая окраска женских стробилов. Зацветают указанные формы почти одновременно. Близость сроков цветения создает благоприятные условия для перекрестного опыления и естественной гибридации, благодаря чему в природе существует множество вариаций ели, различающихся по окраске женских колосков и молодых шишек и сходных как с красношишечной, так и с зеленошишечной формами.

Участие этих биологических форм в составе еловых лесов изменяется с географической широтой. Во всех частях ареала преобладает ель красношишечная. Установлено, что на северо-востоке Белоруссии, в зоне максимального распространения ели, f. *erythrocarpa* занимает 61,8%, а у южной границы ареала (в Полесье) — 91,4%, f. *dichroa* — 8,6 и 10,1%, f. *chlorocarpa* — 29,6 и 8,6% соответственно. Во всех типах ельников эти формы растут примерно в одинаковых соотношениях. Коэффициент вариации не превышает 15%.

Основной диагностический признак, определяющий строение и габитус кроны, — тип ветвления. По его характеру выделены и описаны три основные совместно произрастающие формы ели: гребенчатая (*Picea abies* f. *pectinata*), компактная (*P. abies* f. *compacta*) и плоская (*P. abies* f. *plana*). В составе фитоцено-

зов *f. pectinacea* 17%, *f. compacta* 49% и *f. plana* 34%. В высокопродуктивных типах ельников ель гребенчатая по числу особей занимает около 21%, компактная — 48%. Эдификаторная роль первой в типах леса с избыточным увлажнением почв (долгомощный, осоково-сфагновый и осоковый) снижается, а ели с плоским ветвлением — повышается до 36—40%. Компактная ель отличается повышенным ростом и продуктивностью.

По строению коры выделены и описаны следующие формы: гладкокорая (*Picea abies f. glabocortea*), чешуйчатококорая (*P. abies f. rimosocortea*), пластинчатококорая (*P. abies f. laminosocortea*) и ольховиднококорая (*P. abies f. alnetocortea*). Основное лесообразующее значение имеет *f. rimosocortea* (в составе фитоценозов до 72%). Гладкококорая ель больше распространена в кисличных и брусничных типах леса, в мшистом и особенно в черничном ельниках ее участие понижается. Для чешуйчатокорой, пластинчатокорой и ольховиднокорой форм характерна обратная зависимость. Установлено, что *f. glabocortea* больше повреждается корневой гнилью (*Fomes annosus* Fr.), отличается сравнительно быстрым ростом и ранним наступлением кульминации среднего прироста (65—70 лет), в то время как у *f. rimosocortea* кульминация прироста наступает на 15—20 лет позднее.

По строению шишек и виду семенных чешуй выделены биологические формы, объединенные в две таксономические группы: с крупными округло-чешуйчатыми (*typica*, *biloba*, *obtusata*, *cuneata* и *orbiculata*) и мелкими вытянуто-чешуйчатыми шишками (*acuminata*, *apiculata*, *ligulata*, *deflexa*, *spathulata*). На территории Белоруссии они распространены неравномерно, замещают друг друга по направлению с северо-востока на юго-запад ареала ели. На севере республики вторая группа в составе фитоценозов составляет лишь 5—17%, в то время как на юге (в Полесье) ее участие возрастает до 85%.

Отмечена экологическая приуроченность этих форм. Так, ель с вытянуто-чешуйчатыми шишками доминирует (58—85%) в еловых фитоценозах на минеральных супесчаных и песчаных почвах со сравнительно глубоким уровнем грунтовых вод, а с округло-чешуйчатыми больше представлена (45—77%) в фитоценозах, произрастающих на влажных торфяно-болотных почвах. В благоприятных условиях первая значительно превосходит по росту вторую. Разница в таксационных показателях в возрасте 40—70 лет в среднем составляет по высоте 14—25% и по диаметру 14—32%.

Уточнение внутривидовой таксономической структуры ели позволило выделить среди ее популяций три подвида: горная, карпатская (*Picea abies* ssp. *acuminata*), центрально-европейская, или горная альпийская (*P. abies* ssp. *alpestris*), обыкновенная, или восточноевропейская (*P. abies* ssp. *abies*).

Дуб. Естественные дубовые фитоценозы представлены в основном дубом черешчатым (*Quercus robur* L.), и лишь в западной части, преимущественно в Беловежской пушце, незначительно распространены фитоценозы из дуба скального (*Quercus petraea* Liebl.). Площадь дубовых лесов БССР в настоящее время составляет 4,5% от всех лесов республики. Дубравы в основном сосредоточены в южной и центральной частях республики (85—90%).

Формовое разнообразие дуба черешчатого начали изучать несколько раньше других древесных пород. Первые работы выполнены в начале 50-х годов (Юркевич, 1960; Саутин, 1953; Смирнова, 1955; Шкутко, 1957).

Нами выделены две экологические формы дуба черешчатого: ранораспускающаяся (*Quercus robur* f. *praecox*) и поздне-распускающаяся (*Q. robur* f. *tardiflora*). Изучение распространения и экологической приуроченности форм показало, что повышенные элементы рельефа с дерново-подзолистыми супесчаными почвами (дубняки орляковые) занимает главным образом дуб поздне-распускающийся (93—98%). Эта форма также преобладает на блюдцах, в лощинах и западинах с дерново-подзолистыми заболочиваемыми почвами (дубняки злаковые), но здесь уже примешивается до 20% ранней формы дуба. В понижениях, на границе с черноольшаниками на богатых дерново-подзолистых, супесчано-суглинистых и перегнойно-карбонатных почвах с проточным увлажнением (дубняки снытевые, крапивные) господствует дуб ранней формы (82—99%). На свежих дерново-подзолистых супесчаных почвах, занимающих среднее положение по рельефу (дубняки кисличные), произрастают обе формы с некоторым преобладанием ранней. Выявленная экологическая приуроченность экотипов дуба черешчатого имеет региональный характер и должна учитываться при создании культур этой ценной породы в условиях Белоруссии.

Исследования показали, что хотя ранняя и поздняя формы дуба закономерно приурочены к рельефу и почвенно-грунтовым условиям, в среднем в южной части Белоруссии (в Полесье) преобладает поздняя, а в дубравах северной части — ранняя формы. Следует отметить, что на севере БССР по существу уже нет типичной поздней формы, так как разница в сроках облиствления и цветения у этих форм очень мала (2—3 дня). Это подтверждает мнение В. Н. Сукачева о том, что поздне-распускающаяся форма дуба черешчатого является южной разновидностью.

Наряду с анализом внутривидовой изменчивости дуба мы изучали возможность интрогрессивной гибридизации между дубом черешчатым и скальным, произрастающими совместно в лесах Беловежской пушцы — в зоне сопряженности ареалов. Популяция *Q. petraea* представлена здесь чистыми и смешанными с *Q. robur* 120—140-летними насаждениями. Тип леса — дубняк

грабово-кисличный. В качестве диагностических взяты морфологические признаки листьев и желудей, а также строение коры. Используя графический метод сравнения статистически обработанных замеров (Иентис-Шаферова, 1959) ряда морфологических признаков, а также фенологические исследования этих видов, мы подтвердили возможность интрогрессивной гибридизации и выявили некоторые особенности межвидового скрещивания.

Установлено, что у *Q. petraea*, как и у *Q. robur*, имеются рано- и позднезапускающиеся группы особей. Разница в сроках наступления фенофаз этого вида составляет 17—25 дней. У ранозапускающихся групп деревьев облиствение и цветение наступают на 2—5 дней раньше, чем у *Q. robur*. *Q. petraea* не имеет резко обособленных фенологических групп деревьев (фенологических форм), так как наряду с рано- и позднезапускающимися отмечены промежуточные (переходные) группы, проходящие развитие в течение всего фенологического спектра.

О с и н а. Осиновые леса составляют 3,5% площади лесов Белоруссии. Они преимущественно производные от ельников и дубрав. Экологическая приспособленность осины очень ограничена, поэтому осиновые фитоценозы менее разнообразны, чем ассоциации других мелколиственных производных лесов.

Первые работы по изучению формового состава осины начаты и касались в основном южной части республики (Орленко, Арещенко, 1957; Арещенко, 1958). Затем проведены аналогичные работы для северной и восточной частей Белоруссии (Петровский, 1963). В результате изучения внутривидового разнообразия осины выделены и подробно охарактеризованы следующие формы: серо-, зелено-, светло- и темнокорая, по срокам вегетации — рано- и позднезапускающиеся. Установлено, что зеленокорая осина растет наиболее интенсивно и значительно меньше повреждается сердцевинной гнилью: средний прирост к возрасту рубки на 25—28% выше, а повреждаемость — на 70—75% ниже других выделенных форм.

Осиновые фитоценозы в основном представлены серокорой формой, зеленокорая обычно растет в примеси, иногда преобладает в насаждении (в кисличном типе леса). Светло- и темнокорая осины встречаются редко.

Е. Г. Орленко (1961) установил, что большинство особей зеленокорой осины (73%) относится к полиплоидам ($2n=57$), тогда как серокорая — обычный диплоид. Из двух фенологических форм осины — рано- и позднезапускающейся — последняя главным образом представлена зеленокорой формой и лишь частично серокорой. Разница в сроках распускания листьев 13—14 дней. Позднезапускающаяся осина отличается более интенсивным ростом. Таким образом, здесь наблюдается, с одной стороны, параллельная изменчивость морфологических признаков и биологических свойств, а с другой — корреляционная

связь между изменчивостью признаков и биологическими особенностями.

Б е р е з а. Березовые леса широко распространены в Белоруссии (16% от всех лесов) и по площади уступают лишь соснякам. Естественные фитоценозы образуют береза бородавчатая, или повислая (около 52%), и береза пушистая (48%), незначительную площадь занимают фитоценозы, в составе которых имеется береза карельская.

В Белоруссии селекционные исследования этих видов начаты в 1956 г. И. Д. Юркевичем и В. С. Гельтманом в Полесье, а затем были продолжены К. Д. Чубановым в центральной и северной частях республики. Позднее на территории Могилевской и Брестской областей А. Я. Любавской изучалась карельская береза.

В результате наших исследований выявлена внутривидовая изменчивость берез бородавчатой и пушистой, определена их принадлежность к конкретному виду по данным биометрии и цитоанализа, прослежена связь изменчивости признаков с экотопами, а также определена диагностическая ценность таксономических признаков. В результате отмечены наиболее перспективные формы для использования в лесном хозяйстве республики.

У березы бородавчатой выделено семь форм по типу трещиноватости и цвету коры, три — по типу листовой пластинки и, кроме того, одна из форм карельской березы, являющейся разновидностью березы бородавчатой. У березы пушистой выделено три формы по цвету коры и семь по типу листовой пластинки. Наиболее распространенные формы березы бородавчатой в лесах БССР ромбовидно- и продольнотрещиноватая.

Как показал анализ хода роста модельных деревьев важнейших форм березы бородавчатой по типу коры, наиболее быстрорастущими в одинаковых условиях являются гладкокорая и ромбовиднотрещиноватая, наименее быстрорастущей — груботрещиноватая. Среди форм березы пушистой дифференциация по росту в высоту не выражена. Вместе с тем установлено, что береза пушистая при совместном произрастании с бородавчатой в орляковом, черничном, кисличном, снытевом типах леса заметно отстает в росте.

Для выяснения достоверности определения той или иной формы листьев березы пушистой в пределах особи произведена статистическая обработка методом случайной выборки до 250 образцов из разных частей кроны модельных деревьев основных параметров листьев ряда форм данного вида, а для сравнения — одной из наиболее распространенных форм листьев березы бородавчатой — тупоугольнолистной. Данные обработки свидетельствуют о незначительном варьировании их важнейших признаков, что позволяет судить об устойчивости выделенных форм.

Кроме того, статистическая обработка и графический анализ форм листьев, плодов и плодовых чешуек всей популяции берез бородавчатой и пушистой по методу диаграмм Я. Иентис-Шафевой позволили определить в данной популяции характер изменчивости и степень устойчивости признаков. Установлено, что наиболее надежным диагностическим признаком может служить угол верхушки листа. По углу основания пластинки листа у березы бородавчатой выделено три морфологических типа листовой пластинки: остроугольно-, тупоугольно- и выемчато-листная формы. По большинству признаков плодов популяция березы бородавчатой варьирует значительно больше, чем пушистой, и из всех признаков репродуктивных органов наиболее надежным для определения внутривидовой принадлежности является положение верхнего края крылышка плода. Плодовые чешуйки по большинству признаков оказались более изменчивыми у березы пушистой. У плодов и чешуек выделено по четыре основных морфологических типа.

При селекции особое внимание уделено формам с промежуточными признаками видов *Betula pendula* Roth. и *Betula pubescens* Ehrh., а также березам с особо крупными листьями. С давних пор ботаники считали формы берез с промежуточными признаками гибридными, а процессы гибридизации берез бородавчатой и пушистой, по их мнению, широко распространены в природе (Регель, 1871; Сукачев, 1911, 1914; Gunnarsson, 1925). Однако их выводы основаны на описании внешних морфологических признаков и не затрагивают генетической основы. После того как в 1925 г. обнаружили разное число хромосом у берез бородавчатой и пушистой (у первой $2n=28$, у второй $2n=56$), появился более надежный критерий для определения вида березы. Постепенно, с развитием селекционно-генетических экспериментов, мнение о возможностях естественной (интрогрессивной) гибридизации в значительной степени изменилось, и теперь стало ясно, что данный вопрос может быть разрешен только с учетом конкретной природной обстановки. В частности, одно из необходимых условий образования гибридов — совпадение сроков цветения берез бородавчатой и пушистой.

Для определения видовой принадлежности упомянутых форм берез привлечены данные цитологического анализа и пятилетних фенологических наблюдений. Для анализа взято пять наиболее интересных форм берез. Хромосомные числа подсчитывали в материнских клетках пыльцы, а также в соматических клетках всходов. Полученные данные свидетельствуют, что проанализированные формы имеют число гомологичных пар хромосом, свойственное тому или иному виду березы.

Результаты фенонаблюдений показали, что сроки цветения обоих видов, за редким исключением, не совпадают: береза бородавчатая цветет на 3—4 дня раньше, а в отдельные годы (с неблагоприятными погодными условиями) разрыв между

сроками резко увеличивается. При этом сумма эффективных температур, необходимая для зацветания березы бородавчатой, значительно меньше, чем для пушистой. Таким образом, возможность переопыления их маловероятна. Даже наличие в воздухе пыльцы одного вида во время цветения другого может привести к межвидовому переопылению лишь в единичных случаях. Кроме того, женские цветки березы пушистой слабо восприимчивы к пыльце березы бородавчатой.

Наиболее перспективными для лесохозяйственного производства являются быстрорастущие формы березы бородавчатой — гладкокорая и ромбовиднотрещиноватая. Их следует оставлять при рубках ухода, так как они более пригодны для лесохозяйственной селекции и улучшения формового состава березняков. Особую ценность, с учетом развития селекционно-генетических экспериментов, может представить карельская береза, а также крупнолистная форма березы пушистой.

ЛИТЕРАТУРА

- Альбенский А. В. Селекция древесных пород и семеноводство. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1959.
- Арещенко В. Д. Ход роста осинового насаждений Белоруссии. — Сборник научных работ по лесному хозяйству Белорусского научно-исследовательского института лесного хозяйства, 1958, вып. 12.
- Иентис-Шаферова Я. Графический метод сравнения растительных форм. — Ж. Польской академии наук, 1959, т. 4, вып. 1.
- Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости. — Закономерности формирования и дифференциации вида у древесных растений. Свердловск, 1969 (Урал. фил. АН СССР).
- Орленко Е. Г., Арещенко В. Д. Формы осины в лесах БССР и их использование в лесном хозяйстве. Гомель, Изд-во Бел. НИИЛХ, 1957.
- Орленко Е. Г. Цитологические исследования зеленокорой и серококорой форм осины, произрастающих в лесах Белоруссии. — Сборник ботанических работ Белорусского отделения Всесоюз. бот. о-ва, 1961, вып. 3.
- Петровский П. Я. Типы и ассоциации осинового лесов северо-восточной части БССР. Автореф. канд. дисс. Минск, 1963.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. — Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., «Наука», 1964.
- Правдин Л. Ф. Направление и содержание работ по изучению природного разнообразия древесных пород и их значение для лесной селекции. — Лесоведение, 1967, № 3.
- Пятницкий С. С. Селекция дуба. М. — Л., Гослесбумиздат, 1954.
- Регель Э. Русская дендрология. — Вестн. Импер. Российского о-ва садоводства, 1871, вып. 2.
- Саутин В. И. Изучение экологических и лесоводственно-биологических особенностей рано- и позднеоспадающей форм дуба черешчатого в дубравах БССР. Автореф. канд. дисс. Минск, 1953.
- Смирнова В. А. Экологические типы дуба черешчатого, произрастающего в БССР. Автореф. канд. дисс. Минск, 1955.
- Сукачев В. Н. К систематике сибирских берез. — Труды Бот. музея Импер. академии наук, 1911, т. 4, № 3.
- Сукачев В. Н. О *Betula pubescens* Ehrh. и близких к ней видах в Сибири. — Изв. Импер. академии наук, 1914, т. 6, № 3.

- Тахтаджян А. Л. Теоретическое и практическое значение систематики растений и пути ее развития. — Ж. общ. биол., 1965, № 1.
- Шкутко Н. В. Основные вопросы лесосеменных хозяйств в дубовых насаждениях БССР. Автореф. канд. дисс. Минск, 1957.
- Юркевич И. Д. Дубравы Белорусской ССР и их восстановление. Изд. 2-е. Минск, 1960.
- Яблоков А. С. Воспитание и разведение здоровой осины. М. — Л., Гослесбумиздат, 1949.
- Яблоков А. С. Селекция древесных пород с основами лесного семеноводства, ч. 1. Генетика. М. — Л., Гослесбумиздат, 1952.
- Andersson E. Case of asyndesis in *Picea abies*.— *Hereditas*, 1947, vol. 33.
- Gunnarsson J. G. Monografi över Skandinavies *Betulae*. Malmö, 1925.
- Gustafsson A. Genetic och växtförädling i skogsbrukets tjänst.— *Svenska Skogsvårdsfören. Tidskr.*, 1962, N 2.
- Lindquist B. Genetics in Swedish Forestry practics. Stockholm, 1948.
- Rohmeder E., Schönbach H. Genetic und Züchtung der Waldbäume. Hamburg — Berlin, 1959.
- Rubner K. Ergebnisse eines heute 20-jährigen Fichtenherkunftsversuches, I. Teil. Die Flächen in Bayern.— *Silvae Gen.*, 1957, № 6.